

# VOORTBEWEGING VAN ZEEZOOGDIEREN (ZOWEL OP LAND ALS IN DE ZEE)

Aantal woorden: 18222

**Brecht Spileers**

Studentennummer: 01101679

Promotor: Prof. Ward De Spiegelaere

Promotor: Prof. dr. Pieter Cornillie

Onderdeel van de Masterproef voorgelegd voor het behalen van de graad master in de diergeneeskunde

Academiejaar: 2020 – 2021

*Universiteit Gent, haar werknemers of studenten bieden geen enkele garantie met betrekking tot de juistheid of volledigheid van de gegevens vervat in deze masterproef, noch dat de inhoud van deze masterproef geen inbreuk uitmaakt op of aanleiding kan geven tot inbreuken op de rechten van derden.*

*Universiteit Gent, haar werknemers of studenten aanvaarden geen aansprakelijkheid of verantwoordelijkheid voor enig gebruik dat door iemand anders wordt gemaakt van de inhoud van de masterproef, noch voor enig vertrouwen dat wordt gesteld in een advies of informatie vervat in de masterproef.*

## Voorwoord

Het schrijven van een thesis bleek voor mij geen gemakkelijke opgave te zijn. Gelukkig stonden verschillende personen klaar om mij een hart onder de riem te steken. Zij zorgden er onvermijdelijk voor dat ik dit werk tot een goed eind kon brengen. Een dankbetuiging is daarom hier zeker op zijn plaats.

Mijn enorme dank gaat bovenal uit naar mijn uitmuntende copromotor, Prof. Ward De Spiegelaere. Met zijn razendsnelle antwoorden en opbouwende feedback kon ik telkens snel en gemotiveerd aan de slag. Wanneer de paniek het hoogst opsloeg, stond hij ook enkel met begrip en ondersteuning klaar.

Vervolgens wil ik Prof. dr. Pieter Cornillie, mijn hoofdpromotor, bedanken voor zijn duidelijke en vlotte communicatie. Zijn administratieve regeling en de aanduiding van een nieuwe copromotor waren onontbeerlijk voor dit werk.

Ik wil ook zeker mijn fantastische vrienden bedanken. Zij waren mijn rots in de branding op de vele momenten waarop alles onmogelijk leek. In het bijzonder wil ik Pieter François bedanken voor zijn enorme geduld en taalkundige kennis tijdens het verbeteren van mijn werken.

Tot slot wil ik boven alles mijn ouders, broer en zus bedanken voor de enorme steun en liefde die zij mij telkens opnieuw doorheen dit traject toonden. Zonder hen was alles nooit mogelijk geweest.

# Inhoudstafel

1	Samenvatting .....	5
2	Literatuurstudie.....	6
2.1	Inleiding.....	6
2.2	<i>Ursus maritimus</i> .....	8
2.3	Mustelidae.....	12
2.4	Pinnipedia.....	14
2.4.1	Otariidae .....	17
2.4.2	Phocidae .....	21
2.4.3	<i>Odobenus rosmarus</i> .....	25
2.5	Cetacea.....	29
2.6	Sirenia.....	34
2.7	Discussie .....	37
2.8	Conclusie .....	39
3	Literatuurlijst.....	41

# 1 Samenvatting

De groep zeezoogdieren is een onofficiële verzameling van zoogdieren die zich allen uitsluitend voeden met leven uit de zee. Voeding heeft namelijk een zeer grote invloed op de evolutie van soorten. Convergente evolutie speelde daarom een duidelijke rol in het overleven van deze dieren in een aquatisch milieu. De zeezoogdieren (de ijsbeer, de zee- en kustotter, de Pinnipedia, de Cetacea en de Sirenia) (Fig. 1) vertonen hierdoor veel gelijkenissen maar ook veel verschillen. Specifiek op vlak van locomotie zien we dat het ene dier meer aangepast is aan het water dan het andere. Hiermee gaan duidelijke beperkingen en/of mogelijkheden gepaard tijdens voortbeweging op het land of in de zee. Bij de meesten ontstond dan ook in meer of mindere mate een amfibisch leven. De algemene trend luidt echter dat hoe meer het dier in het water leeft, hoe minder de ledematen een rol spelen tijdens voortbeweging. De meest efficiënte voortbeweging in het water gebeurt klaarblijkelijk door de achterhand en door een goed ontwikkelde staart als aandrijving. Helaas leven zeezoogdieren in omstandigheden dat het voor de mens moeilijk maakt om hen te bestuderen. Daar komt bij dat onderzoek op dieren in gevangenschap niet altijd kan geëxtrapolerd worden. Dit heeft als gevolg dat er in vergelijking met andere zoogdieren soms weinig onderzoek uitgevoerd is. Door continue selectie en evolutie en een beperking aan onderzoek is het daarom onontbeerlijk om de huidige zeezoogdieren en eventueel nieuwe zeezoogdieren te blijven bestuderen. Op medisch en wetenschappelijk vlak kan verder onderzoek zowel voor de dieren als voor de mens wellicht een enorme meerwaarde zijn.

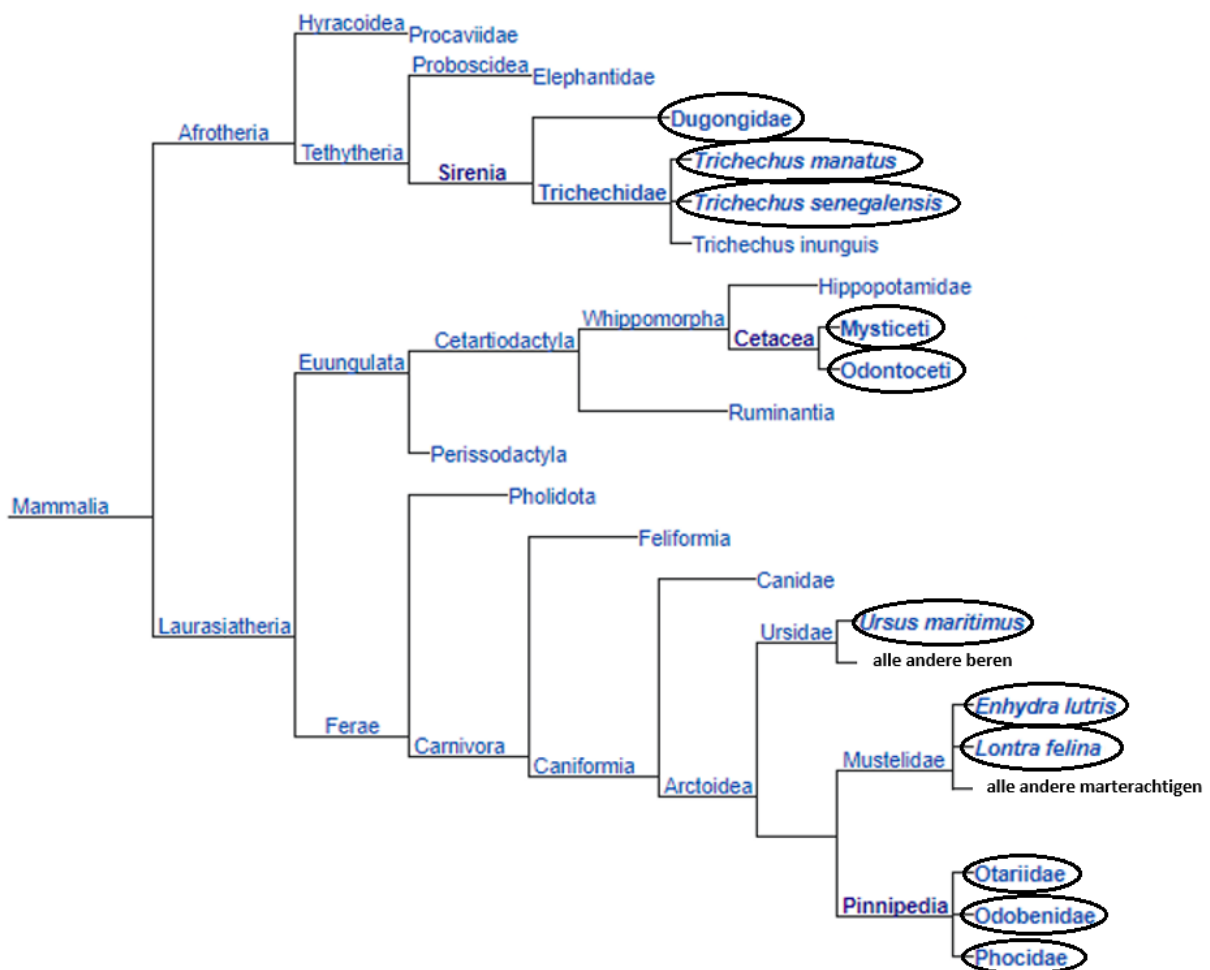


Fig. 1: Classificatie van de zeezoogdieren (omcirkelde)

## 2 Literatuurstudie

### 2.1 Inleiding

#### *Situering*

De term zeezoogdieren wijst op een informele groep aan zoogdieren die op vlak van voeding allen sterk afhankelijk zijn van mariene organismen (Lone et al., 2018; Vermeij en Motani, 2018). Door in en rond water te leven, ondergingen deze dieren verscheidene evolutionaire adaptaties. Afhankelijk van de desbetreffende diersoort zijn deze aanpassingen opvallend en talrijk. Binnen de Mammalia staan de zeezoogdieren fylogenetisch soms ver van elkaar waardoor de genetische verwantschap vaak niet groot is. De adaptaties nodig voor hun specifieke levenswijze zijn daarom vermoedelijk onafhankelijk van elkaar ontstaan (Castro en Micheal, 2014).

Wetenschappelijk onderzoek toonde aan dat deze afhankelijkheid van het water in wel zeven verschillende afstammingslijnen tot ontwikkeling is gekomen. Zoals eerder vermeld is dit naargelang de diersoort een volledige of gedeeltelijke terugkeer naar het aquatisch milieu. Daardoor zijn er soorten die hun volledige levenstijd in het water vertoeven. Daarnaast zijn er ook soorten die een meer amfibische levensstijl hebben aangenomen en zelfs een aantal soorten die uitsluitend voor hun voeding een noodzaak hebben aan water (Uhen, 2007).

Er zijn al zeker meer dan 130 verschillende zoogdiersoorten gedocumenteerd die ook geïnclassificeerd worden als zeezoogdier (Jefferson et al., 2008). Uit de orde Carnivora ontsprongen de ijsbeer (*Ursus maritimus*), de zeeleeuwen, de zeehonden, de walrussen, de zeeotter (*Enhydra lutris*) en de mariene otter (*Lontra felina*), respectievelijk vanuit de families 'Ursidae', 'Otariidae', 'Phocidae', 'Odobenidae' en 'Mustelidae'. De orde Artiodactyla overkoepelt de infraorde Cetacea waaronder de dolfijnen, walvissen en porpoises zich bevinden. Als laatste bevat de orde Sirenia twee families 'Trichechidae' en 'Dugongidae', de lamantijnen en doejons genoemd (Reynolds, 2007). Voortkomend uit drie verschillende ordes en verspreid over 20 verschillende families zijn ze zodoende opmerkelijk divers (Fig. 1). Anderzijds is het leven continu onderhevig aan selectie, waardoor vermoedelijk nog andere soorten tot de zeezoogdieren kunnen behoren (Floyd et al., 2010).

Zeezoogdieren ondervinden bijkomende problemen die gepaard gaan met voortbewegen in een aquatisch milieu, bijvoorbeeld de hogere viscositeit en dichtheid van zeewater. Om minimale weerstand te ondervinden en zich efficiënter te verplaatsen in een mariene omgeving, zijn de lichamen van zeezoogdieren gestroomlijnder in vergelijking met landelijke zoogdieren (Reynolds, 2007). Ze stammen echter allen af van terrestrische zoogdieren. Daarom treffen we dus ook veel gelijkenissen aan. Bij de embryonale ontwikkeling is er nog steeds aanleg van vier ledematen. Afhankelijk van de diersoort zullen deze ledematen volledig tot ontwikkeling komen of zich specifiek aanpassen aan het aquatisch milieu. Deze aanpassingen zijn uiteraard noodzakelijk om zich voort te bewegen in het water (Hildebrand, 1989; Thewissen en Heyning, 2007; Berta et al., 2015).

Zeezoogdieren verschillen daarentegen duidelijk op een aantal aspecten, waaronder de manier van voortbeweging. Locomotie en levenswijze staan onvermijdelijk met elkaar in verband. Men moet allereerst de dualiteit qua levensstijl van de meeste van deze diersoorten in acht nemen. De terrestrische locomotie zal uiteraard duidelijk verschillen van de aquatische locomotie. Bovendien is de mate van verblijven in het water afhankelijk van de specifieke diersoort en is er dus een variëteit in mate van aquatisch en terrestrisch voortbewegen. De evolutionaire noodzaak voor het terugkeren naar het water heeft dus onontkoombaar invloed gehad op de manier van voortbeweging bij deze dieren. Ten tweede is evolutionair gezien de aquatische voortbeweging op verschillende wijze tot stand gekomen. Bijgevolg zijn tussen de soorten een aantal opmerkelijke verschillen te vinden (Würsig et al., 2009).

## *Probleemstelling*

Zeezoogdieren behoren natuurlijkerwijs niet tot onze huisdieren. Deze dieren worden daarom als wildlife beschouwd. Er bestaat bijkomend een aanzienlijke moeilijkheidsgraad om ze te bestuderen in hun natuurlijke leefomgeving (Wilson en McMahon, 2006). Ondanks het voorkomen van een aantal soorten in dierenparken (Small en Demaster, 1995; Bell et al., 2001), kan de informatie verkregen door daar uitgevoerde studies, niet altijd geëxtrapoleerd worden naar de soort in het wild. Daardoor bestaat er aanzienlijk minder informatie over deze dieren, zeker expliciet over de locomotie van zeezoogdieren, laat staan de vergelijking tussen op het land en in de zee.

Omwille van deze vooraf aangehaalde immense diversiteit is het onmogelijk om één representatief model voor de locomotie van een zeezoogdier op punt te stellen. Bijkomend is deze aquatische locomotie doorheen de evolutie verschillend ontstaan (Uhen, 2007). Het is dus zinloos om de locomotie van zeezoogdieren te veralgemenen en bijgevolg noodzakelijk om per familie een ander paradigma te construeren.

Ondanks een volledige terugkeer naar de zee van sommige species, kunnen sommige soorten zich toch mogelijk beperkt verplaatsen op het land. Denkt u maar aan dolfijnen en orka's in dierenshows ter entertainment van de mens of aan jachtgedrag waar dolfijnen praktisch volledig stranden op het zand (Sargeant et al., 2005). De locomotie op het land wijkt uiteraard af van die in de zee (Bininda-Emonds et al., 2001). Een kritisch onderscheid tussen de terrestrische en aquatische voortbeweging van de zeezoogdieren is bijgevolg onontbeerlijk.

Bijkomend handelen de meeste studies, op vlak van voortbeweging, specifiek over één familie of species (Tarasoff et al., 1972; Edel en Winn, 1978; Beentjes, 1990; Watts et al., 1991; Long et al., 1997; Davis et al., 2001; Aguilar Soto et al., 2008; Tennett et al., 2018). Voor de verschillende zeezoogdieren bestaat er geen studie die een algemeen overzicht beschrijft van zowel het landelijk als het aquatisch aspect van de locomotie.

## *Doelstelling*

Ondanks het feit dat zeezoogdieren geïnclassificeerd worden als zoogdieren en bijgevolg veel aspecten gemeenschappelijk hebben, is het duidelijk dat ze veel verschillen op vlak van voortbeweging (Reynolds, 2007). Deze masterproef zal daarom trachten een duidelijk overzicht en een duidelijke vergelijking te creëren van de beschikbare informatie omtrent de locomotie van de zeezoogdieren.

Allereerst zal door de grote fylogenetische afstand tussen de verschillende zeezoogdieren kort de evolutionaire situering aangehaald worden (Uhen, 2007). De aanpassingen die de zeezoogdieren ondergingen om beter te overleven in het water zijn talrijk en te ruim om volledig in detail te bespreken. Daarom zal hier de focus gelegd worden op de adaptaties van het lichaam om de voortbeweging in het water efficiënter te laten verlopen. De vergelijking met nauw verwante terrestrische soorten zorgt voor een goed overzicht van welke adaptaties relevant zijn.

Er bestaat dus een uiteenlopende dimensie wat betreft de mate van tijd doorgebracht in de zee en een opmerkelijk contrast tussen het landelijk en het aquatisch voortbewegen van de zeezoogdieren (Bininda-Emonds et al., 2001). Daarom zal de voortbeweging op het land en in het water beschreven worden. Het duidelijke effect van de voorgenoemde adaptaties op de voortbeweging kan mooi de beperkingen en mogelijkheden van de verschillende dieren aantonen.

Zoals eerder vermeld is het mogelijk dat bepaalde dieren onterecht geen zeezoogdier genoemd worden. Doorheen de evolutie stierven bijkomend een aantal zeezoogdieren uit (Uhen, 2007). Hier zullen enkel de voorgenoemde zeven afstammingslijnen besproken worden.

## 2.2 *Ursus maritimus*

### *Evolutie*

De ijsbeer is een zoogdier waarvan niet onmiddellijk gedacht wordt dat het bij de zeezoogdieren hoort. Ondanks zijn nog typische terrestrische morfologie en voortbeweging, spendeert de ijsbeer het grootste deel van zijn tijd in het zeewater. Hij is ook volledig afhankelijk van de zee voor zijn voeding, wat voornamelijk uit zeehonden bestaat (Berta et al., 2015).

Op fylogenetisch vlak is het overduidelijk dat de ijsbeer het nauwst verwant is aan andere beren. De beersoort die het dichtst bij hen staat is de bruine beer of *Ursus arctos*. Door DNA-onderzoek wordt zelfs vermoed dat de bruine beren een afsplitsing zijn van de vroegere ijsberen en niet omgekeerd. Met de bruine beer en dus alle subspecies hiervan kan de ijsbeer zelf nog nakomelingen produceren die vruchtbaar zijn (Berta et al., 2015). Zij verschillen qua morfologie en anatomie bijgevolg niet veel met andere beersoorten. Zo hebben zij wel licht aangepaste voorpoten om beter te kunnen zwemmen en zich voort te verplaatsen op het ijs. Deze zijn namelijk proportioneel groter en gezetter dan bij andere beersoorten en lijken wat betreft de vorm lichtjes op een blad van een roeipeddel (Stirling, 2009; Berta et al., 2015). De enorme voeten zijn bedekt met kleine zachte huidbultjes en hebben scherpe klauwen die niet kunnen ingetrokken worden. Dit helpt hen om hun gewicht beter te verdelen en betere grip te realiseren wanneer ze op ijs of sneeuw wandelen (Stirling, 2009; Berta et al., 2015; Rode en Stirling, 2018). Door de grotere poten en voeten kunnen zij eveneens meer water verplaatsen tijdens het zwemmen. Dit produceert een krachtigere voortstuwing (Stirling, 2009). De oren en staart van een ijsbeer zijn kleiner in vergelijking met die van hun familiegenoten. Deze verkleinde extremiteiten zorgen voor een verbeterde stroomlijning en verminderen uiteraard het warmteverlies tijdens het zwemmen. De substantiële opslag van vet in het lichaam helpt bijkomend om warmteverlies te vermijden. Deze lagen vet zouden echter ook de drijfkracht vergroten waardoor het zwemmen vergemakkelijkt wordt (Berta et al., 2015). Ondanks hun hoge vetgehalte hebben ze wel eerder een smal maar verlengd lichaam wat deels helpt bij de stroomlijning van het dier (Stirling, 2009; Rode en Stirling, 2018). In tegenstelling tot een zeer beperkt aantal aan locomotorische aanpassingen voor voortbeweging in het water, zijn ijsberen toch zeer goede zwemmers (Berta et al., 2015).

### *Water*

Ondanks de globale bekendheid van de ijsbeer, is hun aquatisch leven en voortbeweging weinig gedocumenteerd. Zoals eerder vermeld, is het ontbreken van een zeer gestroomlijnd lichaam en de aanwezigheid van de enorme poten een grote beperking. Deze beperkingen zorgen ervoor dat de ijsbeer minder efficiënt en snel zwemt in vergelijking met de andere zeezoogdieren. Vandaar dat de ijsbeer het meest 'terrestrische' zeezoogdier kan genoemd worden. Dit houdt hen echter niet tegen om aanzienlijke snelheden te behalen. De ijsbeer kan in het water bijvoorbeeld een snelheid van wel 2,8 m/s behalen. Dit is in vergelijking met andere beren waarbij de zwemsnelheid beschreven wordt als een stappend tempo, beduidend sneller (Shine et al., 2015). Hun zwemmen is ook voldoende om hun prooi, die vooral in het water leeft, te vangen. Door hun vier volledig ontwikkelde ledematen ondervinden zij enorme weerstand tijdens het zwemmen. Met hun vergrote voorpoten kunnen zij wel een significante hoeveelheid water verplaatsen. De bespiering van de voorpoten en schouders die normaal helpen tijdens het klimmen, zullen ook voor een grote krachtontwikkeling dienen tijdens het zwemmen (Berta et al., 2015).

Tijdens het zwemmen starten de ijsberen met een krachtfase die voortstuwing teweegbrengt. De voorpoot wordt, ten opzichte van het lichaam naar achteren geduwd waardoor een voorwaartse beweging ontwikkeld wordt. Op het land zou dit een beetje op kruipen lijken (Berta et al., 2015). Nadien volgt een herstelfase waar de poot terug naar voren gebracht wordt voor de volgende slag. Gedurende deze fase wordt geen voortstuwing ontwikkeld. Ze dient dus enkel als repositie van de poten. Aangezien voortbeweging enkel verwezenlijkt wordt door de krachtfase is deze beweging redelijk inefficiënt. Deze voortbeweging lijkt eigenlijk grotendeels op de manier van zwemmen van een



hond. Door alternerend met de voorpoten peddelende bewegingen te maken, beweegt het zich op een veelal langzame manier voort. De achterpoten kunnen passief achter het lichaam gesleept worden of kunnen als assistentie dienen om van richting te veranderen (Fish, 1996; Stirling, 2009; Williams, 2009; Durner et al., 2011; Rode en Stirling, 2018; Williams, 2018).

Het leefgebied van de ijsbeer bestaat voornamelijk uit ijsoppervlakken. We zien dan ook een seizoensgebonden variatie in de tijd dat een ijsbeer in het water spendeert. Bij een hogere temperatuur zal er minder ijs beschikbaar zijn waardoor de ijsbeer genoodzaakt is om zich via het water te verplaatsen naar een volgend stuk ijs. Door de nog steeds zeer lage watertemperatuur en voorgenoemde zaken, is deze verplaatsing echter energetisch zeer ongunstig en wordt dit bij voorkeur vermeden (Pagano et al., 2012; Lone et al., 2018).

Desondanks is voortbeweging in het water nog steeds noodzakelijk. Ijsberen jagen vooral door andere zeezoogdieren op te wachten wanneer ze aan het oppervlak komen ademen. Toch wordt ook jachtgedrag in het water beschreven. Ze besluiten als het ware zeehonden in het troebele water of tussen ijsbergen heen. Ook jagen ze soms op vissen en vogels of voeden ze zich met gezonken kadavers en zeewier. Het koude zeewater dient ook om zich af te koelen of om zich te wassen (Pagano et al., 2012; Lone et al., 2018).

Ongeacht de energetische inefficiëntie, is de ijsbeer toch capabel om zeer lange afstanden af te leggen in het water. De langste gedocumenteerde afstand behoudt 687 km en dit als continu zwemmend over een periode van wel 9 dagen. Het valt op dat tijdens het zwemmen over lange afstand de snelheid waarmee de ijsbeer zich verplaatst nog relatief hoog is. Die snelheid blijft gedurende hun tocht wel constant. Vermoedelijk komt langeafstandszwemmen weliswaar niet vaak voor bij de ijsbeer. Het is voornamelijk een middel om een behaaglijkere omgeving te bereiken (Durner et al., 2011; Pagano, 2012).

Zoals eerder vermeld is duiken vaak noodzakelijk voor verschillende zaken. Daarom is de ijsbeer, ondanks weinig adaptaties aan het voortbewegen in het water, zeker een bekwaam duiker. Duikdieptes van wel 14 meter worden beschreven met duiken tot 5 meter diep als het gemiddelde. De langste duiktijd is 3 minuten en 10 seconden. Desondanks besteedt de ijsbeer in het water de meeste tijd aan het oppervlak. Het duikgedrag van de ijsbeer is echter opnieuw niet uitgebreid gedocumenteerd (Stewart, 2009; Lone et al., 2018; Stewart, 2018).

### *Land*

Aan de andere kant beweegt de ijsbeer zich zeer vlot voort op het land. Zij kunnen hierop aanzienlijke snelheden behalen en bewegen zich, in vergelijking met de meer typische zeezoogdieren, het efficiëntst voort. Net als de bruine beer beschikken zij over vier karakteriserende en volledig ontwikkelde poten en vertonen zij een plantigrade gang. In vergelijking met deze meer terrestrische familiegenoot, beweegt de ijsbeer zich dus zeer identiek voort. De ijsbeer bezit daarentegen een hogere uithouding, wat noodzakelijk is in het barre klimaat waarin hij leeft (Shine et al., 2015). Tijdens het wandelen aan trage snelheden beweegt de ijsbeer zich met een laterale stap voort (Fig. 2, Fig. 3, Fig. 4). Dit houdt in dat de plaatsing van de achterpoot gevolgd wordt door de plaatsing van de ipsilaterale voorpoot. Bij elke stap zijn telkens drie poten in contact met de grond, wat zorgt voor een goede stabiliteit. Deze stabiliteit is nodig voor de verplaatsing op sneeuw en ijs (Hildebrand, 1976; Renous et al., 1998; Fish, 2018). De achterpoten worden bij elke stap maximaal uitgestrekt. In combinatie met een minder flexibele ruggengraat zorgt dit, in tegenstelling tot al de andere zeezoogdieren, voor een stap met zwaaiende heupen. Dit is voornamelijk om de stabiliteit tijdens het wandelen te vergroten (Renous et al., 1998).

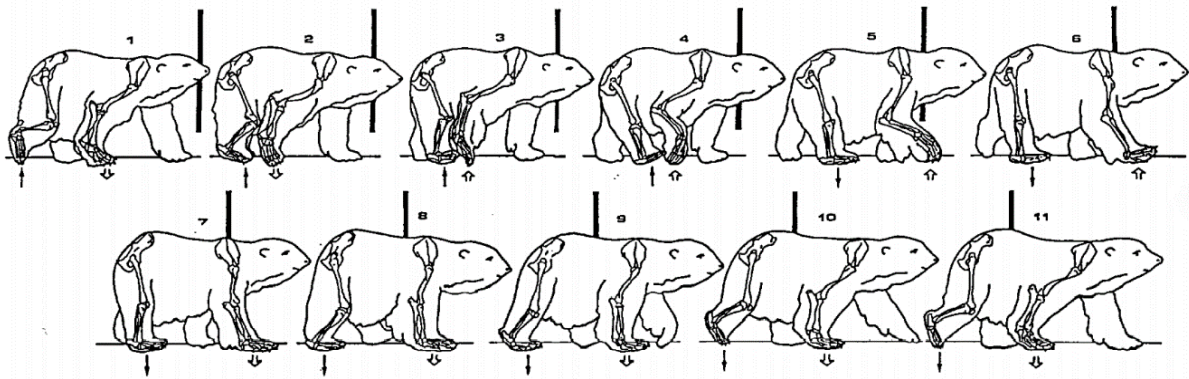


Fig. 2: Lateraal zicht van de laterale stap van *Ursus maritimus* (Uit: Renous et al., 1998)

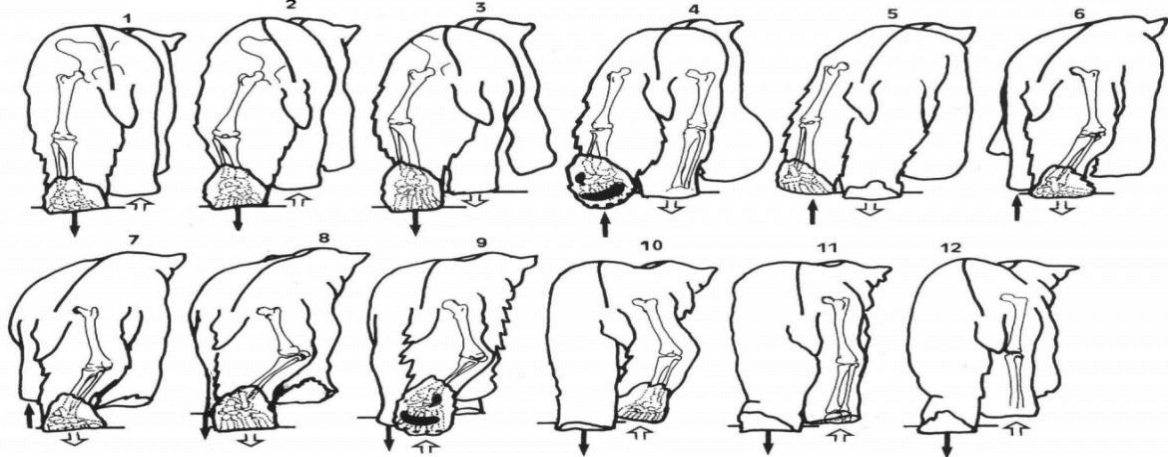


Fig. 3: Caudaal zicht van de laterale stap van *Ursus maritimus* (Uit: Renous et al., 1998)

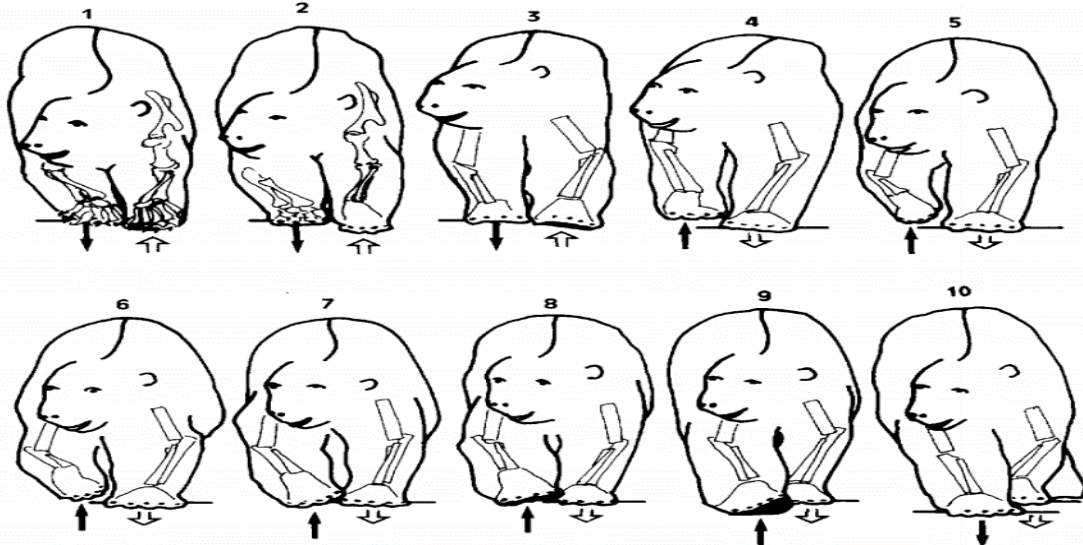


Fig. 4: Craniaal zicht van de laterale stap van *Ursus maritimus* (Uit: Renous et al., 1998)

Aan hogere snelheden kiest de ijsbeer eerder voor transversale galop (Fig. 5). De achterpoot beweegt synchroon met de contralaterale voorpoot en deze paar poten bewegen zich onafhankelijk van het andere paar. Na het plaatsen van een voorpoot en voor het plaatsen van de achterpoot volgt een korte zwevende fase met beide paar ledematen in flexie. Voornamelijk bij het treffen van obstakels bezit de ijsbeer ook de mogelijkheid om te springen en te klimmen. Om het momentum te creëren nodig voor het springen, galoppeert de ijsbeer op een andere manier dan de transversale galop. Bij het opnieuw contact maken met de grond creëert hij tijdens deze galop stabiliteit door de poten in een wijdere stand te plaatsen (Hildebrand, 1989; Renous et al., 1998; Fish, 2018).

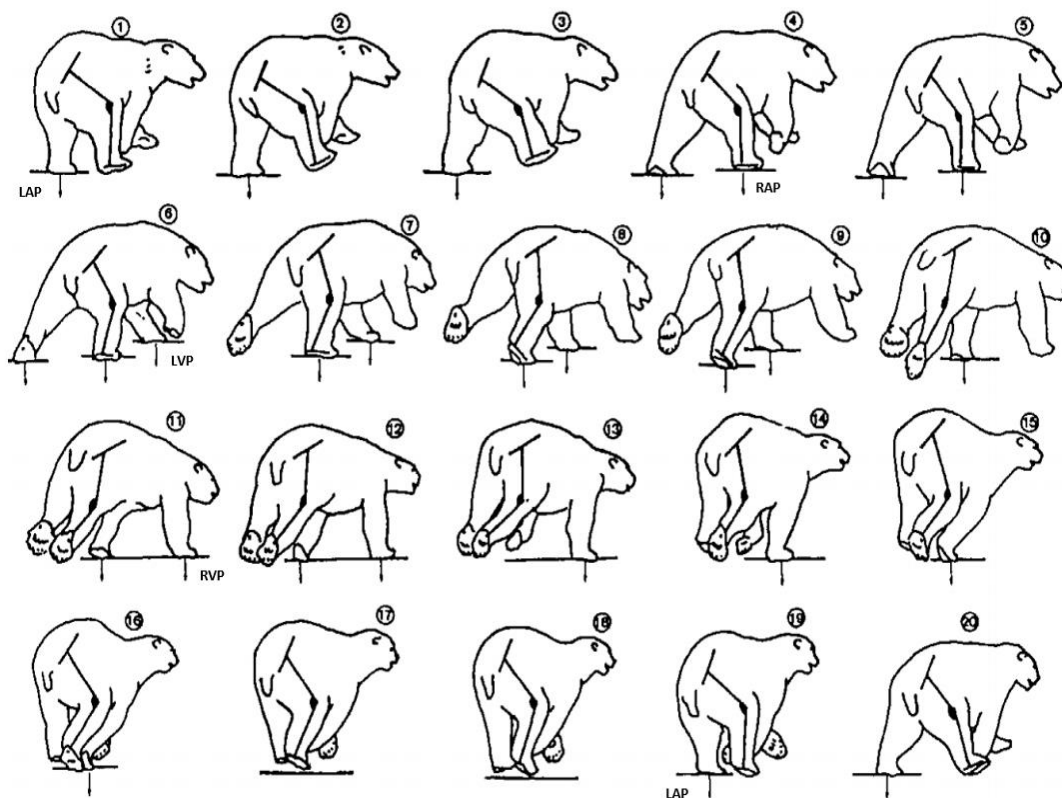


Fig. 5: Galop *Ursus maritimus*: Linkerachterpoot (LAP), Rechterachterpoot (RAP), Linkervoorpoot (LVP), Rechtervoorpoot (RVP) (Naar: Renous et al., 1998)

Ook wordt een soort voortduwende bipedale gang beschreven waarbij de achterpoten de voortbewegende kracht vormen en waarbij de voorpoten zo mee op het ijs glijden. Dit werd vooral geobserveerd bij jongere dieren tijdens spelgedrag. Dit vereist uiteraard een gladdere ondergrond. (Renous et al., 1998; Fish, 2018).

De contacttijd van de poten met de ondergrond verschilt naargelang de ondergrond. Zo zien we dat bij galop de achterpoten langer de grond blijven raken dan de voorpoten. Bij hogere snelheden zal dit juist omgekeerd zijn. Bijkomend zien we een kortere contacttijd op sneeuw dan op ijs. Dit kan komen door de bredere zoolkussens en langere haren rond deze zoolkussens die als het ware een soort sneeuwschoen vormen. Deze aanpassingen zorgen aanvullend voor meer adhesie met de ondergrond en dus meer stabiliteit tijdens het stappen. Voor extra stabilisatie wisselt de ijsbeer af tussen een langzame en een snelle pas van de voorpoten of de achterpoten (Renous et al., 1998).

Pacing, het typische beeld dat men ziet bij beren in gevangenschap die stereotypering vertonen, gebruikt de ijsbeer ook in het wild (Renous et al., 1998). Bij ijsberen in gevangenschap wordt stereotypisch pacing vaak geassocieerd met een gebrek aan verrijking of gelimiteerde behuizing (Cless et al., 2015). Het is opmerkelijk dat de ijsbeer deze manier van voortbewegen dus zowel in het wild als in gevangenschap vertoont, maar hoogstwaarschijnlijk met een verschillende functie.

Ijsberen verplaatsen zich op het land gemiddeld aan 1 m/s en kunnen wel 14 tot 18 km per dag afleggen (Derocher, 2012). De omgeving waarin zij leven laat toe deze aanzienlijke afstanden af te leggen. Dit is veelal ook nodig voor het vinden van voedsel en andere levensaspecten. Al sprintend kunnen ijsberen een snelheid van wel 11 m/s behalen (Berta et al., 2015). In vergelijking met de grizzlybeer, die kan sprinten aan een snelheid van 13 m/s, is dit wat trager (Shine et al., 2015). Als we in rekening brengen dat de ijsbeer zich moet verplaatsen op een gladde ondergrond is dit toch een buitengewone prestatie. Bovendien is de grizzlybeer uitgebreider bestudeerd dan de ijsbeer waardoor het mogelijk is dat de ijsbeer eventueel nog hogere snelheden kan behalen.

## 2.3 Mustelidae

### Evolutie

De Mustelidae of marterachtigen vertegenwoordigen een brede familie aan soorten. Sommige soorten leven enkel op het land, terwijl anderen voornamelijk in het water vertoeven. De meeste soorten zitten hier tussenin en leiden een semi-aquatisch bestaan. Hoewel veel marterachtigen zich in het water kunnen voortbewegen (Fig. 7), kunnen er maar twee tot de zeezoogdieren gerekend worden (Fig. 6) (Lodé, 1999). De zeeotter of *Enhydra lutris* leeft voornamelijk in de zee en voedt zich dan ook uitsluitend met zeevruchten en soms vis. Ondanks het feit dat dit dier volledig afhankelijk is van het water, wordt hij toch sporadisch op het land gezien. De kustotter of *Lontra felina* spendeert in vergelijking met de zeeotter meer tijd op het land. Het grootste deel van zijn tijd bevindt de otter zich echter in het water en dit vooral in zoutwater. Occasioneel migreert de kustotter naar zoetwater. Dit is telkens maar voor een beperkte tijd. Het dier voedt zich zoals de zeeotter vooral met zeevruchten maar durft soms eens vis en zoetwaterinvertebraten consumeren (Tinker et al., 2018). Als we de definitie van een zeezoogdier in acht nemen, kan hierdoor bediscussieerd worden of de kustotter wel effectief een zeezoogdier is. Alhoewel de kust- en zeeotter op voorgenoemde vlakken veel met elkaar gemeenschappelijk hebben, is de zeeotter nauwer verwant aan het genus *Lutra*, een andere tak van de otters (Berta et al., 2015). De levenswijze, met in het bijzonder de voeding, van deze twee zeezoogdieren is vermoedelijk te wijten aan convergente evolutie. Sterker nog: de voorouder van de zeeotter had minder gespecialiseerde achterpoten en een zwaardere bespiering van de voorpoten. Daardoor wordt vermoed dat deze voorouder vooral op het land leefde en voornamelijk de voorpoten gebruikte tijdens het zwemmen. De aanpassingen en shift naar een leven in het water gebeurden dus later dan de fylogenetische splitsing tussen de zee- en kustotter. Met andere woorden hebben deze soorten onafhankelijk van elkaar een leven in het water ontwikkeld (Berta et al., 2015).



Fig. 6: Zeeotter, *Enhydra lutris* (boven) en Kustotter, *Lontra felina* (onder) (Uit: Tinker et al., 2018)

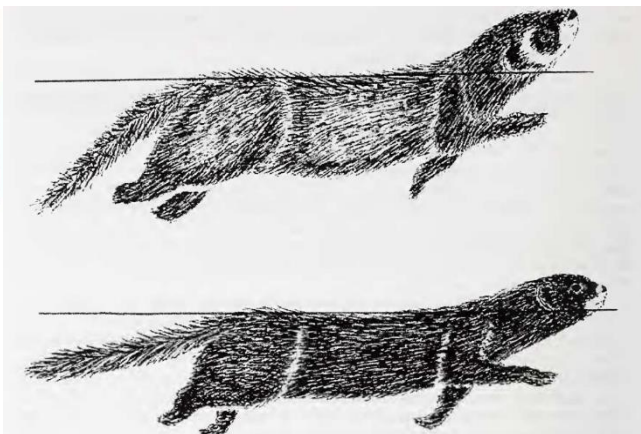


Fig. 7: Aquatische locomotie met voorpootaandrijving (boven) en Europese nerts (onder) (Uit: Lodé, 1999)

Lutrinae of otters ondergingen in vergelijking met andere marterachtigen lichte aanpassingen aan hun semi-aquatisch leven. Zo bezitten ze allemaal vliezen tussen de tenen. De zeeotter onderging evenwel extra aanpassingen voor een betere voortbeweging in het water. De nek en voorpoten zijn korter, wat voor een betere stroomlijning zorgt. Deze verkortingen maken het ook mogelijk om het achterste deel van het lichaam te gebruiken voor voortstuwing. Samen met de voorpoten vertoont dit achterste deel van het lichaam bijkomend een sterkere bespiering. De achterpoten zijn in tegenstelling tot de voorpoten vergroot en hebben een flipperachtige vorm. Aangezien de zeeotter zich vooral met de achterpoten en de staart voortduwt in het water, zorgen deze aangepaste achterpoten en achterhand voor een betere stuwkracht tijdens het zwemmen. Om de voortstuwing in het water nog makkelijker te maken is het sleutelbeen verdwenen, is de staart redelijk afgeplat en zijn de ruggengraat en ledematen zeer flexibel (Estes et al., 2009; Berta et al., 2015a; Tinker et al., 2018). De aangepaste staart



helpt ook om de richting en de snelheid van het zwemmen te begeleiden. De zeeotter is niet de enige ottersoort die een afgeplatte staart heeft, al is het bij hen wel meer uitgesproken (Tinker et al., 2018). De kustotter vertoont de voorgenoemde typerende aanpassingen minder. Dit kan voornamelijk verklaard worden doordat hij nog aanzienlijke tijd op het land spendeert en zich voortbeweegt.

In vergelijking met andere marterachtigen vertonen de zee- en kustotter een verschillende bespiering. Zo laten hun bespiering en ledematen een grotere flexibiliteit toe. Tijdens het zwemmen kunnen zij hierdoor de poten meer strekken wat een sterkere voortstuwing tot gevolg heeft. In vergelijking met meer terrestrische marterachtigen wordt door deze flexibiliteit de wendbaarheid in het water verhoogd. Opmerkelijk vertonen marterachtigen die vaak klimmen ook deze verhoogde flexibiliteit. Dit komt doordat de bespiering en de wendbaarheid van het lichaam een gelijkaardige functie uitoefent tijdens het klimmen en het zwemmen (Fabre et al., 2015). Om de weerstand en de drijvende kracht in het water te overwinnen hebben de kust- en zeeotter bovendien robuustere en compactere botten en een sterkere bespiering. Een hydrofobe vacht helpt aanvullend om de drijvende kracht te overkomen (Fabre et al., 2015; Houssaye en Botton-Divet, 2018).

### *Water*

De zee- en kustotter vertonen een unieke manier aan voortbewegen in het water. Het is namelijk mogelijk voor hen om aan het wateroppervlak op hun rug te zwemmen en te drijven. De kop en de borstkas bevinden zich net boven het wateroppervlak en de rest van het lichaam is volledig ondergedompeld. Hiervan maken ze dan ook bewust frequent gebruik aangezien dit voor hen energetisch efficiënter is. Dit doen ze namelijk vooral tijdens eten en rusten maar ook bij de start van een vluchtrespons. De achterpoten dienen tijdens dit drijven als voortstuwing. Aan het oppervlak kunnen zij ook op hun buik zwemmen. Zoals bij de ijsbeer spreken we hier van een krachtfase die voortstuwing teweegbrengt en een herstelfase waarbij de poot terug naar voren gebracht wordt. In tegenstelling tot de ijsbeer voeren zij met de achterpoten simultane of altemnerende slagen uit. De voorpoten worden grotendeels tegen de borst aangehouden en de achterpoten ontwikkelen opnieuw de voortstuwing. De vliezen tussen de achterpoten zorgen voor extra voortstuwing en een opwaartse kracht die het zwemmen vergemakkelijkt (Thewissen en Fish, 1997). Bij langzaam zwemmen kan de staart assisteren door deze dorsoventraal te bewegen. Opmerkelijk is het hoge aantal slagen per minuut met de poten ondanks een eerder langzame voortbeweging van ongeveer 1 m/s (Williams, 1989; Fish, 1994; Estes et al., 2009; Williams, 2009; Berta et al., 2015c; Tinker et al., 2018; Davis, 2019).

Om hogere snelheden te bereiken zullen ze eerder een golvende manier van zwemmen in combinatie met een verhoogde amplitude aan slagen hanteren. De delen van de romp worden altemnerend in dorsoventrale flexie gebracht en met simultane beweging van de achterpoten wordt voortbeweging gerealiseerd (Fig. 8). De staart en de achterpoten volgen deze beweging van de romp en worden grotendeels volledig naar caudaal gehouden. De lateraal afgeplatte staart heeft ook een richtinggevendende en snelheidscontrolerende functie. Deze manier van zwemmen wordt niet gezien aan het oppervlak en wordt dus enkel gehanteerd wanneer de dieren zich dieper in het water bevinden. Hierdoor kan de snelheid opgedreven worden tot meer dan 2 m/s (Williams, 1989; Estes et al., 2009; Williams 2009; Garret en Fish, 2015; Tinker et al., 2018; Williams 2018). In vergelijking met andere marterachtigen zwemmen de kust- en zeeotter door hun aanpassingen toch iets sneller. De Amerikaanse nerts bijvoorbeeld zwemt aan een maximumsnelheid van 0,7 m/s door de vier poten altemnerend te peddelen (Lodé, 1999). Merkwaardig is het dat meer terrestrische soorten bij het zwemmen vooral hun ledematen gebruiken zonder assistentie van de staart (Fig. 7). Dit is in tegenstelling tot soorten die meer evolueerden naar een leven in het water. Zij gebruiken minder de voorpoten en produceren voortstuwing door bekkenschommeling en aandrijving door de achterpoten en eventueel de staart (Thewissen en Fish, 1997; Lodé, 1999).



Fig. 8: Aquatische locomotie zeeotter (Uit: Berta et al., 2015)

Doordat voortbeweging efficiënter is dieper in het water, zullen de zeeotters voornamelijk gebruik maken van oppervlakkig duiken om zich te verplaatsen. Duiken naar voedsel of andere zaken is dan veelal dieper en langer in duur. Gemiddeld wordt een diepte van 35 meter bereikt met een gedocumenteerd maximum van 100 meter. Het valt op dat mannelijke dieren dieper dan vrouwelijke dieren duiken. Dit kan wellicht gerelateerd worden aan de aanwezigheid van pups. Een duik duurt gemiddeld 2 minuten met een gedocumenteerd maximum van 422 seconden (Bodkin et al., 2004; Estes et al., 2009; Tinker et al., 2018).

Zoals eerder vastgesteld bevinden zeeotters zich het meeste van hun tijd in het water. Het zoeken naar voedsel maar ook vele andere functies vinden uitsluitend plaats in de zee. Door voorgenoemde adaptaties is hun lichaam beter aangepast aan aquatische locomotie waardoor zwemmen efficiënt en vlot kan verlopen (Stewart, 2009; Stewart, 2018).

### *Land*

Met hun kortere voorpoten en hun forse achterpoten met zwemvliezen tussen de tenen, hebben zij echter een meer belemmerde en onhandige voortbeweging op het land (Williams et al., 2002; Berta et al., 2015). Hun stappende pas wordt eerder als rollend beschreven. Dit is vooral doordat de poten lateraal geplaatst worden. Er is telkens één enkele poot die de grond verlaat en altemnerend neergezet wordt terwijl de rug enorm gekromd is. Om hogere snelheden te bereiken maakt de zeeotter gebruik van een halve sprong. De achterpoten raken tegelijkertijd de grond bij het neerkomen. Dit is daarentegen niet het geval voor de voorpoten. Ze maken ook gebruik van een sprong waar de achterpoten respectievelijk de voorpoten simultaan bewegen. Er is duidelijk verschil op te merken tegenover de meer landelijkere soorten op vlak van efficiëntie tijdens voortbewegen. Andere otters zijn door de niet-verkorte voorpoten bijkomend nog capabel om te rennen, wat de zeeotter dus niet meer kan (Tarasoff et al., 1972; Scaramozzino, 2000; Estes et al., 2009; Berta et al., 2015).

Stappend bewegen zeeotters zich gemiddeld voort aan een snelheid van 0,5 m/s. Dit is in vergelijking met meer terrestrische Mustelidae beduidend trager. Hun stapnelheid varieert sterk per soort maar overschrijdt meestal 1 m/s (Lodé, 1999). De snelheid van de zeeotter wordt opgedreven door het aantal stappen te verhogen. Met hun (halve) sprongen kunnen ze hogere snelheden behalen (Kruuk, 1995; Williams et al., 2002; Estes et al., 2009). Tijdens het springen zal daarentegen de snelheid niet kunnen opgedreven worden door het aantal sprongen te verhogen. De rivierotter, een otter die niet tot de zeezoogdieren behoort, kan volgens Estes et al. (2009) een maximale snelheid van 5 m/s behalen. Williams et al. (2002) rapporteert anderzijds een maximale sprintsnelheid van 1,6 m/s voor de rivierotter. Voor een kleiner semi-aquatisch dier als de rivierotter lijkt een snelheid van 5 m/s of 18 km/u toch wel een aanzienlijke prestatie.

## 2.4 Pinnipedia

### *Evolutie*

De Pinnipedia of vinpotigen bestaan uit drie families: De Otariidae of zeeleeuwen, de Odobenidae of walrussen en de Phocidae of zeehonden (Fig. 9). Lang bestond de vraag of de Pinnipedia het nauwst verwant zijn aan de Ursidae waartoe de ijsbeer behoort of de Musteloidea waartoe de zee- en kustotter behoren. Uit recent fylogenetisch onderzoek en het bestuderen van een recent gevonden voorouder blijkt eerder dat de vinpotigen nauwer verwant zijn aan de beren (Hammill, 2009; Berta et al., 2018; Hammill, 2018; Davis, 2019; Velez-Juarbe en Valenzuela-Toro, 2019). Deze voorouder had een redelijk gestroomlijnd lichaam met een lange staart. In tegenstelling tot de otters hielp deze staart

niet tijdens het zwemmen (Rybczynski et al., 2009). De vier poten leken proportioneel het meest op de poten van carnivoren die de dag van vandaag op het land leven. Tussen de tenen zaten vermoedelijk vliezen die toch een semi-aquatisch leven doen vermoeden. Ondanks dat deze voorouder eigenlijk sterk leek op een huidige otter, zwom dit dier vermoedelijk zoals de ijsbeer door met de vier poten te peddelen (Rybczynski et al., 2009; Berta en Churchill, 2012; Paterson, 2017; Berta et al., 2018; Davis, 2019).

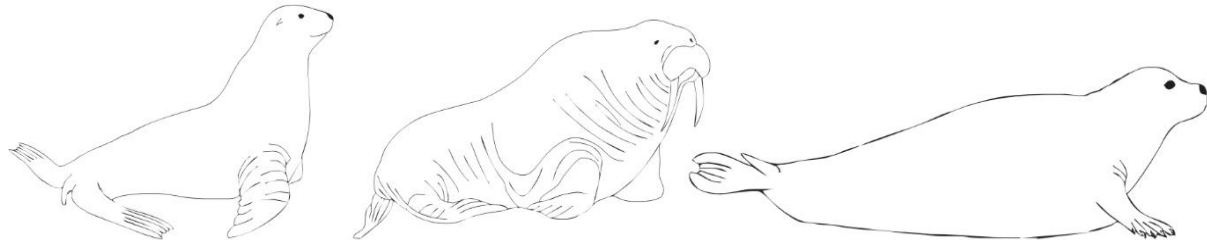


Fig. 9: Van links naar rechts: zeeleeuw, walrus, zeehond (Uit: Burkhardt en Frey, 2008)

Een recentere voorouder van de Pinnipedia vertoonde al ledematen die omgevormd waren tot flippers. De achterpoten waren echter langer dan de achterpoten van de huidige vinpotigen. Deze voorouder had ook al een flexibele ruggengraat waardoor het zwemmen makkelijker kon verlopen. De morfologie van de lumbale wervels toont bijkomend aan dat de bespiering in de achterhand sterk aanwezig was. Dit doet vermoeden dat dit dier zich hoogstwaarschijnlijk in het water voortbewoog met aandrijving door voornamelijk de achterpoten. Dit is zoals we bij de zeehonden en deels bij de walrus kunnen zien (Bebej, 2009). De vorm en grootte van het schouderblad tonen aan de andere kant aan dat ook de voorpoten in het water als voortstuwing gebruikt werden. De zeeleeuwen en walrus vertonen namelijk deze manier van voortbeweging in het water. Deze combinatie van voor- en achterpootaandrijving in het water en de bijkomende mogelijkheid van voortbeweging op het land, toont duidelijk aan dat de verschillende families door de tijd heen op verschillende aspecten van de voortbeweging van hun voorouder zijn beginnen focussen (Rybczynski et al., 2009; Berta et al., 2018; Davis, 2019).

Aangezien de huidige Pinnipedia meer tijd in het water spenderen in vergelijking met landelijke carnivoren, onderging hun lichaam spontaan verscheidene aanpassingen of veranderingen (Berta en Churchill, 2012; Berta et al., 2018). Zo hebben zij allen een min of meer gestroomlijnd lichaam. Deze stroomlijning bekomen ze doordat de oorschelpen afwezig of verkleind zijn en de genitaliën en melkklieren zich onderhuids bevinden. Aangezien de staart bij alle Pinnipedia niet gebruikt wordt tijdens het zwemmen is deze redelijk kort en klein. Onrechtstreeks zorgt dit bijkomend voor extra stroomlijning (Berta et al., 2015). Algemeen zien we dat het grootste deel van het appendiculair skelet zich binnen de aflijning van het lichaam bevindt. Dit zorgt rechtstreeks ook voor een gestroomlijnd lichaam. De proximale delen van de ledematen zijn duidelijk verkort, in tegenstelling tot de meer distale delen die juist verlengd zijn. Beide paar ledematen werden bovendien omgevormd tot flippers waaraan ze hun naam 'de vinpotigen' te danken hebben (Rybczynski et al., 2009). De flippers hebben wel nog vijf duidelijke tenen en een verlengde digitus primus (Garrett en Fish, 2015). De heup bezit minder stevigheid door het verlies van het ligament die de femurkop en het acetabulum verbindt. Dit ligament is bij landelijke dieren nodig om het lichaamsgewicht volledig te dragen, wat dus bij Pinnipedia minder belangrijk is. Opvallend is ook dat het kniegewricht permanent gebogen is wat toch bijkomend voor een verhinderde beweging op het land zorgt. We zien bij de zeehonden en de walrus een volledige afwezigheid van haar, dit in tegenstelling tot de hydrofobe vacht van sommige zeeleeuwen (Berta, 2018). In vergelijking met terrestrische carnivoren vertonen de vinpotigen dus zeer specifieke omvormingen van de beenderen en de bespiering van hun ledematen (Berta et al., 2015). Hierdoor kunnen zij in het water meer kracht ontwikkelen en zich daarin zeer vlot voortbewegen. Zo zien we bijvoorbeeld dat ze allen een gelijkaardige snelheid vertonen wanneer er op een normaal tempo gezwommen wordt. Deze ligt ongeveer rond 2 m/s (Williams et al., 2002; Boness, 2009; Williams, 2009; Williams, 2018).

Tijdens het duiken, dalen zeehonden relatief dieper in vergelijking met zeeleeuwen en walrussen. Dit staat vermoedelijk in correlatie met hun voedselvoorkeur. Door hun carnivore dieet en jachtgedrag worden de Pinnipedia soms ook de zeeroofdieren genoemd. De zeehonden voeden zich immers vooral met vis en invertebraten die dieper in het water leven (Hammill, 2018). De walrus eet voornamelijk weekdieren die zich in ondiep water op de bodem bevinden (Lydersen, 2018). Het dieet van de zeeleeuwen bestaat uit vis en invertebraten maar ook uit vogels en andere zeezoogdieren (Chilvers, 2018). Bij verschillende soorten Pinnipedia zien we echter een zeer specifiek soort duiken, een drijvend duiken genoemd. Ze drijven passief door de waterkolommen heen wat het best vergeleken kan worden met een vallend blad. Hierdoor kunnen zij voor langere tijd zonder nood aan ademhaling onder water verblijven. De energie en zuurstof die ze door die inactiviteit sparen kunnen ze gebruiken om te slapen, te rusten of voedsel te verwerken. De frequentie aan drijvend duiken is dan ook duidelijk positief gecorreleerd aan de frequentie aan foeragerend duiken. Ondanks het drijven zullen de dieren toch langzaam zinken. Door af en toe minieme fladderende bewegingen te maken met de romp blijven zij ongeveer op dezelfde hoogte in het water. Naargelang de soort zien we wel een verschil in het uitvoeren van deze duik. De ene soort zal eerder verticaal drijven terwijl andere soorten zich meer horizontaal zullen positioneren. Het is opmerkelijk dat dieren in gevangenschap praktisch nooit dit gedrag vertonen, zeker in vergelijking met wilde soortgenoten. Vermoedelijk komt dit doordat het gedrag niet noodzakelijk is indien de dieren niet hoeven te foerageren (Mitani et al., 2010; Andersen et al., 2014; Watanabe et al., 2015). Het is het vermelden waard dat dit duiken bij vele soorten van de Pinnipedia vastgesteld wordt, losstaand tot welke familie ze behoren. Naast de gelijkenissen zien we daarentegen ook veel verschillen. Zo hanteert elke familie een ander soort zwemmethode, welke per familie zal verduidelijkt worden (Feldkamp, 1987; Williams et al., 2000; Davis et al., 2001; Berta, 2009, 2018; Williams, 2009; Suzuki et al., 2014; Berta, 2018; Williams, 2018).

Door de ontwikkeling van de ledematen naar flippers wordt onvermijdelijk de voortbeweging op het land belemmerd. Daarom wordt terrestrische locomotie bij Pinnipedia collectief gekarakteriseerd als traag met een korte uithouding. Daarentegen spenderen Pinnipedia wel een aanzienlijke tijd op het land, voornamelijk om te rusten, zich te reproduceren en voor de rui (Garrett en Fish, 2015; Fish, 2018). We zien echter wel duidelijke verschillen tussen deze families. Zo zijn de Otariidae en Odobenidae nog in staat om zich wandelend voor te bewegen, waar daarentegen de Phocidae belemmert zijn tot waggelen (Thomas en Yonas, 2009). Binnen families zien we wel duidelijk een gelijkaardige manier van voortbewegen op het land (Kuhn en Frey, 2012).

De Pinnipedia zijn dus fylogenetisch nauw verwant aan elkaar, wat duidelijk is aan hun gelijkaardige lichaamsbouw en uitzicht. Toch vertoont hun lichaam specifiek op vlak van voortbeweging vele verschillen (Fig. 10). Dit uit zich ook in de manier van voortbeweging, zowel op het land als in de zee.

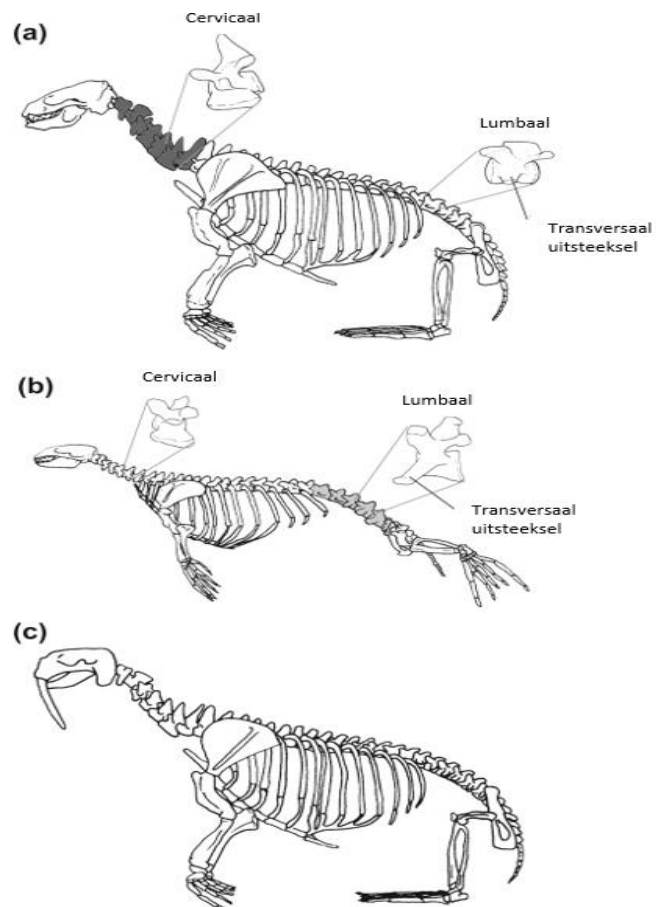


Fig. 10: Morfologie geraamte A. Zeeleeuw B. Zeehond C. Walrus (Naar: Berta et al., 2015)



### 2.4.1 Otariidae

De zeeleeuwen jagen, zoals eerder vermeld, vooral op zeer behendige prooien. Om deze behendigheid te evenaren zijn deze zeeroofdieren dan ook zeer flexibel. Zo is de nek van zeeleeuwen langer, beweglijker en gespierder dan die van de andere Pinnipedia (Fish et al., 2003; Berta et al., 2015). Tijdens voortbeweging op het land zorgt beweging met de nek namelijk ook voor stabiliteit en evenwicht. De zeeleeuwen hebben een sterkere bespiering van de thorax. Deze spieren helpen namelijk bij de pectorale oscillaties die zij uitvoeren tijdens zwemmen, waardoor meer lift en voorstuwing mogelijk is (Pierce et al., 2011; Berta et al., 2015; Chilvers, 2018). Hun intervertebrale gewrichten zijn zeer flexibel. Hierdoor bezitten zij zowel op het land als in het water een hogere wendbaarheid en kunnen ze zich makkelijk draaien (Pierce et al., 2011; Berta et al., 2015). Deze eigenschappen komen zeer goed van pas tijdens het jagen op hun behendige prooien. In vergelijking met terrestrische carnivoren heeft het ellebooggewricht van de zeeleeuwen een verschillende conformatie. Deze conformatie vermijdt onder andere dat de voorpoot kan roteren waardoor aandrijving met de voorpoten in het water efficiënter verloopt (Berta et al., 2015). De plantaire en palmaire zijdes van de flippers zijn volledig haarloos en hebben parallelle huidgroeven. Deze aspecten spelen dan weer een rol in de frictie gedurende voortbeweging op het land en zorgen voor grip op de ondergrond (Kuhn en Frey, 2012). Uit hun morfologie kunnen we afleiden dat de zeeleeuw een semi-aquatisch leven heeft en dat voortbeweging zowel in het water als op het land mogelijk is. Hierbij speelt voornamelijk de voorhand een grote rol.

#### *Water*

Zeeleeuwen bewegen zich in het water voort door middel van pectorale oscillatie (Fig. 11, Fig. 12, Fig. 13). Hierbij maken ze gebruik van hun krachtige borstspieren en voorste flippers die door een flappende beweging voorwaartse kracht zullen ontwikkelen (Feldkamp, 1987; Berta, 2009; Williams, 2009; Suzuki et al., 2014; Berta, 2018; Williams, 2018). Zij zijn de enige familie onder de Pinnipedia waarbij uitsluitend deze voorste flippers de voortstuwende kracht vormen tijdens voortbeweging in het water. Dit is in tegenstelling tot op het land waar de walrus samen met de zeeleeuwen ook de voorste flippers gebruiken om zich voort te bewegen. Deze voorste flippers worden in het water als het ware gebruikt als peddels. De achterste flippers daarentegen slepen passief mee of kunnen caudaal gespreid gehouden worden. De plantaire zijde van de flippers zijn ventraal gericht. Hierdoor kunnen zij tijdens het zwemmen dienen als extra stabilisatie zodat het lichaam recht gehouden wordt en niet kan rollen. De achterhand en de achterste flippers kunnen ook gebruikt worden om de richting van beweging mee te bepalen. De tenen van deze achterpoten kunnen geabduceerd en geadduceerd worden. Tijdens het abduceren vergroot bijgevolg het oppervlak gevormd door de achterpoten. Omgekeerd verkleint dit oppervlak tijdens adduceren. Dit zorgt ervoor dat de achterste flippers zowel een liftende als een remmende beweging kunnen teweegbrengen (Feldkamp, 1987; Gentry, 2009; Williams, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Williams, 2018).

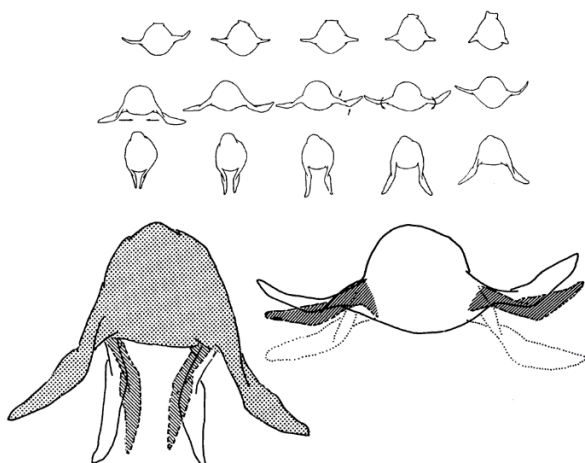


Fig. 11: Vooraanzicht van het zwemmen van een zeeleeuw (Naar: English, 1976)

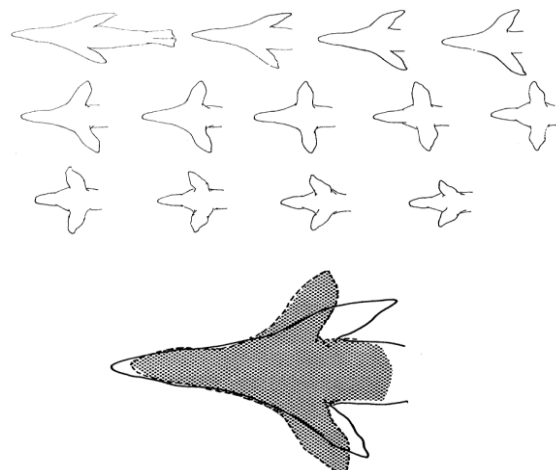


Fig. 12: Bovenaanzicht van het zwemmen van een zeeleeuw (Naar: English, 1976)

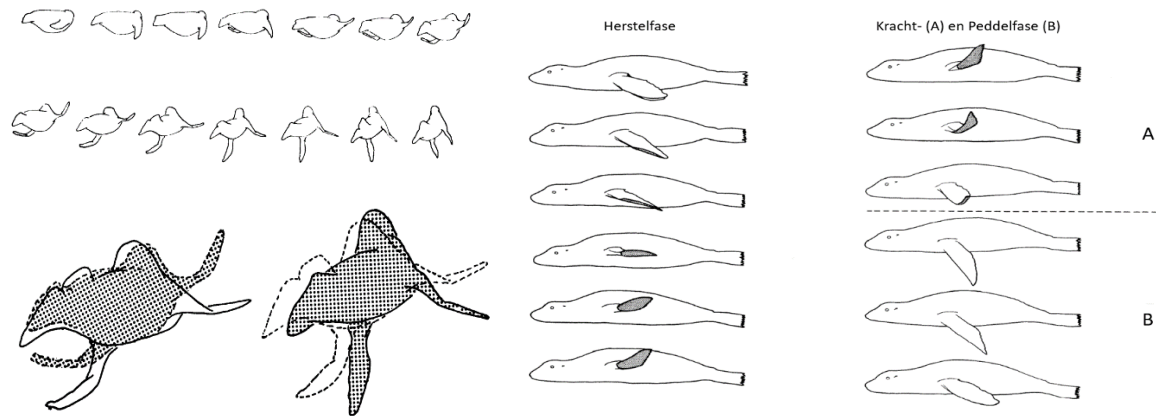


Fig. 13.: Achteraanzicht van het zwemmen van een zeeleeuw (Naar: English, 1976)

Fig. 14: Verschillende fasen tijdens het zwemmen van een zeeleeuw (Naar: Feldkamp, 1987)

Er worden drie fasen beschreven tijdens elke slag: een krachtfase, een peddelfase en een herstelfase (Fig. 14). Het grootste deel aan voorwaartse beweging wordt gerealiseerd tijdens deze peddelfase. De flippers worden allereerst geabduceerd en lateraal geroteerd. Hierdoor wordt met de flipper een zo groot mogelijk oppervlak met het water gecreëerd. Nadien zullen de flippers mediaal geroteerd worden zodat de kracht- en peddelfase kan beginnen. De voorste flippers worden vervolgens snel en krachtig geadduceerd om uiteindelijk tegen de romp te eindigen. Door de hoge weerstand en de hoge kracht die met deze verplaatsing gepaard gaan, wordt een voorwaartse en liftende beweging gerealiseerd. De frequentie aan slagen bepaalt dan ook de snelheid waarmee het dier zich voortbeweegt. Bijkomend zal de amplitude van de slagen ook een bevorderlijk effect hebben op de snelheid. Nadien wordt er een minimale oppervlakte van de flippers met het water gecreëerd zodat de zeeleeuw de flipper met de minste weerstand terug naar voren kan brengen en de beweging kan herhalen. Door de hydrofoile bouw van deze voorste flippers, wordt er ook een voorwaartse kracht geproduceerd bij deze herstelfase. De hydrofoile bouw zorgt ervoor dat er een heffende kracht ontstaat wanneer de flipper verticaal in de richting van voortbeweging verplaatst wordt. Dit alles samen resulteert in een zeer efficiënte voortbeweging waarbij ondanks de peddelende beweging toch een continue voortbeweging mogelijk is (Feldkamp, 1987; Williams, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Williams, 2018).

De propulsie verwezenlijkt door de voorste flippers heeft ook bijkomende voordelen. Zo creëert dit stabiliteit gedurende lagere snelheden en een hoge wendbaarheid tijdens hogere snelheden. Door hun mogelijkheid om vlot van richting en versnelling te veranderen, zijn zeeleeuwen als het ware acrobaten in het water. Zo zijn zij ook in staat om uit het water te springen en zelf salto's te maken. Ze zwemmen aan hoge snelheid naar het wateroppervlak toe en maken nadien zonder continue slagen van de voorste flippers een sprong in de lucht. Hierdoor vermijden ze de hoge golfweerstand die gepaard gaat met zwemmen aan het oppervlak, wat wel het geval is tijdens normaal ademen. Dit is dus een energetisch gunstige sprong die we eigenlijk vooral zien bij dolfijnachtigen maar die zeeleeuwen dus ook kunnen toepassen (Chechina et al., 2004; Williams, 2009; Williams, 2018). Het is opmerkelijk dat we dit laatst vernoemde gedrag meer bij pups dan bij volwassen dieren zien (Chechina et al., 2004; Gentry, 2009).

Tijdens het rusten aan het wateroppervlak wordt één van de voorste flippers traag van craniodorsaal naar caudolateraal bewogen. Dit zorgt er waarschijnlijk voor dat er steeds een kleine liftende kracht geproduceerd wordt, waardoor het dier niet zinkt en zijn evenwicht kan behouden. Dit rusten is niet te verwarren met het voorheen besproken 'zwevend rusten' (Williams, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Williams, 2018). Wanneer zeeleeuwen duiken, duiken ze meestal niet extreem diep. Toch spenderen zij het meeste van hun tijd onder het wateroppervlak, vermoedelijk voor het vinden van voedsel maar ook voor veel andere levensaspecten. Een representatieve soort van deze familie, de Californische zeeleeuw, duikt gemiddeld voor 4 minuten tot een diepte van 75 meter (Stewart, 2018). Deze diepte en duur kunnen variëren naargelang de seizoenen en dus vermoedelijk naargelang de beschikbaarheid van voedsel. De duikdiepte van de zeeleeuwen is ook vooral afhankelijk van de diepte waar de prooi

zich bevindt. Een maximum van 450 meter wordt beschreven met meestal 200 meter als de gemiddelde grens. Ook kan de duur variëren naargelang de situatie. Een duik duurt vrijwel altijd minder dan 12 minuten met een gemiddelde duur van 5 à 7 minuten. Deze weliswaar korte duikduur zorgt ervoor dat duiken aerobisch kan verlopen en dus energetisch het gunstigst is. Ondanks jagen in groep nooit gezien werd bij de zeeleeuw, is gecoördineerd groepsduiken wel geobserveerd. De functie hiervan is echter niet duidelijk (Gentry, 2009).

In het water is het mogelijk om gemakkelijk in alle richtingen te bewegen. De enorme flexibiliteit van hun lichaam zorgt ervoor dat keren en draaien voor de zeeleeuwen nog vlotter kan verlopen. Fish et al. (2003) merkten op dat zeeleeuwen verkiezen om verticaal in dorsale richting te keren. Hun zeer flexibele lichaam laat hen dus toe om een gestroomlijnde houding aan te houden tijdens het buigen van de rug. Wanneer de richting plots moet veranderen, zal dan minimale weerstand en verminderde vertraging mogelijk zijn. Draaien wordt verwezenlijkt door de voorste flippers uit te strekken, de achterste flippers te spreiden en de romp te buigen (Fig. 15). De horizontaal gerichte heffing van de voorste flippers zorgt voor centrifugale kracht waardoor het dier zich snel en makkelijk kan keren. Deze flippers zijn dan ook noodzakelijk voor het genereren van de lift die het lichaam doet draaien. Tijdens het draaien worden de flippers terug geadduceerd zodat de gestroomlijnde houding terug kan aangenomen worden. De kop leidt telkens de draai en bepaalt ook de richting. De achterste flippers dienen als stabilisatie om te voorkomen dat het achterste deel van de romp zou uitwijken tijdens het draaien (Godfrey, 1985; Frank E. Fish et al., 2003; Kuhn en Frey, 2012).

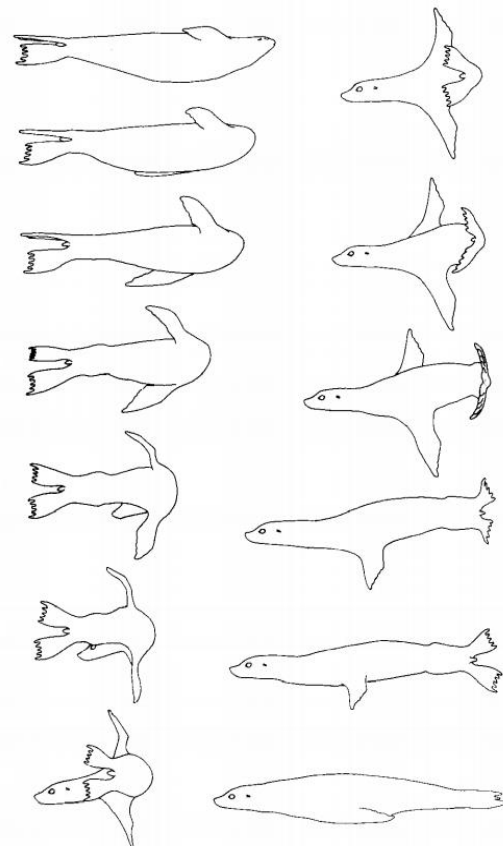


Fig. 15: Het draaien van een zeeleeuw in het water (Naar: Godfrey, 1985)

### Land

Op het land kunnen zeeleeuwen zichzelf met hun vier poten ondersteunen. De poten bevinden zich in een plantigrade stand waarbij de flippers zich lateraal bevinden en de romp de grond niet raakt. De achterpoten hebben bijkomend de mogelijkheid tot rotatie onder het lichaam. Dit alles resulteert in, het zogenoemde, lateraal stappen op de vier ledematen specifiek met voortdrijven door de voorpoten (Fig. 16, Fig. 17). Alternierend worden de voorpoten asynchroon gestrekt en gebogen met enkel gebruik van het ellebooggewricht en de carpi. Het axiale skelet zal dan eerder bijdragen tot de verplaatsing van het gewicht op het respectievelijke ledemaat. Dit gebeurt door de proximale ruggengraat en de nek zijwaarts te verplaatsen naar het op dat moment gewichtdragende ledemaat en het distale deel van het axiale skelet alternierend in flexie en extensie te brengen. Dit zorgt ervoor dat het bewegende lidmaat zich naar voor kan zwaaien. De achterpoten dienen primair als ondersteuning tijdens de voortbeweging. Zo bevinden de tarsi zich in flexie en bevinden de flippers zich voornamelijk lateraal als stabiliteit en om te vermijden dat de achterpoot op de voorpoot wordt geplaatst (English, 1976; Gentry, 2009; Thomas en Yonas, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Fish, 2018). Tijdens het stappen beweegt de zeeleeuw zijn voorpoten, gevolgd door de achterpoten, symmetrisch in de tijd. Elke poot krijgt dus een identiek durende contacttijd met de ondergrond (Hildebrand, 1966). De voorpoot wordt wel telkens later geplaatst dan de ipsilaterale achterpoot, waardoor gedurende dit stappen er dus steeds ondersteuning is van twee tot drie ledematen (English, 1976).

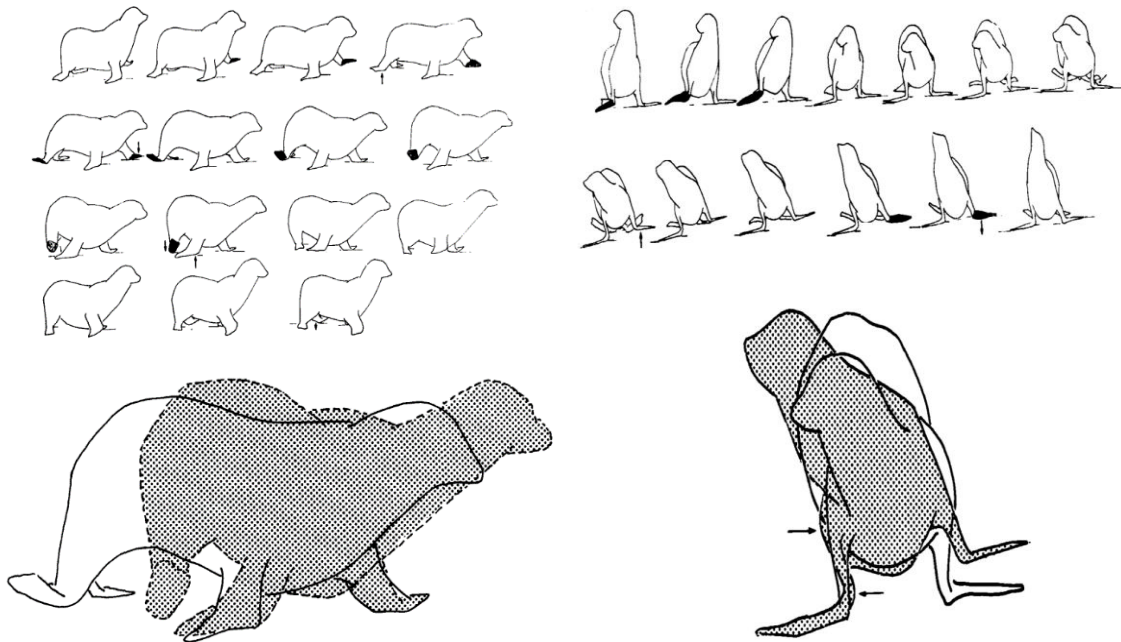


Fig. 16: Zijaanzicht van het stappen van een zeeleeuw (Naar: English, 1976) Fig. 17: Vooraanzicht van het stappen van een zeeleeuw (Naar: English, 1976)

Bij hogere snelheden maken zeeleeuwen gebruik van asymmetrische galop (Fig. 18). Aangezien zich te allen tijde minstens één poot op de grond bevindt verloopt dit dus zonder typische zweeffase. Hierdoor kunnen we niet volledig spreken van galop waardoor deze tred eerder een vorm tussen snel stappen en galop vertegenwoordigt. Tijdens deze galop zal de zeeleeuw zijn voorpoot ook telkens later dan de achterpoot plaatsen. De achterpoten begeven zich wel korter op de grond in vergelijking met stappen. De achterpoten bewegen zich synchroon in tegenstelling tot de voorpoten. Half springen en volledig springen wordt ook beschreven bij hogere snelheden. Hierbij wordt alternerend in volgorde steunname gerealiseerd door de achterpoten, de voorpoten en de vier poten tezamen (Fig. 19). De beide voorpoten, gevolgd door de achterpoten worden dus synchroon per paar bewogen en geplaatst. Tijdens voorgenoemde passen wordt de flexibele ruggengraat alternerend in flexie en extensie gebracht met de kop naar voor en achter bewegend voor de verplaatsing van het gewicht. Wanneer het gewicht zich achteraan bevindt met ondersteuning door de achterpoten, kan het lichaam gestrekt worden met zo voorwaartse verplaatsing van de voorpoten. In tegenstelling tot stappen bevindt bij hogere snelheden de voortbewegende kracht zich dus meer in de achterhand (English, 1976; Beentjes, 1990; Fish, 2018).

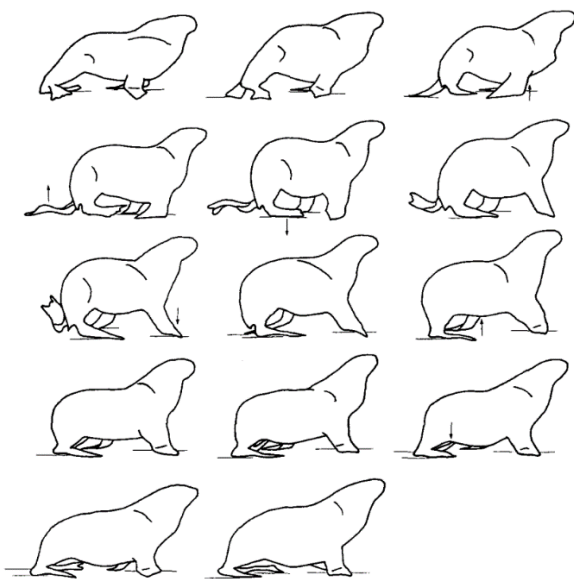


Fig. 18: De galop van een zeeleeuw (Naar: Beentjes, 1990)

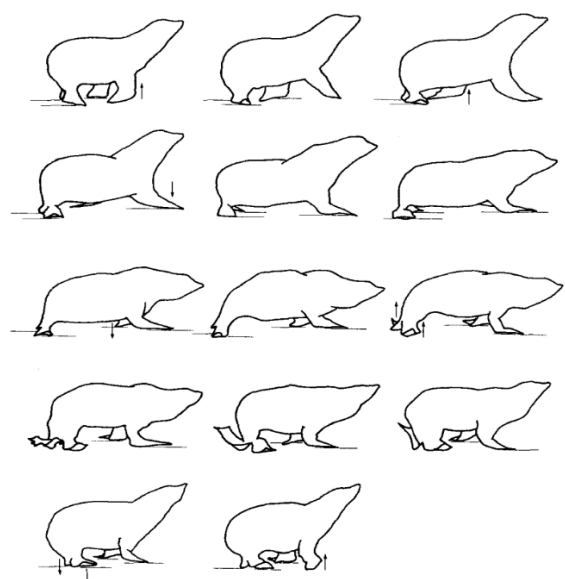


Fig. 19: Het half springen van een zeeleeuw (Naar: Beentjes, 1990)

Hoewel de zeeleeuwen evolutionair aangepast zijn aan aquatisch voortbewegen, behalen de dieren toch behoorlijke snelheden op het land. Gemiddeld stappen zij aan een snelheid van 0,7 m/s en tijdens galopperen kunnen zij zelfs 3,6 m/s behalen. Hiermee halen zij met gemak een lopend persoon in. Half springend behalen ze gemiddeld 1,4 m/s en tijdens volledig springen behalen ze een snelheid van gemiddeld 2,8 m/s (Beentjes, 1990; Gentry, 2009). Al deze vaststellingen zijn wel grotendeels geobserveerd bij dieren in gevangenschap. Hierdoor kan niet met zekerheid gesteld worden of bepaalde vormen van voortbeweging niet verschillen in het wild. Dit is zo wat echte galop betreft. Het is mogelijk dat zeeleeuwen dit ook in de natuur vertonen, maar door de beperkingen van behuizing in gevangenschap kan dit niet met zekerheid vastgesteld worden (English, 1976). Daarentegen wordt het exclusief stappen op de voorpoten enkel gezien bij dieren in gevangenschap na training (Kuhn en Frey, 2012).

Zeeleeuwen leven in een tamelijk gevarieerde omgeving. Hun leefgebied kan bijvoorbeeld bestaan uit rotsen, die de voortbeweging op het land belemmeren, of uit ijs dat juist kan helpen in de voortbeweging. Zo zien we dat bij een glijdende beweging over een glad oppervlak of bij snelle daling van een hellend oppervlak, de kracht van voortbeweging zich opnieuw in de voorpoten bevindt met de achterhand meeslepend (Kuhn en Frey, 2012; Fish, 2018). Kruipen zoals een rups wordt ook vaak gezien op gladdere oppervlakten. Dit gedrag ziet men vooral bij zeer jonge dieren (Chechina et al., 2004). Zeehonden bewegen zich op het land hoofdzakelijk zo voort waardoor dit gedrag besproken zal worden bij 2.4.2 *Phocidae*. Wanneer hun omgeving een obstakel vormt, zoals rotsen, bezit de zeeleeuw nog de mogelijkheid om te klimmen. Dit is opmerkelijk aangezien hun poten flippers zijn. Bij het oprichten dragen de achterpoten het gewicht en bevinden de flippers zich in de typische craniolaterale positie voor stabiliteit. Om zich naar een hogere positie te begeven, zoals bij het verlaten van het water of het overwinnen van een obstakel, zullen de voorpoten de aandrijvende kracht zijn tot het moment dat steunname met de achterpoten opnieuw mogelijk is. Ook kan de kin als ondersteuning dienen (Gentry, 2009; Kuhn en Frey, 2012).

#### 2.4.2 *Phocidae*

Zeehonden hebben een lichaam met eigenschappen die een beetje tussen de flexibiliteit van de zeeleeuwen en de robuustheid van de walrus zitten. Sommige zeehondensoorten, zoals bijvoorbeeld de zeeolifant, lijken qua omvang zelf zeer hard op de walrus. Van de Pinnipedia zijn zij wel de enige die hun achterpoten niet onder hun lichaam kunnen brengen (Hammill, 2009). Zij kunnen met andere woorden op het land hun gewicht niet met de vier poten dragen (Berta et al., 2015). Hierdoor verloopt hun voortbeweging op het land niet echt vlot, zeker niet in vergelijking met de andere Pinnipedia. Hun achterhand heeft zoals de walrus wel een enorme bespiering waardoor de zeehonden in het water de achterhand vooral gebruiken voor voortstuwing (Kuhn en Frey, 2012). De voorhand wordt dus tijdens het zwemmen niet echt gebruikt voor aandrijving. Kuhn en Frey (2012) vermoeden daarom dat de zeehonden eerst door de evolutie heen aquatische adaptaties ondergingen om uiteindelijk enkel in het water te leven en zich enkel daar met de achterhand voort te bewegen. Volgens hen ondergingen ze nadien terug adaptaties om zich opnieuw op het land te verplaatsen, waardoor tijdens hun kruipgedrag op het land de voorhand terug een beperkte rol speelt. Tijdens dit kruipen gebruiken de zeehonden de voorpoten met hun scherpe klauwen om extra grip en kracht te ontwikkelen. De voorhand vertoont wel minder flexibiliteit en de nek is ook relatief kort (Berta et al., 2015). In het water vormt de rigidere borstkas een soort ankerpunt wat helpt om met het bekken een beweging te maken die een hoge amplitude en lage golfhoogte heeft (Burkhardt en Frey, 2008).

De achterhand heeft samen met de achterpoten een enorme bespiering om de bekkenoscillatie in het water mogelijk te maken. Op het land verplaatsen zij zich voort door undulatie van het hele lichaam waardoor ook de rest van de ruggengraat een opmerkelijke bespiering en flexibiliteit heeft (Pierce et al., 2011; Berta et al., 2015; Garrett en Fish, 2015). Deze flexibiliteit is, zoals eerder vermeld, caudaal wel opvallender omdat vooral die regio de undulatie ondergaat. Onrechtstreeks kunnen de zeehonden hun ruggengraat en hun achterste flippers hierdoor horizontaal makkelijk bewegen (Pierce et al.,

2011). De tarsale regio van de zeehonden is redelijk nauw in vergelijking met de andere vinpotigen. Bij walvisachtigen is de staartbasis ook vernauwd waardoor in het water een nauwkeurige en krachtigere beweging met de staart kan geproduceerd worden. De zeehonden gebruiken tijdens het zwemmen de beide achterste flippers gelijkaardig zoals de walvisachtigen hun staart gebruiken. De vernauwing van de tarsale regio zorgt er vermoedelijk voor dat de zeehonden efficiënter kunnen zwemmen. Deze gewrichten zijn ook zeer mobiel waardoor ze met hun achterste flippers een hogere amplitude en controle kunnen uitoefenen in het water (Fish et al., 1988).

### Water

Zeehonden maken, zoals de walrus, gebruik van bekkenoscillatie waarbij de achterpoten de voortstuwende kracht vormen (Fig. 20, Fig. 21). De achterpoten maken alternerende peddelende slagen naar lateraal en vormen als het ware samen een caudale vin. De flipper die zich contralateraal ten opzichte van de zijde van de gebogen romp bevindt, zal gespreid worden. Door de plantaire zijde naar het water toe te bewegen zal er een krachtige slag geïnitieerd worden. Simultaan zullen de tenen van de andere flipper zich dan juist buigen om minimale oppervlakte te creëren. Beide flippers worden synchroon in dezelfde richting bewogen. Eenmaal de meest laterale positie bereikt wordt, zullen de flippers wisselen van gesloten en gespreide stand om de volgende beweging in de andere richting te ondergaan. Hierdoor kan elke flipper alternerend kracht ontwikkelen en herstellen. Dit heeft tot gevolg dat continue voorwaartse kracht kan ontwikkeld worden ondanks de flappende beweging. In combinatie met voorgenoemde laterale undulatie van het achterdeel van de romp produceren zij een voorwaartse beweging. De snelheid en frequentie van het buigen zal grotendeels de amplitude van de slagen recht evenredig beïnvloeden. De amplitude aan slagen zal dan ook recht evenredig de snelheid van voortbewegen beïnvloeden. Algemeen kan het zwemmen van de zeehond het best vergeleken worden met de voortbeweging van Cetacea (Fish et al., 1988; Williams, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Williams, 2018).

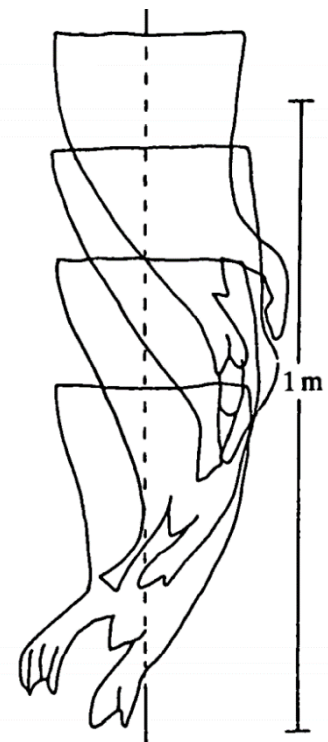


Fig. 20: Bekkenoscillatie met achterpootaandrijving tijdens het zwemmen van een zeehond (Naar: Fish et al., 1988)

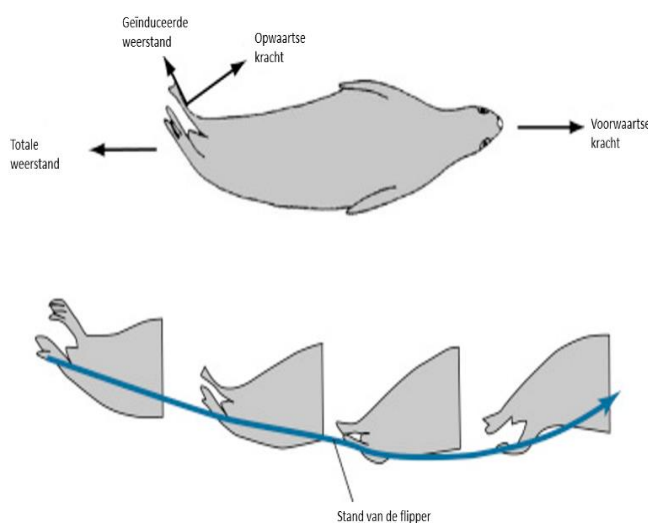


Fig. 21: Het zwemmen van een zeehond (Naar: Berta et al., 2015)

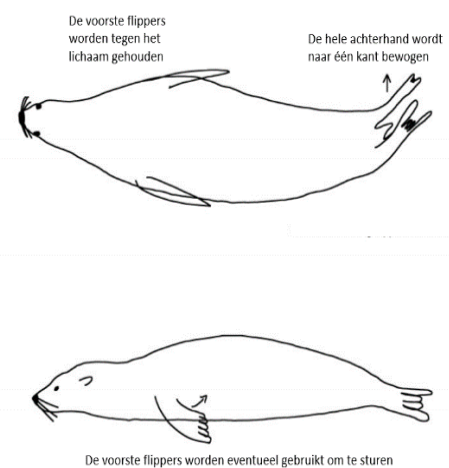


Fig. 22: Het zwemmen van een zeehond (Naar: Paterson, 2017)



De voorste flippers worden sterk geadduceerd tegen het lichaam (Fig. 22). Bij lagere snelheden merken Kuhn en Frey (2012) wel op dat deze voorpoten ook sporadisch peddelend of roeiend gebruikt kunnen worden om voortwaartse kracht te ontwikkelen. Dit is in tegenstelling tot andere literatuur die opmerkt dat bij zeehonden krachtontwikkeling enkel ontstaat door de achterste flippers en het buigen van het lichaam. Alle experts zijn het wel eens dat de voorste flippers gebruikt kunnen worden om mee de richting van voortbewegen te bepalen. Een voorste flipper zal door flappende bewegingen een lichte kracht ontwikkelen aan de respectievelijke kant van het lichaam waardoor het lichaam zich draait naar de contralaterale zijde. Deze manier van draaien wordt echter enkel opgemerkt tijdens langzaam zwemmen (Fish et al., 1988; Williams, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Williams, 2018). Doorgaans zullen zeehonden van richting veranderen door zich te draaien en te kantelen om de lengteas van het lichaam. In combinatie met het dorsaal buigen van het lichaam kan een laterale verandering in richting verwezenlijkt worden. Tijdens het draaien worden de voorste flippers weg van de romp wijd gespreid. Dit is vermoedelijk als extra stabilisatie van het lichaam tijdens het draaien. De laatst besproken manier van draaien verloopt dus bijna identiek als die van de zeeleeuwen (Kuhn en Frey, 2012).

Zeehonden spenderen het meeste van hun tijd in het water en het grootste deel van deze tijd spenderen ze onder het wateroppervlak. Dit is een beduidend langere tijd dan de zeeleeuwen zoals eerder vermeld. Daar komt bij dat ze vaak trager zwemmen en dieper en langer duiken dan hun mede Pinnipedia. Het is typisch voor de zeehonden dat ze eerst snel dalen en gedurende hun duik langdurig op grote diepte verblijven. Nadien stijgen ze snel terug naar het oppervlak om adem te halen. Zeehonden duiken gemiddeld een 20-tal minuten en behalen gemiddeld een diepte van maximum 500 meter. Het is opmerkelijk dat ze minder slagen met de achterpoten uitvoeren wanneer ze dieper zwemmen. Ze doen hierdoor meer aan zwevend of glijdend duiken. Dit is vermoedelijk omdat ze dieper in het water minder weerstand ervaren. Hierdoor kan voortbeweging efficiënter verlopen en zijn er dus minder slagen nodig dan tijdens ondieper zwemmen. Naargelang de diepte stijgt (ongeveer rond 75 meter diep) ziet men dan ook dat de dieren vlot overschakelen van slaggeïnduceerd zwemmen naar glijdend zwemmen (DeLong en Stewart, 1991; Davis et al., 2001; Williams, 2009; Mitani et al., 2010; Stewart, 2018; Williams, 2018). Ondiep duiken is vermoedelijk gerelateerd aan sociale interacties of andere levensaspecten terwijl dieper duiken vermoedelijk nodig is voor het vinden van voedsel. Zo duurt een duik gemiddeld langer en wordt er dieper gedoken in de winter ten opzichte van de zomer. Dit komt dus vermoedelijk door de schaarste aan voedsel en de noodzaak om langdurig te foerageren (Hindell et al., 1991; Folkow en Blix, 1999; Hammill, 2009). Tijdens rusten in het water kan opnieuw één van de voorste flippers een lichte kracht ontwikkelen door flappende bewegingen te maken. Zo wordt er vermeden dat het dier zinkt. Kuhn en Frey (2012) vermoeden dat de zwevende kracht ook ontwikkeld wordt door de lucht in de longen. We zien bij sommige soorten dat rusten en/of slapen vaak onder het water gebeurt. In gevangenschap gebeurt dit vaak op de bodem van het aquarium (Williams, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Williams, 2018).

### *Land*

De zeehonden vormen een unieke groep binnen de Pinnipedia op vlak van locomotie. Zij kunnen, zoals eerder vermeld, namelijk als enige de achterpoten niet naar voor draaien en niet onder het lichaam plaatsen. De achterpoten worden daarom relatief in hyperextensie naar caudaal gebracht met de palmaire zijdes naar elkaar toe. Door de anatomie van deze achterpoten is het voor de zeehond zelfs onmogelijk om de flippers plantair op de ondergrond neer te zetten. Daarnaast is het door de bouw van de poten onmogelijk om het volledige gewicht hierop te dragen. Hierdoor zijn zij beperkt tot een soort undulerend kruipen in plaats van stappen en vertrouwen ze eerder op het sternum en het pelvis voor ondersteuning en voortbeweging. Voortbeweging gebeurt dus vooral door middel van de hele romp, waarbij de flippers zelf vrijwel typisch niet de grond raken (Fig. 23) (Thomas en Yonas, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Garrett en Fish, 2015; Teilmann en Galatius, 2018; Tennett et al., 2018).

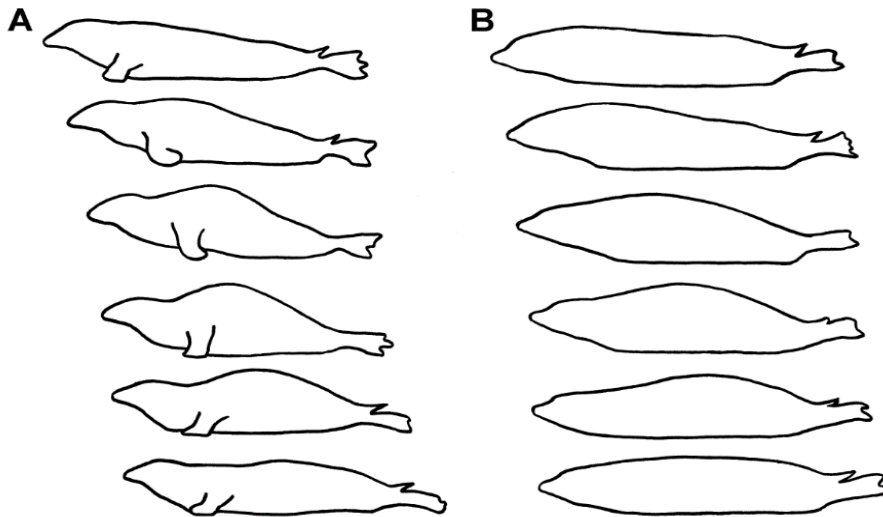


Fig. 23: Landelijke voortbeweging van A. een grijze zeehond B. een gewone zeehond (Uit: Garrett en Fish, 2015)

Door het sternum als basisondersteuningspunt te gebruiken met de ondergrond, kan het axiale skelet in ventrale flexie gebracht worden. Deze flexie begint in de lumbale regio en plant zich naar craniaal voort. De caudaal gerichte voorpoten met lateraal geplaatste flippers worden in combinatie met de kop ingetrokken. Zo kan het bekken naar voren gebracht worden. Wanneer het buigen van de ruggengraat de schouders bereikt, bevindt de rug zich in maximale flexie en is het niet meer mogelijk om het bekken verder naar voor te brengen. Het is noemenswaardig dat de achterste flippers tijdens deze beweging de ondergrond niet raken. Deze flippers lijken dan eerder ontspannen te zijn. Soms worden ze zelfs volledig meegesleept achter het lichaam. Zij kunnen daarentegen wel gebruikt worden als momentum om te veranderen van bewegingsrichting. (Thomas en Yonas, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Garret en Fish, 2015; Teilmann en Galatius, 2018; Tennett et al., 2018).

Vervolgens dient het bekken als ondersteunings- en ankerpunt. Bijkomend maakt steunname op de voorpoten het mogelijk om de borstkas en kop op te tillen. Door een krachtontwikkeling in het bekken en de extensie van het axiale skelet zal het craniale lichaam zich voorwaarts verplaatsen. Bij het terug neerkomen van de thorax, zal het sternum terug als ondersteuningspunt kunnen dienen en kan zo de beweging herhaald worden. Het bekken daarentegen verlaat nooit de ondergrond, tenzij bij hogere snelheden (Thomas en Yonas, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Garret en Fish, 2015; Teilmann en Galatius, 2018; Tennett et al., 2018).

De voorpoten kunnen, gebruikmakend van de falangen die een soort haak vormen als extra ankerpunt, dienen als assistentie bij de voorwaartse beweging. Hierbij trekt de zeehond dan de voorpoten ook in en creëert hij extra kracht tijdens het kruipen. De ondergrond speelt een rol bij het immobiliseren van de falangen. Zo kan er meer grip gecreëerd worden op een onregelmatig oppervlak dan bijvoorbeeld op ijs of op sneeuw. De voorpoten kunnen ook dienen om de richting te bepalen van de beweging door het lichaam lateraal naar de gekozen richting te duwen. Bij de zeelolifanten daarentegen kan het massieve lichaam als ondersteuning en voorwaartse kracht dienen (Thomas en Yonas, 2009; Kuhn en Frey, 2012; Garret en Fish, 2015; Fish, 2018).

Eigenaardig is dat men bij zeehonden in gevangenschap ziet dat de voorpoten meestal niet assisteren en zo wordt bij deze dieren de voorwaartse beweging enkel door undulatie en flexie van de ruggengraat gerealiseerd. De voorpoten worden evenwijdig tegen het lichaam gehouden met soms een extensie naar lateraal, zwevend boven de grond (Garret en Fish, 2015).

Daarnaast worden laterale buigbewegingen in het horizontale vlak gerapporteerd. Hierbij worden het hoofd en de schouders simultaan met het achterste deel van het lichaam naar dezelfde zijde bewogen en in flexie gebracht. Tijdens deze voortbeweging gebruikt de zeehond beide paar flippers ook om het lichaam naar voren te brengen door deze alternerend in te trekken. Deze beweging wordt eerder



gezien bij verplaatsing op sneeuw of op ijs in tegenstelling tot undulatie die voornamelijk op hardere ondergrond gebruikt wordt. Ze lijkt sterk op de methode van zwemmen die deze dieren hanteren. In het water limiteren deze buigbewegingen zich daarentegen enkel tot het achterste deel van het lichaam (Thomas en Yonas, 2009; Garret en Fish, 2015; Fish, 2018).

Wanneer de zeehonden snel het water moeten bereiken of als ze bepaalde hellingen willen afdalen, passen Phocidae glijdende bewegingen toe waarbij het lichaam zich volledig in extensie bevindt. De voorpoten dienen eerder voor stabilisatie dan voor krachtontwikkeling. Een gladdere ondergrond zoals ijs is dan uiteraard vereist (Garret en Fish, 2015; Fish, 2018).

Bij het verlaten van het water of om het overwinnen van een obstakel te realiseren, zijn Phocidae ook in staat om te klimmen. Ze gebruiken namelijk de voorpoten om het voorste deel van het lichaam op te tillen terwijl lichte flexie en extensie van de romp ervoor zorgen dat de thorax op en over het obstakel geplaatst kan worden. Tijdens dit klimmen dienen de klauwen van de voorste flippers als grip en ankerpunt (Garret en Fish, 2015).

Ondanks deze onhandig lijkende methodes van voortbewegen kunnen zeehonden snelheden behalen van wel 3,6 m/s tijdens undulatie. De frequentie en amplitude van de spinale bewegingen staan in evenredig verband met de ontwikkelde snelheid. Typisch zal bij het voortbewegen van dieren het bereiken van hogere snelheden de contacttijd van de poten verminderen. Bij Phocidae is dit niet het geval aangezien de flippers niet primair het lichaam dragen maar eerder een ondersteunende functie vervullen. Het type ondergrond lijkt geen effect te hebben op de snelheid, al zal een helling dit wel beïnvloeden. Bij horizontaal buigen worden bij zeehonden in het wild snelheden van wel 5,28 m/s bereikt. Bij laatstgenoemde werden de dieren echter opgejaagd en is dus deze snelheid voor interpretatie vatbaar (Garret en Fish, 2015; Fish, 2018; Tennett et al., 2018).

In gevangenschap behalen zeehonden tijdens undulatie een maximale snelheid van ongeveer 0,35 m/s, wat beduidend trager is dan in het wild (Garret en Fish, 2015). De oorzaak hiervan kan multifactorieel zijn. Zo kunnen bijvoorbeeld de dieren niet de noodzaak voelen om zich sneller voort te bewegen. Ook kunnen gelimiteerde behuizing of medische aspecten hierin een rol spelen (Garret en Fish, 2015; Tennett et al., 2018).

Phocidae zijn dus duidelijk de Pinnipedia die zich het meest aangepast hebben naar locomotie in het water ten koste van locomotie op het land.

#### 2.4.3 *Odobenus rosmarus*

De walrus is de enige overlevende soort van zijn familie. Onderzoek toont aan dat de walrus binnen de Pinnipedia fylogenetisch het nauwst verwant zijn aan de zeeleeuwen. Desondanks zwemmen zij eerder gelijkaardig als de zeehonden. Aangezien de zeehonden en de walrus verbonden zijn via een voorouder die op het land leefde, is vermoedelijk deze gelijkaardige zwemmethode convergent ontstaan (Gordon, 1981; Gordon, 1983). Hoewel de walrus veel gelijkenissen vertoont met de andere Pinnipedia, verschilt het dier toch op een aantal aspecten. Zo moet je maar naar een walrus kijken en zie je al dat dit dier een enorme omvang en robuuster uitzicht heeft. Deze omvang heeft tot gevolg dat de voortbeweging van walrussen minder efficiënt verloopt dan die van de andere vinpotigen. Op vlak van morfologie van de ruggengraat bezit de walrus gemeenschappelijke eigenschappen met zowel de zeeleeuwen als met de zeehonden. De nek is eerder kort zoals bij de zeehonden (Berta et al., 2015). De bespiering rond de thorax en het bekken is genoeg ontwikkeld om zich in het water zowel met de voorhand als de achterhand voort te bewegen. Door de sterk ontwikkelde bespiering van de thorax kunnen zij zoals de zeeleeuwen via pectorale oscillatie zwemmen. In het water helpen de borstpieren ook tijdens het foerageren, wat later zal beschreven worden. Op het land zal deze intense bespiering ervoor zorgen dat zij hun enorme gewicht kunnen dragen. De thoracolumbale regio van de wervelkolom is relatief steviger in vergelijking met die van de andere Pinnipedia. Dit is vermoedelijk om stabiliteit te creëren en het gewicht te verdelen tijdens voortbeweging op het land. Ondanks de verminderde flexibiliteit

van de ruggengraat en door de eveneens intense bespiering aan de achterhand, kan de walrus zoals de zeehonden ook via bekkenoscillatie zwemmen (Pierce et al., 2011; Berta et al., 2015).

De delen van de ledematen die zich buiten de lichaamscontour bevinden, zijn volledig haarloos. De palmaire en plantaire zijdes van de flippers zijn zeer ruw wat zorgt voor extra grip op het land (Lydersen en Kovacs, 2014). Walrussen hebben bovendien een additioneel kenmerk dat kan helpen bij voortbeweging, namelijk hun overmatig ontwikkelde hoektanden. De naam *Odobenus rosmarus* betekent letterlijk tandstappend zeepaard. De tanden functioneren als steunpunt en verwezenlijken zo hogere grip op de ondergrond. Hierdoor wordt de mogelijkheid gevormd om, in combinatie met extreem sterke nekspieren, zich op te trekken op ijs of land. Ze kunnen bovendien als houvast met de ondergrond dienen tijdens rusten in het water (Kastelein, 2009; Lydersen, 2018).

De walrus is jammer genoeg één van de zeezoogdieren die minder bestudeerd is. Hierdoor bestaat er nog geen uitgebreide informatie over hun duik- en zwemgedrag en hun voortbeweging op het land. Daarnaast blijkt de literatuur niet altijd volledig eenzijdig te zijn (Stewart, 2018).

### Water

Zoals eerder vermeld, maakt de walrus in het water voornamelijk gebruik van bekkenoscillatie waarbij de achterpoten de dominante aandrijvende kracht vormen (Fig. 24). Zij maken een unilaterale slag met beide achterste flippers. Deze maken synchroon alternerende peddelende slagen van lateraal naar mediaal (Fig. 25). Hun slag bestaat uit een schopfase waarbij de flipper van achter naar voor getransleerd wordt. Door de weerstand met het water en de versnelling van de flipper wordt een voorwaartse kracht ontwikkeld. De roeiende fase, waarbij de flipper mediaal of lateraal beweegt, zorgt mee voor een voorwaartse, maar ook laterale kracht. Door deze laterale kracht zal de walrus horizontaal roteren rond zijn lengteas. In combinatie met undulatie van de romp beweegt de walrus zich vlot voort in het water aan een gemiddelde snelheid van 2-3 m/s (Kastelein, 2009). Zeehonden en walrussen gebruiken hun achterste flippers op een zeer identieke manier. Deze beweging werd eerder uitvoeriger beschreven bij 2.4.2 *Phocidae*. De walrus heeft daarentegen een zeer duidelijke achterwaartse translatiefase. Dit is bij de zeehond niet merkbaar (Gordon, 1983; Fish et al., 1988).

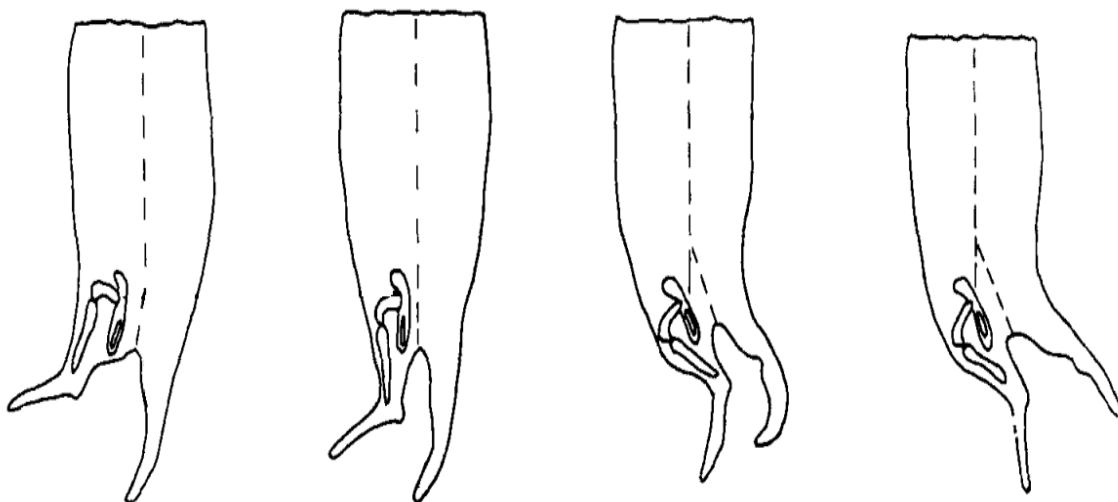


Fig. 24: Bekkenoscillatie met achterpootaandrijving tijdens het zwemmen van de walrus (Naar: Gordon, 1981)



Fig. 25: De stand van de achterste flippers tijdens het zwemmen van de walrus (Naar: Gordon, 1981) Fig. 26: De stand van de voorste flippers tijdens het zwemmen van de walrus (Naar: Gordon, 1981)

De voorpoten helpen in deze voortbeweging door middel van bilaterale peddelende slagen (Fig. 26) (Gordon, 1983; Berta, 2009). Zij starten geabduceerd en uitgestrekt. Vervolgens worden zij mediaal geroteerd, geadduceerd en ingetrokken. Hierdoor ontstaan door de verplaatsing van het water zowel een liftende als een voortstuwende kracht. Tijdens een herstellende fase zullen de voorste flippers terug lateraal geroteerd, geabduceerd en uitgestrekt worden. De walrus voert dus met de voorpoten een identieke slag als de zeeleeuwen uit. Een slag duurt daarentegen wel beduidend langer bij de walrus (Gordon, 1983). De voorpoten dienen ook om mee de richting te bepalen tijdens het zwemmen (Gordon, 1983; Berta, 2009; Kastelein, 2009; Williams, 2009; Williams, 2018). Hierover lijkt echter enige onenigheid. Sommige auteurs stellen dat de zeeleeuwen de enige Pinnipedia zijn die de voorpoten gebruiken als voortstuwing. Zij merken op dat bij de zeehond en walrus deze voornamelijk een manoevrerende functie uitoefenen en enkel sporadisch helpen in de voortstuwing. Anderen beschrijven dat de voorpoten van de walrus tijdens het zwemmen weliswaar een significante rol spelen in de voortstuwing (Gordon, 1981; Gordon, 1983, Berta, 2009).

In tegenstelling tot de zeeleeuwen spenderen walrussen iets meer tijd op het land. Ook duikt de walrus met een gemiddelde van 130 meter (Kastelein, 2009) en een maximum van ongeveer 400 meter minder diep dan zeeleeuwen. De duiken van de walrus duren gemiddeld maximum 40 minuten. De meeste van deze duiken zijn dan ook in functie van de zoektocht naar voedsel (Lydersen en Kovacs, 2014; Lowther et al., 2015). Ondanks het feit dat zij zeer diep kunnen duiken, duiken walrussen veelal ondiep en kort. Zoals eerder vermeld is dit vermoedelijk doordat de weekdieren die zij eten vaak in ondiep water terug te vinden zijn. Daardoor leeft de walrus dicht bij de kust (Lowther et al., 2015). Er wordt ook beschreven dat zij zich als stappend over de bodem voortbewegen. De achterpoten worden dan praktisch niet gebruikt als voortstuwende kracht. De voorpoten nemen deze rol over. Daarnaast hebben ze ook een ondersteunde rol (Gordon, 1983; Pryslova et al., 2009). Dit stappen werd door Pryslova et al. (2009) echter enkel in gevangenschap geobserveerd.

### *Land*

Op het land kunnen de walrussen dus zoals zeeleeuwen hun lichaam ondersteunen met de vier poten. Zowel de voor- als achterpoten brengen ze onder hun lichaam door zodat stappen zoals zeeleeuwen mogelijk wordt. Maar door hun massieve omvang en bolvormig lichaam is dit eerder beperkt en onhandig. De poten dienen dan eerder als stelten en niet als functionele ledematen. De flippers worden zoals bij zeeleeuwen craniolateraal gepositioneerd voor extra stabiliteit. De voorpoten zorgen wel voor een voortstuwende kracht bij het begin van de voortbeweging. Bijkomend vormt vooral het sternum bij volwassen individuen een soort vijfde lidmaat die voornamelijk als ondersteuning dient en

helpt bij de voorwaartse beweging. Door logischerwijs een minder volumineus en zwaar lichaam, is bij juveniele dieren daarentegen deze ondersteuning niet noodzakelijk (Gorden, 1981). Door voorgenoemde zaken begeven walrussen zich tamelijk langzaam op het land, zeker in vergelijking met de eerder besproken soorten (Gordon, 1983; Kastelein, 2009; Thomas en Yonas, 2009; Lydersen, 2018).

Tijdens het stappen maken ze gebruik van een laterale pas zoals de zeeleeuw (Fig. 27). De flippers bevinden zich tijdens de pas het grootste deel van de tijd op de grond. Eerst plaatst de zeeleeuw de voorpoten verticaal en licht gestrekt onder het lichaam. De aandrijvende kracht wordt dan ook gecreëerd door een volledige strekking van deze voorpoten met een initiële tillende beweging van de borstkas. Nadien zal de walrus zijn gewicht met een 'lunge' naar voren verplaatsen en daarop het volledige lichaam naar voren bewegen (Garret en Fish, 2005). Het lichaam bevindt zich in een gedeeltelijke opgeheven houding waardoor het mogelijk wordt om één van de voorpoten in een laterale zwaai naar voren te brengen. De achterpoten bevinden zich dus eveneens craniaal gericht onder het lichaam en dienen in combinatie met het sternum als de voornaamste ondersteuning van het gewicht. Nadien worden de achterpoten gestrekt waardoor het lichaam naar voren geduwd wordt. De achterpoot wordt vervolgens ook, synchroon met de ipsilaterale voorpoot, met een laterale zwaai naar voren geplaatst. Dus als het ware worden alternerend het linker en dan het rechter paar poten verplaatst. Deze pas wordt het best beschreven als vierpotig stappen met vooral achterpootaandrijving en sternale lunging (Thomas en Yonas, 2009; Fish, 2018). De kop en het voorste deel van het axiale skelet helpen, door mate van extensie, de voorwaartse beweging teweegbrengen. De kop vormt ook een tegengewicht om zo minder belasting op de, op dat moment, voortbewegende ledematen te realiseren. Op die manier lijkt de walrus zigzaggend te stappen (Thomas en Yonas, 2009).

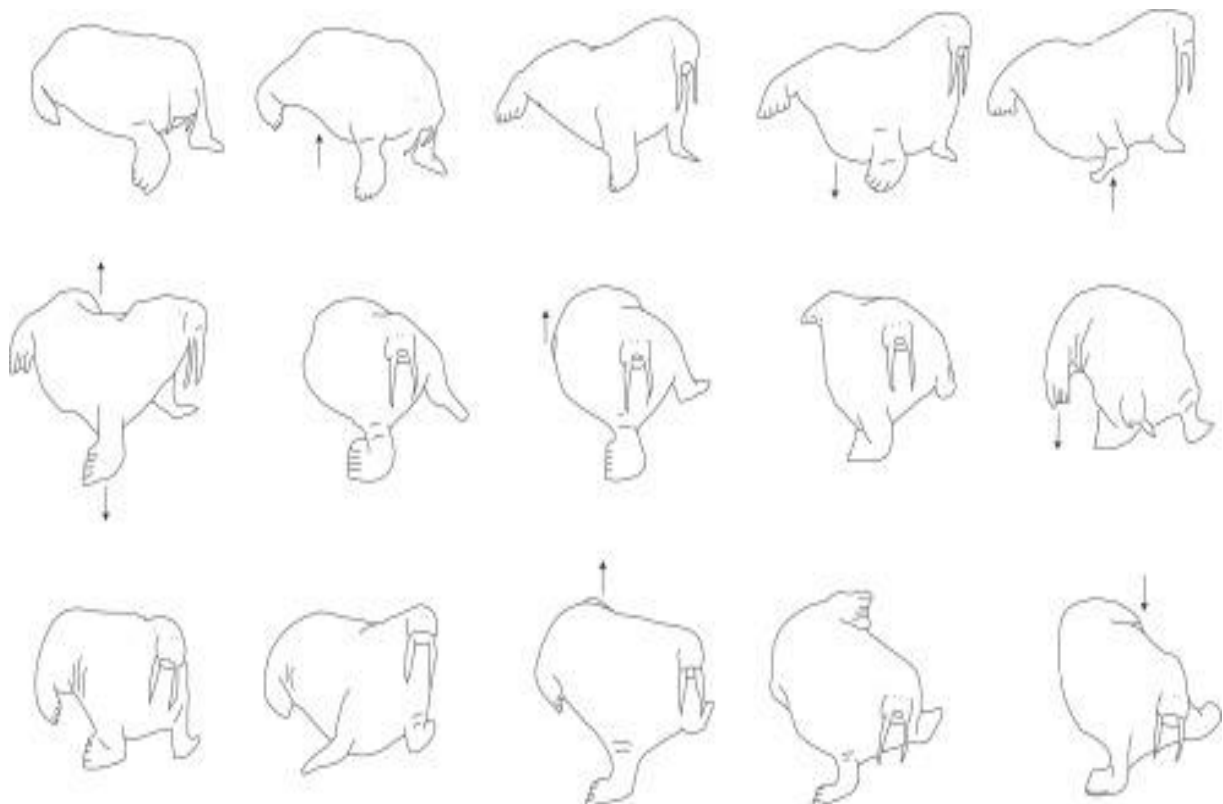


Fig. 27: Landelijk voortbewegen van de walrus (Uit: Berta et al., 2015)

Buiten deze pas worden er geen andere vormen van voortbewegen beschreven. De walrus is daarom ook niet volledig capabel om hogere snelheden te bereiken op het land. Dit is echter, door de levensstijl en levensomgeving, niet zozeer noodzakelijk (Lydersen en Kovacs, 2014; Beatty et al., 2016).

## 2.5 Cetacea

De infraorde Cetacea of walvisachtigen, een onderverdeling van de orde Artiodactyla of evenhoevigen, is een zeer diverse groep aan dieren. Zo wordt er een onderscheid gemaakt tussen de tandwalvissen (Odontoceti) waartoe de visetende dolfijnachtigen behoren en de baleinwalvissen (Mysticeti) waartoe de typisch planktonetende grote walvissen behoren. Het aantal species tot nu toe ontdekt en bestudeerd is zeer talrijk (Uhen, 2007). De populariteit van deze soorten (bv. de Tuimelaar), zowel in het wild als in gevangenschap, is enorm. Hierdoor is onderzoek naar de walvisachtigen, met in het bijzonder de dolfijnen, talloos. De voortbeweging van elke soort gebeurt in het algemeen wel quasi gelijkaardig (Fish et al., 2008).

### *Evolutie*

Er werd vastgesteld dat het nijlpaard fylogenetisch het nauwst verwant is met de walvisachtigen. Deze voedt zich niet met zaken uit de zee. Ondanks de semi-aquatische levensstijl wordt het nijlpaard daarom niet gerekend onder de zeezoogdieren (Uhen, 2007). De gemeenschappelijke voorouder van zowel het nijlpaard als van de walvisachtigen had waarschijnlijk eveneens een gelijkaardige semi-aquatische levensstijl. Bijna alle terrestrische zoogdieren zijn in de mogelijkheid om te zwemmen. Het nijlpaard is hierop geen uitzondering en doet dit voornamelijk door te peddelen met de vier poten, wat eigenlijk een aangepaste manier van galop op het land is (Coughlin en Fish, 2009; Bebej et al., 2015; Bebej en Smith, 2018). Bij de huidige walvisachtigen was door hun volledig aquatische levensstijl een meer efficiëntere manier van voortbewegen in het water nodig. Doorheen de tijd is de voorouder van de walvisachtigen vanzelfsprekend als maar meer afgeweken van deze semi-aquatische levensstijl met verschillende anatomische aanpassingen tot gevolg (Gingerich, 2003; Uhen, 2007; Bebej en Smith, 2018).

Het bestuderen van de vele geraamtes van voorouders van de walvisachtigen, met in het bijzonder de poten, werd veelvuldig uitgevoerd. Eén van de oudste voorouders had een morfologie die eerder een landelijk voortbewegen aanduidt. De poten en de ruggengraat vertonen wel lichte aanpassingen die voortbewegen in ondiep water kunnen aanduiden (Uhen, 2007). Ondanks dat de ruggengraat relatief stabiel lijkt te zijn, wat past bij een meer terrestrisch voortbewegen, is er toch een significante stijging van de flexibiliteit (Bebej en Smith, 2018). De vorm van de staartwervels suggereert dat de staart een significante rol speelde tijdens het zwemmen (Lambert et al., 2019). Het gewicht kon bovendien nog ondersteund worden door de volledig ontwikkelde ledematen (Bajpai en Thewissen, 2000). De poten hadden ook rudimentaire hoeven waardoor voortbeweging op het land een grote zekerheid is (Lambert et al., 2019).

Onderzoek op lichtjes jongere voorouders wijst aan dat ondanks het nog aanwezig zijn van functionele achterpoten, deze poten toch niet konden gebruikt worden voor voortbeweging op het land. In het water zouden de achterpoten wel voor voortstuwing kunnen gediend hebben. De meer flexibelere ruggengraat staat toe om door extensie en flexie hiervan mee te helpen in de voortbeweging (Bebej en Smith, 2018). De staart had vermoedelijk nog geen aandrijvende kracht. Deze diende waarschijnlijk wel om de richting van voortbeweging te bepalen en het lichaam stabiel te houden tijdens de alternerende slagen van de achterpoten. De sacrale wervels vormen, zoals bij terrestrische zoogdieren, een versmolten geheel. In water kan het bekken als extra voortstuwing dienen door deze alternerend op en neer te bewegen (Gingerich, 2003; Uhen, 2007; Bebej et al., 2015; Houssaye et al., 2015; Houssaye en Botton-Divet, 2018).

Een nog recentere voorouder had al een meer typische morfologie gelijkend op die van de huidige walvisachtigen. De torpedoachtige vorm, die voor stroomlijning dient in het water, wordt alsmaar duidelijker (Buchholtz, 2007). De restrictie van beweging in de elleboog en de pols duidt aan dat het onmogelijk was voor dit dier om de voorpoten onder het lichaam te plaatsen. Samen met brede schouderbladen kan voortbeweging op het land hierdoor quasi uitgesloten worden. De nek is verkort en compacter. Hierdoor wordt tijdens het voortbewegen de kop gestabiliseerd en de weerstand met

het water geminimaliseerd (Spoor et al., 2002). De wervels van de romp hebben bijpassend een meer uniform uitzicht waaruit geconcludeerd wordt dat deze een gelijkaardige belasting ondervonden. Dit sluit aan op de vermoedelijk volledig aquatische levensstijl. Het aantal wervels is eveneens verhoogd wat voor een langgerekt lichaam zorgt. Aanhechting van de uitgebreide en enorme bespiering voor de krachtige staart die de hedendaagse Cetacea bezitten, wordt daardoor ook mogelijk. Het bekken vertoont individuele sacrale wervels wat voor meer flexibiliteit zorgt. De caudale wervels zijn op het einde van de staart behoorlijk afgeplat wat wijst op de aanwezigheid van een staartflipper. De morfologie van de staart zowel als van het bekken maken het mogelijk om aan dorsoventrale undulatie te doen. Dit is de manier van voortbewegen die de huidige walvisachtigen hanteren. Als laatste zijn de achterpoten zo rudimentair waardoor men denkt dat deze geen rol uitoefenden in de voortbeweging, zowel op het land als in het water. Al deze morfologische aanpassingen suggereren dat de staart bij dit dier de voornaamste aandrijvende kracht vormde. De stapsgewijze aanpassingen die men bij voorgenoemde voorouders kan opmerken wijzen op een langzame evolutie naar een volledig aquatisch leven en een efficiënte voortbeweging in het water (Gingerich, 2003; Uhen, 2007; Houssaye et al., 2015).

Interessant genoeg ontdekte men een recente voorouder die niet het typische uitzicht heeft van de huidige walvisachtigen. Die vertoonde een zeer lang achterste deel van de thorax, romp en staart met afwijkende proporties ten opzichte van andere voorouders. Misschien bestond er een groep van oerwalvissen die in tegenstelling tot dorsoventrale undulatie eerder zoals haaien aan laterale undulatie deden (Gingerich, 2003). Deze convergente evolutie is echter niet meer te bespeuren in hedendaagse walvissoorten.

Bij de huidige Cetacea ondergingen de voorpoten een omvorming tot vinnen (Bebej en Smith, 2018; Zhou et al., 2018). Door hun spoelvormige hydrodynamische vorm worden zij gebruikt om de opwaartse kracht tijdens het zwemmen te verhogen (Macgregor, 2018). Via mobiele gewrichten dienen ze ook om hun voortbeweging af te remmen en te veranderen van richting (Fish, 2002; Reidenberg, 2007; Macgregor, 2018). De traag zwemmende baleinwalvissen vertonen een grotere flexibiliteit in deze gewrichten. Door de afwezigheid van een dorsale vin zijn zij meer afhankelijk van hun pectorale flippers voor de correctie en wendbaarheid van hun voortbewegen (Fish, 2002). De vorm van de pectorale flippers en de staart varieert licht onder de soorten. Deze is vooral afhankelijk van de levenswijze en de manier van voeden. Op die manier zullen traag zwemmende dieren die zich voeden met trage of stilstaande prooien brede en kortere vinnen hebben zodat continue maar trage aandrijving kan geproduceerd worden (Fig. 28). De dieren die zich voeden met snel zwemmende prooien hebben nood aan plotse sterke aandrijving wat goed kan uitgevoerd worden door lange en smalle vinnen (Fig. 29) (Macgregor, 2017). De elastische en gladde huid met een waterdichte bovenste laag en de volledige afwezigheid van haar is onontbeerlijk voor een adequate stroomlijning in het water (Williams, 2009; Macgregor, 2017; Williams, 2018; Davis, 2019). Hun torpedoachtig hydrodynamisch lichaam heeft ook een gelijkaardige densiteit als het water waardoor zij een natuurlijke drijfkracht bezitten. Om de stroomlijning te bewaren zijn de achterpoten uitwendig volledig verdwenen (Macgregor, 2017). Sommige soorten ontwikkelden ondanks de nood aan deze stroomlijning bijkomend een dorsale vin (Viglino et al., 2014). Bij snel zwemmende Cetacea voorkomt deze vin dat het lichaam tijdens het zwemmen zich horizontaal of verticaal zal rollen (Fish, 2002; Reidenberg, 2007). Deze vin is immobiel maar hydrodynamisch en bevindt zich ongeveer net voorbij het zwaartepunt. Omdat walvisachtigen vooral in diep water leven, vertonen hun beenderen een lage densiteit. Dit helpt om hun drijfvermogen beter te controleren (Fish en Hui, 1991; Long et al., 1997; Pabst, 2000; Thewissen et al., 2006; Reidenberg, 2007).

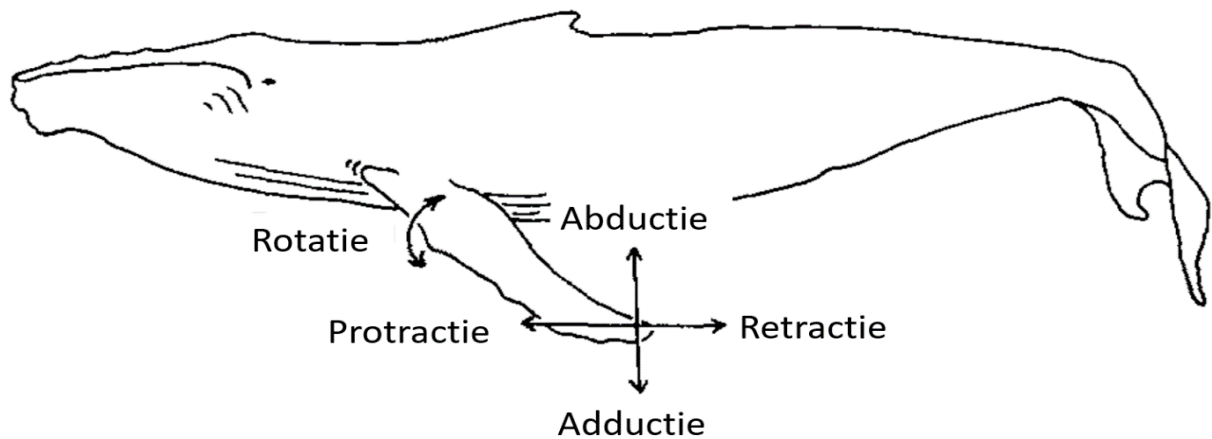


Fig. 28: Algemene morfologie en wendbaarheid van de pectorale flippers van een Mysticeti (Naar: Edell en Winn, 1978)

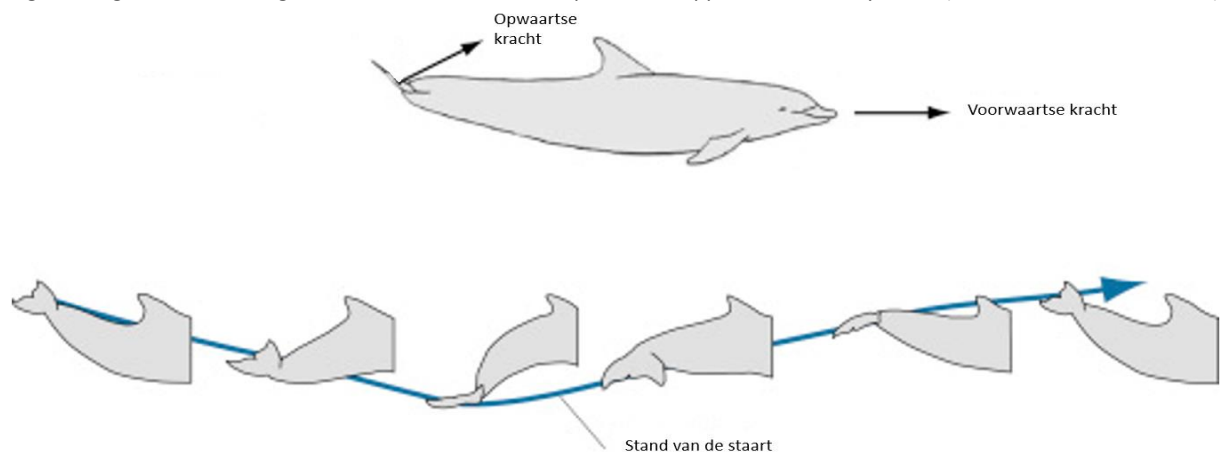


Fig. 29: Algemene morfologie en aquatische locomotie Odontoceti (Naar: Berta et al., 2015)

Ondanks dat Cetacea oorspronkelijk afstammen van een terrestrisch zoogdier behoren zij tot de meest efficiënte zwemmers op de planeet. Dit hebben ze uiteraard te danken aan hun voorgenoemde talrijke en optimale evolutionaire aanpassingen, maar ook aan hun ontwikkeld zwemgedrag.

### Water

De tandwalvissen bewegen zich in het water voornamelijk vooruit door het achterste derde van hun lichaam en hun krachtige staart op en neer te bewegen (Fig. 29). Deze manier van voortbewegen noemt men dorsoventrale undulatie met oscillerende bewegingen (Fig. 30) (Long et al., 1997; Viglino et al., 2014; Bebej en Smith, 2018; Williams, 2018). De amplitude van deze golvende beweging vergroot naar de staart toe wat resulteert in sterke slagen met de staart (Williams, 2018). De intervertebrale gewrichten tussen de kop en de staart zijn veelal rigide zodat de romp een onbuigzaam geheel vormt. Dit zorgt ervoor dat de krachtontwikkeling en beweging die nodig zijn voor voortbeweging zich vooral in de staart bevinden en dat zo de snelheid kan opgedreven worden (Fish, 2002; Viglino et al., 2014; Bebej en Smith, 2018). Dolfijnen, een familie van deze tandwalvissen, onderscheiden met hun enorme snelheden in het water zich daardoor van andere zeezoogdieren. Eigenaardig heeft hun ruggengraat gedurende de evolutie zich dus van rigide naar flexibel naar terug rigide ontwikkeld (zie evolutie) (Bebej en Smith, 2018). De intervertebrale gewrichten zijn logischerwijze flexibeler aan de kop- en staartzijde waardoor een soepelere en krachtige beweging met deze delen kan gecreëerd worden. De hydrofoile staart is gedurende het zwemmen dan ook de primaire voortstuwende kracht. Deze bestaat uit gestroomlijnde en zeer oppervlakte-efficiënte staartvinnen die horizontaal geplaatst zijn. Deze vinnen kunnen afzonderlijk bewogen worden van de staart. Afhankelijk van de stand van deze vinnen kan de richting van voortbeweging mee bepaald worden. Ook zorgt de stand van deze vinnen voor een opwaartse kracht tijdens het zwemmen (Long et al., 1997; Bebej en Smith, 2018; Davis, 2019). Zo wordt een continue lift geproduceerd die de voortbeweging doeltreffender maakt (Fish, 2002). De

baleinwalvissen bewegen zich op dezelfde manier voort. Zij behielden echter wel een meer flexibele ruggengraat. De undulatie die hun lichaam ondergaat tijdens zwemmen is daardoor uitgebreider en meer opvallend (Bebej en Smith, 2018; Macgregor, 2017).

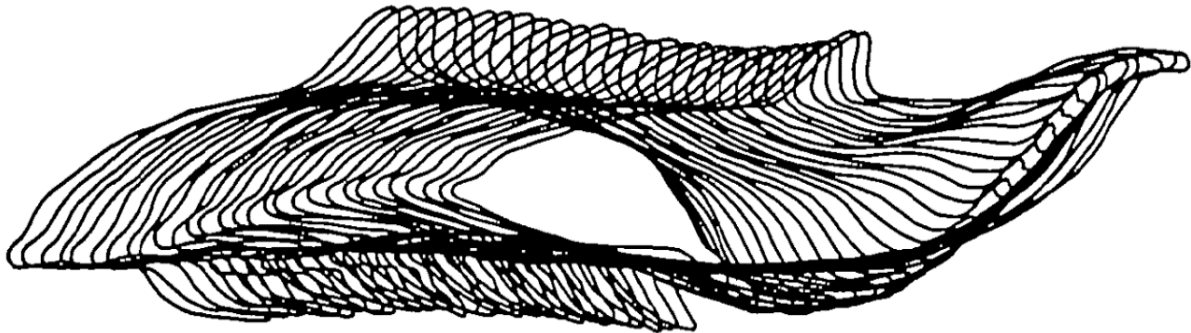


Fig. 30: Dorsoventrale undulatie Cetacea (Uit: Videler en Kamermans, 1985)

Deze liftgebaseerde methode van zwemmen produceert ook een centrifugale kracht waardoor draaien in het water vlot kan verlopen. Zowel actief als niet-actief wenden wordt vertoond. Kleine bochten aan een lage snelheid worden enkel verwezenlijkt door de mobiliteit van de flippers en het buigen van het lichaam. Tijdens het keren worden de kop en de staart lateraal gebogen en de flippers geadduceerd en geroteerd (Fig. 28). Door de enorme stroomlijning van het lichaam en de vinnen is dit voldoende om de draai te starten. Tijdens sneller zwemmen zullen de goed ontwikkelde extremiteiten wel actief helpen bij de draai door continu voortstuwing te produceren. Draaien in het water wordt bij de soorten die geen dorsale vin hebben, verwezenlijkt door het ventrale aspect van het lichaam aan de binnenkant van de draai te plaatsen (Fish et al., 2003). Zoals eerder vermeld zijn de gewrichten in hun pectorale flippers zeer mobiel. Door deze verhoogde flexibiliteit is een grotere wendbaarheid mogelijk maar wel ten koste van de snelheid (Fish, 2002; Fish et al., 2003).

De walvisachtigen zijn door hun vele adaptaties de snelst zwemmende zeezoogdieren, dit vooral tijdens sprinten. Aanvullend is er tijdens het zwemmen geen herstelfase waardoor voortstuwing continu kan gerealiseerd worden. De snelheid kan enkel opgedreven worden door een hogere frequentie aan slagen met de staart. Deze frequentie en dus de snelheid is omgekeerd evenredig met de omvang van het dier. Vele Cetacea hebben een standaard zwemsnelheid tussen de 1,5 en 3,5 m/s (Davis, 2019). Baleinwalvissen zwemmen in rust gewoonlijk aan 2,1 tot 2,6 m/s maar kunnen tijdens sprinten wel 13 m/s behalen (Sumich, 2010). De tandwalvissen zijn in hun omvang uiteenlopende dan de baleinwalvissen wat ook invloed heeft op hun zwemsnelheden. De orka steekt hier bovendien met een snelheid van 3,5 m/s in rust. Het is opmerkelijk dat tijdens het sprinten van tandwalvissen dezelfde bovengrens als bij de baleinwalvissen gerapporteerd wordt, met opnieuw de orka als winnaar (Macgregor, 2017; Williams, 2019).

Wanneer dolfijnen aan het wateroppervlak zwemmen vertonen zij twee verschillende zwemmethodes gerelateerd aan hun snelheid. In rust zullen zij veelal juist onder het wateroppervlak zwemmen en kort het wateroppervlak doorbreken om te ademen. Praktisch hun hele lichaam blijft in het water en om te ademen maakt enkel de regio rond het blaasgat contact met de lucht. Tijdens het sprinten vertonen zij echter een heel typisch zwemgedrag. In plaats van continu te slaan met hun staart zullen de dieren tijdens hoge snelheden het water kort volledig verlaten. Deze opeenvolgende sprongen met ongeveer een hoogte van 0,6 tot 1 meter worden vervolgd door terug kort net onder het wateroppervlak te zwemmen. Wanneer de dieren ongeveer een snelheid van 5 m/s behalen zullen zij overschakelen naar dit zogenoemde 'porpoising' (Fig. 31). Een groot voordeel hierbij is dat zij zo de verhoogde weerstand



met het water deels kunnen vermijden en logischerwijs hierdoor veel energie kunnen besparen. Grotere Cetacea vertonen dit springgedrag niet. Door hun aanzienlijke lichaamsgrootte is een te grote kracht en energie nodig om het water te verlaten. Springen en het water verlaten is aan de andere kant niet alleen verbonden aan snel zwemmen. Zo sprinten sommige Cetacea naar het wateroppervlak om nadien verticaal het water te verlaten en vervolgens met een grote plons terug het water in te duiken. Dit 'breachen' heeft vermoedelijk een communicatie- of pronkfunctie (Au en Weihs, 1980; Au et al., 1988; Macgregor, 2017; Williams, 2018).

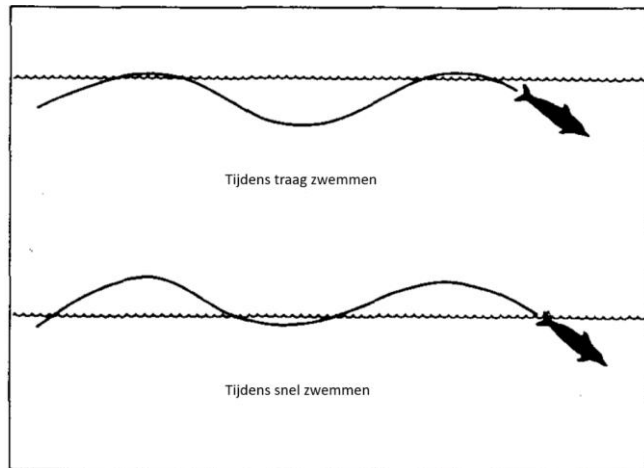


Fig. 31: 'Porpoising' dolfijnen (Naar: Au et al., 1988)

Anderzijds spenderen walvisachtigen het meeste van hun tijd dieper in het water. Zij ondergingen zowel op macroscopisch als op microscopisch vlak veel lichaamsadaptaties en ontwikkelden verschillende methodes om hun drijfkracht te regelen (Cruz, 2001). Dit beïnvloedt ook hun zwemgedrag tijdens duiken. Bij de start van een duik zullen zij herhaaldelijk slaan met de staart tot een bepaalde diepte bereikt wordt. Nadien schakelen ze over naar glijden doorheen de waterkolom. Deze verandering in zwemmen komt door het verschil in drijfkracht wanneer hun longen beginnen te collaberen. Vandaar: hoe dieper ze duiken, hoe meer ze zullen glijden doorheen het water. Wanneer ze willen stijgen zijn slagen met een grotere amplitude nodig om een opwaartse kracht te produceren. Tijdens het stijgen zal de hydrostatische kracht dalen waardoor de longen opnieuw kunnen vullen. De drijfkracht stijgt hierdoor ook waardoor ze snel terug over kunnen gaan naar glijdend zwemmen met alternerend een aantal slagen van de flippers. Zeezoogdieren hebben uiteraard steeds de nood om terug te keren naar het oppervlak voor ademhaling. Stijgen en duiken in het water is echter energetisch zeer kostelijk. Daarom verkiezen walvisachtigen in rust om het meeste van de tijd op een hoogte van meer dan de helft van hun lichaamslengte onder het oppervlak te zwemmen. Dit zorgt ervoor dat de voornaamste weerstand gecreëerd door de golven kan vermeden worden (Macgregor, 2017).

Een ander zwemgedrag dat helpt om energie te besparen is in formatie zwemmen of 'drafting'. Door net achter en net naast elkaar te zwemmen creëren ze een soort druggolven die de voortbeweging vergemakkelijkt. Het water dat zich voor het eerst zwemmende dier bevindt, wordt weggeduwd terwijl het water achter het dier de ruimte inneemt die het dier oorspronkelijk innam. Dit zogenaamde verplaatsingsfenomeen zorgt ervoor dat er minder weerstand bestaat voor de achter zwemmende dieren. Bij neonaten of jonge kalfjes is dit gedrag uitermate belangrijk. Door hun nog niet volledig ontwikkelde spieren en klein lichaam zou het een bijzonder moeilijke opdracht zijn om alleen te zwemmen, laat staan de volwassen dieren te volgen. De kalfjes zwemmen bijkomend zeer dicht bij hun moeder waardoor door de verplaatsing van het water een soort zuigefect ontstaat. Dit helpt hen aanvullend bij hun voortbeweging. Afhankelijk van hun leeftijd zullen zij op verschillende plaatsen rond de moeder zwemmen (Fish en Hui, 1991; Weihs, 2004; Macgregor, 2017). Mee zwemmen met een golf geproduceerd door bijvoorbeeld een boot of wind is een andere strategie waardoor het dier energie kan besparen en niet continu hoeft te slaan met de staart. Dit 'surfen' kan ook een rol spelen tijdens spelgedrag (Macgregor, 2017; Williams, 2018).

### Land

In grote tegenstelling tot het water zijn walvisachtigen op het land door de volledige omvorming van ledematen tot flippers zeer beperkt in hun voortbeweging. Het is voor hen namelijk niet mogelijk om,

zoals de Pinnipedia, deze flippers te gebruiken voor steunname. Toch vertonen ze een beperkte terrestrische voortbeweging, vrijwel altijd gecorreleerd met voeding (Fish, 2018).

Bij de infraorde Cetacea wordt voortbeweging op het land enkel gezien bij de tandwalvissen zoals bijvoorbeeld dolfijnen. Zij 'stranden' uitsluitend tijdens jagen op prooien. Dit om de prooi op het land in het nadeel te brengen en hen zo makkelijker te vangen. Eenmaal op het land zullen de zeezoogdieren snel terug het water inglijden. Dit doen ze voornamelijk door het lichaam parallel met de kustlijn alternerend naar lateraal te buigen. Zo creëren ze een beweging die hen toestaat om langzaam terug het water te bereiken en nadien opgeheven en meegevoerd te worden door een golf (Whitehead en Glass, 1985; Silber en Fertl, 1995; Fish, 2018; Wells en Scott, 2018; Davis, 2019). Het valt op dat tandwalvissen een voorkeur hebben op welk lichaamsdeel ze stranden. Zo zien we bij orka's dat dit telkens ventraal is, terwijl de tuimelaar zorgt dat het op de flank terecht komt (Whitehead en Glass, 1985). Hoese (1971) stelde vast dat dit gedrag vermoedelijk aangeleerd wordt door ouderdieren en dus logischerwijs ook aangeleerd kan worden door de mens. Het 'beachen' van tandwalvissen in gevangenschap wordt daarom opgevoerd tijdens shows in dierenparken als stimulatie voor de dieren.

Het stranden, als in op het land belanden en niet meer opnieuw het water kunnen bereiken, is geen nieuw fenomeen. Verschillende studies hebben dit verschijnsel uitvoerig bestudeerd. De meningen over het waarom zijn echter verdeeld. De meest plausibele en algemeen aanvaarde hypothese is dat deze dieren dit niet vrijwillig ondergaan. Zo worden ziekte en desoriëntatie, al dan niet met een menselijke invloed, het meest naar voor geschoven als oorzaak van stranden. Het is dan ook voor discussie vatbaar of dit verschijnsel aanzien kan worden als voortbeweging op het land (Moore et al., 2018).

## 2.6 Sirenia

### *Evolutie*

De Sirenia (de lamantijnen en de doejong) zouden volgens meest recentelijk onderzoek fylogenetisch het dichtst verwant zijn aan de Proboscidea (de slurfdieren), waarbij de olifanten de enige overlevende soorten zijn. Zij hebben namelijk een gemeenschappelijke voorouder die vermoedelijk al een semi-aquatische levensstijl bezat, welke vandaag ook nog licht aanwezig is bij de olifanten. Hun evolutionaire geschiedenis is echter zeer weinig gedocumenteerd (Benoit et al., 2013). Hierdoor luidt de vraag of de Sirenia en de Proboscidea onafhankelijk van mekaar het aquatisch milieu terug opzochten en zo een verschillende gradatie aan aquatische levensstijl bezitten. Of dat de voorouder van de olifanten secundair terug volledig het land opzocht en de zeekoeien daarentegen verder het water ingingen (Uhen, 2007).

De voorouders van de zeekoeien vertoonden een zeer verschillende morfologie dan de nu levende soorten. Zij beschikken namelijk nog steeds over vier functionele ledematen, een multivertebraal sacrum en een sterk sacro-iliacale articulatie. Dit alles zorgde ervoor dat het lichaamsgewicht kon ondersteund worden op het land en waardoor dus efficiënte voortbeweging hierop mogelijk was (Domning, 2001; Uhen, 2007; Díaz-Berenguer et al., 2018; Frankini et al., 2021). Adaptaties aan de semi-aquatische levensstijl, die grotendeels nu nog steeds duidelijk zichtbaar zijn bij de zeekoeien, waren toch al merkbaar. Zo was hun lichaam al lang gerekte met een korte nek, korte poten en een romp gevormd als een ton (Domning, 2001; Benoit et al., 2013). De verkorting van de poten moet volgens Díaz-Berenguer et al. (2018) nader onderzocht worden. Zij vermoeden namelijk dat dit bij de doejong en de lamantijnen onafhankelijk van mekaar ontstaan is, wat zou kunnen wijzen op convergente evolutie. De wervels van het sacrum waren niet meer gefusioneerd en sloten aan op een krachtige en goed ontwikkelde staart. Vermoedelijk maakte deze dorsoventrale undulatie van de wervelkolom als voortbeweging in het water mogelijk wat de zeekoeien ook grotendeels hanteren. De voorouders combineerden dit met peddelende bewegingen van de poten en het bekken (Kojeszewski en Fish, 2007). De ribben waren volumineus met een grote dichtheid. Dit diende hoogstwaarschijnlijk als ballast om te zinken in het water (Domning, 2001; Uhen, 2007; Díaz-Berenguer et al., 2018;

Reynolds III et al., 2018; Frankini et al., 2021). Het dieet van de zeeoeien bestaat uitsluitend uit aquatische planten, namelijk zeegrassen. Hun vegetarisme is verschillend met de andere zeezoogdieren waarbij steeds een carnivorische component aanwezig is in het dieet (Uhen, 2007; Benoit et al., 2013; Reynolds et al., 2018). Interessant genoeg leidt de vertering van deze planten tot de productie van drijvende gassen. Deze spelen onrechtstreeks een rol bij de verplaatsing in het water (Uhen, 2007; Benoit et al., 2013). Daarom is de ballast gecreëerd door de ribben een noodzakelijke eigenschap.

De zeeoeien ondergingen daarentegen door de tijd heen nog meer specifiekere aanpassingen voor hun voortbeweging in het water. Zo hebben hun gestroomlijnde lichamen een nog meer torpedoachtige vorm. De compactere nek vermindert weerstand met het water en zorgt ervoor dat de flippers meer naar voren kunnen geplaatst worden. Het limiteert ook de mobiliteit van het hoofd wat de voortbeweging meer beperkt tot het achterste deel van het lichaam waar de voortstuwende kracht zich voornamelijk bevindt (Reidenberg, 2007). De voorpoten van de lamantijnen zijn omgevormd tot brede en ronde flippers, terwijl de doejong meer driehoekige flippers heeft (Fig. 32A) (Fig. 33) (Uhen, 2007). Deze peddelachtige flippers dienen voornamelijk om de richting van voortbeweging te bepalen aangezien hun bspiering niet uitgebreid ontwikkeld is (Frankini et al., 2021). Daar komt bij dat de achterpoten volledig verdwenen zijn en de staart nog sterker ontwikkeld en omgevormd is tot een horizontaal afgeplatte vinachtige structuur. Deze staart dient dan ook als de voornaamste voortstuwende kracht tijdens het zwemmen. De doejong heeft opnieuw een meer driehoekige staart terwijl de lamantijnen een eerder rond exemplaar hebben (Domning, 2001; Frankini et al., 2021).

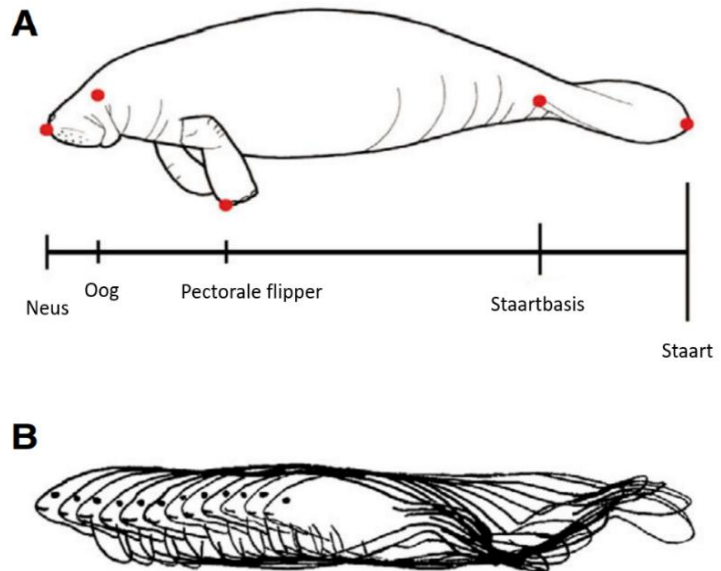


Fig. 32: A. Morfologie lamantijn B. Dorsoventrale undulatie Sirenia (Naar: Kojeszewski en Fish, 2007)

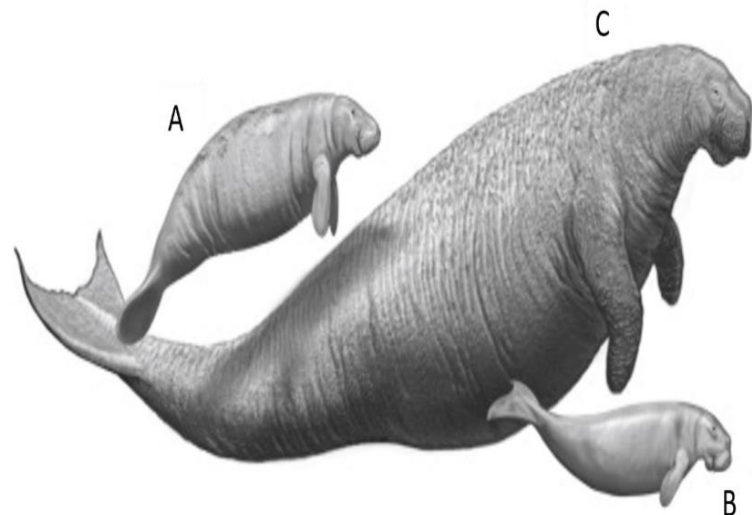


Fig. 33: A) Lamantijn B) Doejong C) Stellarzeehoe (uitgestorven Sirenia) (Naar: Berta et al., 2015)

### Water

Door het op en neer bewegen van zowel de karakteristieke staart als het flexibele lichaam creëren de zeeoeien sinusoidale golven die resulteren in een voorwaartse beweging van het dier (Fig. 34) (Williams, 2018). Deze dorsoventrale undulatie heeft een voortstuwende kracht die voortvloeit uit de staart (Fig. 32B). In combinatie met een robuuster lichaam, redelijk grote flippers en de afwezigheid

van goed ontwikkelde spieren in deze flippers, blijkt deze voortbeweging niet zeer efficiënt te zijn. Bijkomend is de initieel voortdrijvende slag bij de zeekoeien niet enorm sterk. Hierdoor zwemmen zij in vergelijking met bijvoorbeeld dolfijnachtigen eerder langzaam. Hun levenswijze en voeding vereist daarentegen geen grote snelheden (Kojeszewski en Fish, 2007). Doordat zij zich dus voeden met aquatische planten die voornamelijk in ondiep water te vinden zijn, is het onwaarschijnlijk dat zij dieper dan 25-30 meter duiken. Ook duurt het duiken niet extreem lang. Zo tonen observaties aan dat een duik gemiddeld 5 minuten duurt met een gerapporteerd maximum van 20 minuten. Tijdens het langer duiken rusten de zeekoeien op de bodem (Stewart, 2018).

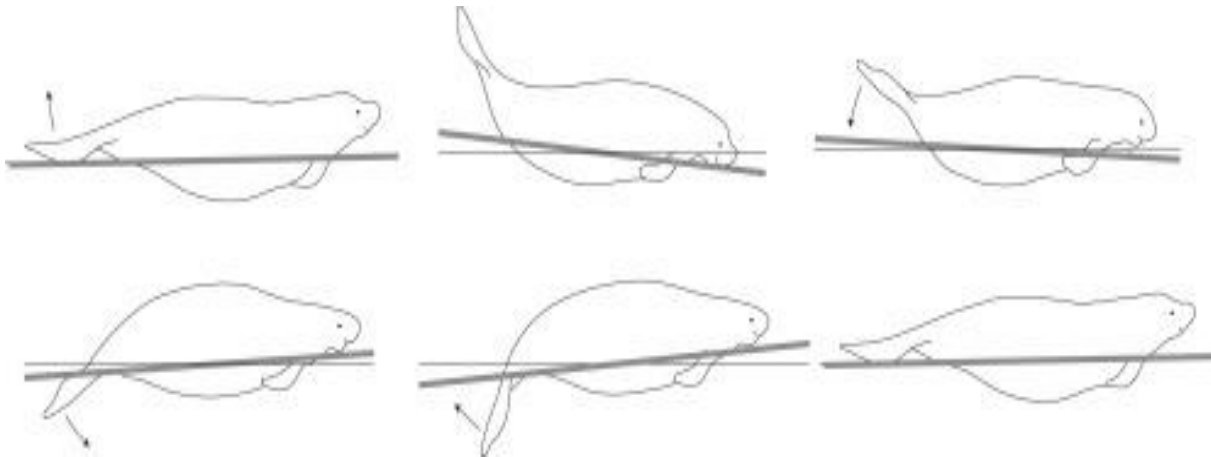


Fig. 34: Aquatische locomotie Sirenia (Uit: Berta et al., 2015)

Ondanks dat de lamantijnen en de doejong tot dezelfde orde behoren, is hun voortbeweging in het water toch licht verschillend. De lamantijnen maken gebruik van voorgenoemde dorsoventrale undulatie met hun wijde platte staart. Zij zwemmen gewoonlijk aan een snelheid van 0,7 m/s. Tijdens migratie kan dit opgedreven worden tot een snelheid van 0,8 m/s tot wel 1,9 m/s. De doejong ondergaat ook dorsoventrale undulatie met de staart maar dit wordt eerder beschreven als een meer vleugelachtig oscillerende caudale slag. Hierdoor kunnen zij wel wat sneller zwemmen dan de lamantijnen, namelijk aan een snelheid van gemiddeld 2,7 m/s (Kojeszewski en Fish, 2007; Frankini et al., 2021). In een bedreigende situatie zouden de zeekoeien daarentegen wel in staat zijn om hoge snelheden te behalen. Zo rapporteren Kojeszewski en Fish (2007) een sprintsnelheid van wel 6 m/s tijdens het vluchten van een roofdier.

### *Land*

Zowel voor de doejong als de lamantijnen werd er nooit voortbeweging op het land beschreven. Door de volledige omvorming van ledematen tot flippers en andere voorgenoemde adaptaties zijn de zeekoeien daarom vermoedelijk niet in staat tot voortbeweging op het land. Het is voor hen niet mogelijk om, zoals de Pinnipedia, deze flippers te gebruiken voor steunname. Er wordt dan ook vermoed dat deze soorten nooit vrijwillig het water verlaten (Reynolds et al., 2009; Fish, 2018). Voortbeweging op de bodem wordt daarentegen wel opgemerkt. Zo zullen zij als het ware 'stappen' door alternerend de toppen van hun flippers te gebruiken als ankerpunt. Hierdoor kunnen ze naast het gebruik van de staartflipper een voorwaartse beweging verwezenlijken. Dit stappen wordt vermoedelijk gehanteerd om meer controle en hogere wendbaarheid te realiseren tijdens het foerageren (Frankini et al., 2021). Bijkomend helpen deze aspecten om zich beter voort te bewegen in het moeilijk manoeuvreerbare habitat waarin ze leven, namelijk ondiepe (sub)tropische rivieren en open water. Aan hogere snelheden kunnen zij, door het simultaan gebruik van de voorste flippers, bewegen door middel van 'luntes'. Zij duwen zich als het ware voort met één vlotte beweging en met deze voorste flippers als anker- en scharnierpunt (Fish, 2018; Frankini et al., 2021). Zeekoeien zijn echter moeilijk te bestuderen in het wild vanwege hun schaarse voorkomen en hun isolerende gewoontes en habitats. Hierdoor is het niet met zekerheid te zeggen of er zich geen voortbeweging op het land voordoet (Marsh, 2009).

## 2.7 Discussie

De zeezoogdieren vormen een informele groep van zoogdieren met één specifiek gemeenschappelijke eigenschap: hun voeding. Ze zijn allen afhankelijk van organismen die in het zeewater leven. Bij deze dieren zorgde de keuze voor deze voeding voor een evolutionaire druk om zich aan te passen aan een leven in het water. Bijzonder genoeg zorgt de leefomgeving voor een verschillende manier van voortbeweging zowel op het land als in de zee. De ijsbeer bijvoorbeeld besluip zijn prooi vaak op het land omdat de zeehonden daar beperkt zijn in hun voortbeweging. Logischerwijs heeft de ijsbeer daarom nood aan een efficiënte voortbeweging zowel op het land als in het water. De otters en zeekoeien leven in moeilijk manoeuvreerbaar terrein waar hun voeding zich ook op moeilijker bereikbare plaatsen bevindt. Hierdoor gaven zij snelheid op om behendiger te kunnen zijn. De zeeroofdieren en dolfijnachtigen hebben dan weer snelheid nodig om hun prooi te vangen. Al bij al heeft de voeding en de manier van voeden een enorme invloed op de evolutie van soorten en dus ook onrechtstreeks op de voortbeweging van dieren (Uhen, 2007).

Het is duidelijk dat zeezoogdieren enorm veel van elkaar verschillen, zo ook op vlak van voortbeweging. Allereerst zien we de verschillende gradaties van voortbeweging op het land en in het water. Logischerwijs is hun manier van voortbewegen onafhankelijk doorheen de evolutie ontstaan. Desondanks zien we in veel opzichten dat de dieren veel gelijkenissen vertonen, wat duidelijk wijst op convergente evolutie. Vooral bij het zwemmen van de zeezoogdieren en de nodige adaptaties aan het lichaam hiervoor, is convergente evolutie sterk aanwezig (Kojeszewski en Fish, 2007; Reidenberg, 2007; Berta et al., 2018; Díaz-Berenguer et al., 2018; Davis, 2019). Dieren die een semi-aquatisch of volledig aquatisch leven leiden, ondergingen allen verschillende adaptaties om zich in het water efficiënter voort te bewegen. In vergelijking met terrestrische zoogdieren zijn de proximale delen van de ledematen korter en de distale delen juist verlengd en vergroot (Rommel en Reynolds, 2018). De poten ondergingen ook, weliswaar met verschillende gradatie, een omvorming tot een soort peddelvorm. De combinatie van deze adaptaties zorgt ervoor dat de hefboom voor een slag in het water dichter tegen het lichaam ligt. Hierdoor kan een grotere kracht ontwikkeld worden en verloopt het zwemmen efficiënter. Een verhoogde stroomlijning van het lichaam en de ledematen is noodzakelijk. In vergelijking met hun nauw verwante soorten die op het land leven hebben de zeezoogdieren allen een meer torpedoachtige vorm van het lichaam. Externe structuren die de stroming van het water langs het lichaam kunnen verstoren zijn ofwel verkort of afwezig. Bijkomend zien we bij sommige soorten meer hydrofoob haar of zelfs een afwezigheid van haar (Williams, 2018).

Op vlak van het zwemmen is het opvallend dat hoe meer een zeezoogdier gespecialiseerd is in voortbeweging in het water, hoe meer de aandrijving zich in de achterhand bevindt en/of de staart een grotere rol speelt. Voortstuwing met de achterhand en/of de staart in combinatie met een fusiform lichaam zorgt nu éénmaal voor efficiëntere voortbeweging in het water (Thewissen et al., 2006). Het is dan ook niet onwaarschijnlijk dat naargelang de ijsbeer en de otters zich in de toekomst meer zouden specialiseren op voortbeweging in het water, ook zij meer aandrijving met de achterhand en/of de staart zouden verwezenlijken. De voorouders van de huidige Cetacea bijvoorbeeld bewogen zich voort zoals de otters nu doen (Domning, 2001; Gingerich, 2003). Het is daarom bijzonder interessant dat, ondanks de zeezoogdieren in verschillende habitats leven en een verschillende oorsprong kennen, er toch een gelijkaardige ontwikkeling ontstond.

Bij alle zoogdieren die kunnen zwemmen kunnen we één algemene regel stellen. De voortbeweging die ze vertonen of vertoonden op het land werd allereerst ook gebruikt in het water (Burkhardt en Frey, 2008). Doorheen de evolutie van de zeezoogdieren was er telkens zeker één voorouder die een aangepaste vorm van stappen gebruikte om te zwemmen. De evolutionaire druk zorgde er vervolgens voor of hun voortbeweging verder aangepast werd. De constructie van het lichaam van de dieren speelt bijkomend een grote rol in de manier van zwemmen. De dieren die korte of geen poten bezitten en die zich op het land traag voortbewegen via undulatie of springen, zullen dan ook zo'n manier van voortbewegen vertonen in het water. De Cetacea, Sirenia en Mustelidae vertonen dus deze

undulerende vorm van zwemmen. De zeeleeuwen, walrus en ijsbeer hebben beter ontwikkelde voorpoten dan achterpoten en gebruiken de voorpoten ook duidelijk meer tijdens voortbeweging op het land. Bij deze dieren waarbij de voorhand krachtiger en proportioneel groter ontwikkeld is, zal tijdens het zwemmen de aandrijving vooraan zitten. Dit in tegenstelling tot zeehonden die beter ontwikkelde achterpoten hebben en waarbij de aandrijving dus in de achterhand zit (Burkhardt en Frey, 2008). Dit kan verklaren waarom soorten die duidelijk van elkaar verschillen toch fylogenetisch nauwer verwant zijn dan soorten die convergente evolutie ondergingen.

Het bestuderen van dieren in het wild is niet altijd een gemakkelijke opgave. Het observeren van dieren in het water is bijzonder moeilijk, en al zeker als die zich diep in het water bevinden. Bovendien leven zeezoogdieren in contreien waar studies moeilijker kunnen plaatsvinden. Denk maar aan de ijsbeer die in de barre omstandigheden van het noordpoolgebied leeft. Bijgevolg bestaat er beduidend minder wetenschappelijk onderzoek naar zeezoogdieren in vergelijking met andere zoogdieren. Er is een duidelijke voorkeur naar onderzochte diersoorten op te merken. Zo is er enorm veel informatie te vinden over dolfijnachtigen en zeeroofdieren. Dit heeft vermoedelijk te maken met de populariteit van deze soorten in gevangenschap en het gebruik van deze soorten in shows en circusattracties. Vele studies zijn dan ook gebaseerd op dieren in gevangenschap. Nog steeds bestaat de vraag of deze observaties mogen geëxtrapoleerd worden naar dieren in het wild (Bauer et al., 2020). Zo zijn er toch verschillen op te merken, louter door een beperktere omgeving waarin dieren in gevangenschap moeten leven (Mason en Clubb, 2004). In gevangenschap zorgt ook het gebrek aan jagen en naar voedsel zoeken onvermijdelijk voor ander gedrag en bijgevolg een aangepaste manier van voortbewegen.

Het is belangrijk te bemerken dat het grotendeel van de beperkte literatuur die er bestaat over de locomotie van zeezoogdieren geschreven of meegeschreven is door dezelfde auteurs. Uiteraard hebben wetenschappers een bepaald interessegebied en is het dus niet ongewoon dat sommige auteurs vaak terugkomen. Dit kan onrechtstreeks wel voor een bepaalde bias zorgen. Eveneens is de hoeveelheid aan recent onderzoek schaars. Meer recenter onderzoek haalt vaak oude en soms verouderde bronnen aan of auteurs hergebruiken hun eerder geschreven literatuur. Dit toont aan dat er een nood is aan nieuw onderzoek om nieuwe inzichten en bevestiging te krijgen over de locomotie van zeezoogdieren. De zeer efficiënte stroomlijning en voortbeweging van zeezoogdieren in het water is een mooi voorbeeld van evolutie die bovendien kan bijdragen aan technologische toepassingen. Deze kunnen bijvoorbeeld nagebootst worden bij de hydrodynamica van schepenbouw. Zij kunnen ook eventueel leiden tot de ontwikkeling van andere voertuigen of technologische snufjes die de voortbeweging van de mens in het water nog efficiënter laat verlopen (Fish et al., 2008).

Onderzoek naar de medische kant van de voortbeweging van zeezoogdieren lijkt bovendien verwaarloosd te zijn. Voor dieren in gevangenschap en in beperkte mate voor dieren in het wild kan medisch onderzoek een belangrijke functie uitoefenen. Er bestaat veel literatuur over ziekten en beperkingen bij zeezoogdieren in gevangenschap, maar dus niet specifiek op vlak van locomotie. De voortbeweging van zeezoogdieren in dierenparken is ongetwijfeld beperkter dan in het wild. Dit kan aan de ene kant gepaard gaan met aandoeningen aan het locomotiestelsel, zoals bijvoorbeeld het omklappen van de rugvin bij orka's. Pacing, een stereotiep gedrag bij ijsberen die eerder een psychische oorzaak heeft, is een ander mooi voorbeeld waarbij de medische kant van de voortbeweging kan bestudeerd worden. Aan de andere kant kunnen de gecontroleerde omstandigheden en de goede medische zorg in parken er juist voor zorgen dat bepaalde aandoeningen vermeden kunnen worden. Zo bestaan er bijvoorbeeld al protheses voor de staartvin van dolfijnen. Aangezien zwemmen noodzakelijk is voor de overleving van deze soorten, is het gebruik van deze staartvin onontbeerlijk. Omdat zeezoogdieren zo afhankelijk zijn van het water en de voortbeweging daarin, lijkt het mij daarom noodzakelijk om meer onderzoek te doen naar het medische aspect van voortbeweging bij de zeezoogdieren.

Het leven is continu onderhevig aan selectie en de daaruit volgende evolutie. Dit is niet anders voor de zeezoogdieren. In de toekomst is het daarom niet onwaarschijnlijk dat nog meer diersoorten zich uitsluitend zullen voeden uit de zee en zo tot de zeezoogdieren zouden kunnen gerekend worden. Er bestaat immers reeds een vleermuis die afhankelijk is van de zee voor zijn voeding. *Myotis vivesi* voedt zich namelijk uitsluitend met zoutwatervis en kreeftachtigen (Rice, 2009; Floyd et al., 2010). Het is dus voor discussie vatbaar of ook dit dier tot de zeezoogdieren kan gerekend worden. Daarnaast zorgt selectie er ook voor dat sommige diersoorten uitsterven of zich in de toekomst misschien niet meer enkel zullen voeden met voeding uit de zee. Zo bestonden er mariene luiaards die de dag van vandaag volledig uitgestorven zijn. Het is daarom buitengewoon interessant om de diverse gelijkenissen en verschillen bij deze convergent evoluerende dieren te bestuderen. Een beknopte vergelijking vindt u hieronder nog eens opgelijst (Tabel 1).

## 2.8 Conclusie

De voeding speelt een enorme rol in de evolutie en heeft onrechtstreeks een effect op de locomotie van dieren. Voor de zeezoogdieren, een informele groep aan zoogdieren, is dit niet anders. Hierdoor is bij deze dieren op verschillende aspecten convergente evolutie op te merken, zo ook op vlak van voortbeweging. Er is een duidelijke trend zichtbaar: Hoe meer geëvolueerd de dieren zijn naar een voortbeweging en leven in het water, hoe minder de ledematen een rol spelen en hoe meer de staart en romp voor voortstuwing zullen zorgen. Het leven is echter continu onderhevig aan evolutie, zo ook de mogelijkheden van de mens. In de toekomst is daarom onderzoek en observatie van deze dieren een noodzakelijk feit. Dit kan zowel voor de mens als voor de dieren enorm bevorderlijk zijn.

Tabel 1: Vergelijking van voortbeweging tussen de zeezoogdieren

	Ijsbeer	Otters	Zeeleeuwen	Walrus	Zeehonden	Walvisachtigen	Zeekoeien
Aanpassingen Voortbeweging	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Verkleinde extremititeiten</li> <li>. Peddelvormige poten</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gestroomlijnd lichaam</li> <li>. Vliezen tussen tenen</li> <li>. Aangepaste staart</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gestroomlijnd lichaam</li> <li>. Poten omgevormd tot flippers</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gestroomlijnd lichaam</li> <li>. Poten omgevormd tot flippers</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Fusiform lichaam</li> <li>. Poten omgevormd tot flippers</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Fusiform lichaam</li> <li>. Voorpoten omgevormd tot flippers</li> <li>. Achterpoten verdwenen</li> <li>. Aangepaste staart</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Fusiform lichaam</li> <li>. Voorpoten omgevormd tot flippers</li> <li>. Achterpoten verdwenen</li> <li>. Aangepaste staart</li> </ul>
Land	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Laterale stap</li> <li>. Transversale galop</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Rollende stap</li> <li>. Half springen/ Springen</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Laterale stap</li> <li>. Asymmetrische galop</li> <li>. (Half) Springen</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Laterale stap</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Undulerend kruipen</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Beachen</li> </ul>	
Aandrijving	Vier poten	Vier poten	Voorpoten (Vier poten)	Achterpoten (Voorpoten)	Romp	Romp	
Snelheid	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 1 m/s</li> <li>. Sprint: 11 m/s</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 0,5 m/s</li> <li>. Sprint: 1,6 m/s</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 0,7 m/s</li> <li>. Sprint: 6,7 m/s<sup>[1]</sup></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 0,65 m/s</li> <li>. Sprint: 6,7 m/s<sup>[3]</sup></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 0,35 m/s</li> <li>. Sprint: 5 m/s<sup>[4]</sup></li> </ul>	?	
Water	Peddelen	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Peddelen</li> <li>. Dorsoventrale undulatie</li> </ul>	Borstoscillatie	Bekkenoscillatie	Bekkenoscillatie	Dorsoventrale undulatie	Dorsoventrale undulatie
Aandrijving	Voorpoten	Achterpoten	Voorpoten	Achterpoten (Voorpoten)	Achterpoten	Staart	Staart
Snelheid	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 2,8 m/s</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 1 m/s</li> <li>. Sprint: 2,5 m/s</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 2 m/s</li> <li>. Sprint: 11 m/s<sup>[2]</sup></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 2 m/s</li> <li>. Sprint: 9,7 m/s<sup>[3]</sup></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 2 m/s</li> <li>. Sprint: 9,7 m/s<sup>[5]</sup></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 1,5-3,5 m/s</li> <li>. Sprint: 13,9 m/s</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Gem: 0,7 m/s (L)</li> <li>. 2,7 m/s (D)</li> <li>. Sprint: 6 m/s</li> </ul>

[1] <https://coralworldvi.com/ocean-literacy/sea-lion-facts/> (laatst geconsulteerd op 15/05/2021)

[2] <https://www.animalfactsencyclopedia.com/Sea-lion-facts.html> (laatst geconsulteerd op 15/05/2021)

[3] <https://www.livescience.com/27442-walrus-facts.html> (laatst geconsulteerd op 15/05/2021)

[4] <https://animals.mom.com/fast-can-elephant-seal-move-land-2954.html> (laatst geconsulteerd op 15/05/2021)

[5] <https://www.ecomare.nl/en/in-depth/reading-material/animals/seals/> (laatst geconsulteerd op 15/05/2021)



### 3 Literatuurlijst

- Aguilar Soto, N., Johnson, M.P., Madsen, P.T., Díaz, F., Domínguez, I., Brito, A., Tyack, P., 2008. Cheetahs of the deep sea: Deep foraging sprints in short-finned pilot whales off Tenerife (Canary Islands). *Journal of Animal Ecology* 77, 936–947.
- Andersen, J.M., Stenson, G.B., Skern-Mauritzen, M., Wiersma, Y.F., Rosing-Asvid, A., Hammill, M.O., Boehme, L., 2014. Drift diving by hooded seals (*Cystophora cristata*) in the Northwest Atlantic Ocean. *PLoS One* 9, e103072.
- Au, D., Scott, M.D., Perryman, W.L., 1988. Leap-swim behavior of ‘porpoising’ dolphins. *Cetus* 8, 7–10.
- Au, D., Weihs, D., 1980. At high speeds dolphins save energy by leaping. *Nature* 284, 548–550.
- Bajpai, S., Thewissen, J.G.M., 2000. A new, diminutive Eocene whale from Kachchh (Gujarat, India) and its implications for locomotor evolution of cetaceans. *Current Science*, 1478–1482.
- Bauer, G., Cook, P., Harley, H., 2020. The Relevance of Ecological Transitions to Intelligence in Marine Mammals. *Frontiers in Psychology* 11, 2053.
- Beatty, W.S., Jay, C. V., Fischbach, A.S., Grebmeier, J.M., Taylor, R.L., Blanchard, A.L., Jewett, S.C., 2016. Space use of a dominant Arctic vertebrate: effects of prey, sea ice, and land on Pacific walrus resource selection. *Biological Conservation* 203, 25–32.
- Bebej, R.M., 2009. Swimming mode inferred from skeletal proportions in the fossil pinnipeds *Enaliarctos* and *Allodesmus* (Mammalia, Carnivora). *Journal of Mammalian Evolution* 16, 77–97.
- Bebej, R.M., Smith, K.M., 2018. Lumbar mobility in archaeocetes (Mammalia: Cetacea) and the evolution of aquatic locomotion in the earliest whales. *Zoological Journal of the Linnean Society* 182, 695–721.
- Bebej, R.M., Zalmout, I.S., El-Aziz, A.A.A., Antar, M.S.M., Gingerich, P.D., 2015. First remingtonocetid archaeocete (Mammalia, Cetacea) from the middle Eocene of Egypt with implications for biogeography and locomotion in early cetacean evolution. *Journal of Paleontology* 89, 882–893.
- Beentjes, M.P., 1990. Comparative terrestrial locomotion of the Hooker’s sea lion (*Phocarctos hookeri*) and the New Zealand fur seal (*Arctocephalus forsteri*): evolutionary and ecological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 98, 307–325.
- Bell, C.E., Fisher, L., Mizicko, L., 2001. *Encyclopedia of the World’s Zoos*. Taylor & Francis.
- Benoit, J., Adnet, S., El Mabrouk, E., Khayati, H., Ali, M.B.H., Marivaux, L., Merzeraud, G., Merigeaud, S., Vianey-Liaud, M., Tabuce, R., 2013. Cranial remain from Tunisia provides new clues for the origin and evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa. *PLoS One* 8, e54307.
- Berta, A., 2009. Pinnipedia, overview, in: *Encyclopedia of marine mammals*. Elsevier, 878–885.
- Berta, A., 2018. Pinnipeds, in: *Encyclopedia of marine mammals*. Elsevier, 733–740.
- Berta, A., Churchill, M., 2012. Pinniped taxonomy: Review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. *Mammal Review* 42, 207–234.
- Berta, A., Churchill, M., Boessenecker, R.W., 2018. The origin and evolutionary biology of pinnipeds: seals, sea lions, and walruses. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 46, 203–228
- Berta, A., Sumich, J., Kovacs, K., 2015. *Marine Mammals: Evolutionary Biology: Third Edition*. Mar. Mamm. Evol. Biol. Third Ed. 1–726.

- Berta, A., Sumich, J.L., Kovacs, K.M., 2015. Chapter 8 - Musculoskeletal System and Locomotion, in: Berta, A., Sumich, J.L., Kovacs, K.M.B.T.-M.M. (Third E.), . Academic Press, San Diego, 211–268.
- Berta, A., Sumich, J.L., Kovacs, K.M., 2015. Chapter 5 - Sirenians and Other Marine Mammals: Evolution and Systematics, in: Berta, A., Sumich, J.L., Kovacs, K.M.B.T.-M.M. (Third E. (Reds)), . Academic Press, San Diego, 103–129.
- Berta, A., Sumich, J.L., Kovacs, K.M., 2015. Chapter 3 - Pinniped Evolution and Systematics, in: Berta, A., Sumich, J.L., Kovacs, K.M.B.T.-M.M. (Third E. (Reds)), . Academic Press, San Diego, 35–61.
- Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L., Kelly, C.K., 2001. Flippers versus feet: Comparative trends in aquatic and non-aquatic carnivores. *Journal of Animal Ecology* 70, 386–400.
- Bodkin, J.L., Esslinger, G.G., Monson, D.H., 2004. Foraging depths of sea otters and implications to coastal marine communities. *Marine Mammal Science* 20, 305–321.
- Boness, D.J., 2009. Sea lions: overview. *Encyclopedia of Marine Mammals* 998–1001.
- Buchholtz, E.A., 2007. Modular evolution of the cetacean vertebral column. *Evolution & Development* 9, 278–289.
- Burkhardt, C., Frey, E., 2008. Biomechanics of pinniped locomotion and evolution. *Proceedings of the 6th Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologist*. 23–26.
- Castro, P., Micheal, E.H., 2014. *Marine Biology\_ seventh edition*. Igarss 2014 1–5.
- Chechina, O.N., Kovalenko, Y. V, Kulagina, O.A., Mikhailenko, A.A., 2004. Development of locomotion in sea lions *Eumetopias jubatus* in early ontogenesis. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* 40, 66–71.
- Chilvers, B.L., 2018. Eared seals: Otariidae, in: *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, 281–284.
- Cless, I.T., Voss-Hoynes, H.A., Ritzmann, R.E., Lukas, K.E., 2015. Defining pacing quantitatively: A comparison of gait characteristics between pacing and non-repetitive locomotion in zoo-housed polar bears. *Applied Animal Behaviour Science* 169, 78–85.
- Coughlin, B.L., Fish, F.E., 2009. Hippopotamus underwater locomotion: Reduced-gravity movements for a massive mammal. *Journal of Mammalogy* 90, 675–679.
- Cruz, S., 2001. Intermittent Swimming by Mammals : A Strategy for Increasing Energetic. *American Zoologist* 41, 166–176.
- Davis, R.W., 2019. *Marine mammals: Adaptations for an aquatic life*. Springer Nature.
- Davis, R.W., Fuiman, L.A., Williams, T.M., Le Boeuf, B.J., 2001. Three-dimensional movements and swimming activity of a northern elephant seal. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology* 129, 759–770.
- DeLong, R.L., Stewart, B.S., 1991. Diving patterns of northern elephant seal bulls. *Marine Mammal Science* 7, 369–384.
- Derocher, A.E., 2012. *Polar bears: A complete guide to their biology and behavior*. JHU Press.
- Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Moreno-Azanza, M., Canudo, J.I., 2018. First adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia (Eocene, Bay of Biscay, Huesca, northeastern Spain). *Scientific Reports* 8, 1–13.
- Domning, D.P., 2001. The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature* 413, 625–627.
- Durner, G.M., Whiteman, J.P., Harlow, H.J., Amstrup, S.C., Regehr, E. V, Ben-David, M., 2011.

- Consequences of long-distance swimming and travel over deep-water pack ice for a female polar bear during a year of extreme sea ice retreat. *Polar Biology* 34, 975–984.
- Edel, R. K., Winn, H.E., 1978. Observations on underwater locomotion and flipper movement of the humpback whale *Megaptera novaeangliae*. *Marine Biology* 48, 279–287.
- English, A.W., 1976. Limb movements and locomotor function in the California sea lion (*Zalophus californianus*). *Journal of Zoology* 178, 341–364.
- Estes, J.A., Bodkin, J.L., Ben-David, M., 2009. Otters, marine, in: *Encyclopedia of marine mammals*. Elsevier, 807–816.
- Fabre, A., Cornette, R., Goswami, A., Peigné, S., 2015. Do constraints associated with the locomotor habitat drive the evolution of forelimb shape? A case study in musteloid carnivorans. *Journal of Anatomy* 226, 596–610.
- Feldkamp, S.D., 1987. Foreflipper propulsion in the California sea lion, *Zalophus californianus*. *Journal of Zoology* 212, 43–57.
- Fish, F.E., 1994. Influence of hydrodynamic-design and propulsive mode on mammalian swimming energetics. *Australian Journal of Zoology* 42, 79–101.
- Fish, F.E., 1996. Transitions from drag-based to lift-based propulsion in mammalian swimming. *American Zoology* 36, 628–641.
- Fish, F.E., 2002. Balancing requirements for stability and maneuverability in cetaceans. *Integrative and Comparative Biology* 42, 85–93.
- Fish, F.E., 2018. Locomotion, Terrestrial, in: *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, 552–554.
- Fish, F.E., Howle, L.E., Murray, M.M., 2008. Hydrodynamic flow control in marine mammals. *Integrative and Comparative Biology* 48, 788–800.
- Fish, F.E., Hui, C.A., 1991. Dolphin swimming—a review. *Mammal Review* 21, 181–195.
- Fish, Frank E., Hurley, J., Costa, D.P., 2003. Maneuverability by the sea lion *Zalophus californianus*: Turning performance of an unstable body design. *Journal of Experimental Biology* 206, 667–674.
- Fish, F.E., Innes, S., Ronald, K., 1988. Kinematics and estimated thrust production of swimming harp and ringed seals. *Journal of Experimental Biology* 137, 157–173.
- Fish, F.E., Peacock, J.E., Rohr, J.J., 2003. Stabilization mechanism in swimming odontocete cetaceans by phased movements. *Marine Mammal Science* 19, 515–528.
- Floyd, C.H., Flores-Martínez, J.J., Herrera M., L.G., Mejía, O., May, B., 2010. Conserving the endangered Mexican fishing bat (*Myotis vivesi*): Genetic variation indicates extensive gene flow among islands in the Gulf of California. *Conservation Genetics* 11, 813–822.
- Folkow, L.P., Blix, A.S., 1999. Diving behaviour of hooded seals (*Cystophora cristata*) in the Greenland and Norwegian Seas. *Polar Biology* 22, 61–74.
- Frankini, E., John, J., Habib, N., Granatosky, M., 2021. Sirenia Locomotion. 1–5.
- Garrett, J.N., Fish, F.E., 2015. Kinematics of terrestrial locomotion in harbor seals and gray seals: importance of spinal flexion by amphibious phocids. *Marine Mammal Science* 31, 459–478.
- Gentry, R.L., 2009. Eared Seals: Otariidae, in: *Encyclopedia of marine mammals*. Elsevier, 339–342.

- Gingerich, P.D., 2003. Land-to-sea transition in early whales: evolution of Eocene Archaeoceti (Cetacea) in relation to skeletal proportions and locomotion of living semiaquatic mammals. *Paleobiology* 29, 429–454.
- Godfrey, S.J., 1985. Additional observations of subaqueous locomotion in the California Sea Lion (*Zalophus californianus*). *Aquatic Mammals* 11, 53–57.
- Gordon, K.R., 1981. Locomotor behaviour of the walrus (*Odobenus*). *Journal of Zoology* 195, 349–367.
- Gordon, K.R., 1983. Mechanics of the limbs of the walrus (*Odobenus rosmarus*) and the California sea lion (*Zalophus californianus*). *Journal of Morphology* 175, 73–90.
- Hammill, M.O., 2009. Earless seals: Phocidae, in: *Encyclopedia of marine mammals*. Elsevier, 342–348.
- Hammill, M.O., 2018. Earless Seals. *Encyclopedia of Marine Mammals*, 284–289.
- Hildebrand, M., 1966. Analysis of the symmetrical gaits of tetrapods. *Folia Biotheoretica* 6, 9–22.
- Hildebrand, M., 1976. Analysis of Tetrapod Gaits: General Considerations and Symmetrical Gaits, in: Herman, R.M., Grillner, S., Stein, P.S.G., Stuart, D.G. (Eds.), *Neural Control of Locomotion*. Springer US, Boston, MA, 203–236.
- Hildebrand, M., 1989. The Quadrupedal Gaits of Vertebrates: The timing of leg movements relates to balance, body shape, agility, speed, and energy expenditure. *Bioscience* 39, 766–775.
- Hindell, M.A., Slip, D.J., Burton, H.R., 1991. The diving behavior of adult male and female southern elephant seals, *Mirounga-leonina* (Pinnipedia, Phocidae). *Australian Journal of Zoology* 39, 595–619.
- Hoese, H.D., 1971. Dolphin feeding out of water in a salt marsh. *Journal of Mammalogy* 52, 222–223.
- Houssaye, A., Botton-Divet, L., 2018. From land to water: evolutionary changes in long bone microanatomy of otters (Mammalia: Mustelidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 125, 240–249.
- Houssaye, A., Tafforeau, P., De Muizon, C., Gingerich, P.D., 2015. Transition of Eocene whales from land to sea: evidence from bone microstructure. *PLoS One* 10, e0118409.
- Jefferson, A. T., Leatherwood, S., Webber, A. M., 2008. *Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification*, Second Edn. Elsevier, Amsterdam, Nederland.
- Kastelein, R.A., 2009. Walrus: *Odobenus rosmarus*, in: *Encyclopedia of marine mammals*. Elsevier, 1212–1217.
- Kojeszewski, T., Fish, F.E., 2007. Swimming kinematics of the Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*): hydrodynamic analysis of an undulatory mammalian swimmer. *Journal of Experimental Biology* 210, 2411–2418.
- Kruuk, H., 1995. *Wild otters: predation and populations*. OUP Oxford.
- Kuhn, C., Frey, E., 2012. Walking like caterpillars, flying like bats—pinniped locomotion. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 92, 197–210.
- Lambert, O., Bianucci, G., Salas-Gismondi, R., Di Celma, C., Steurbaut, E., Urbina, M., de Muizon, C., 2019. An amphibious whale from the middle Eocene of Peru reveals early South Pacific dispersal of quadrupedal cetaceans. *Current Biology* 29, 1352–1359.
- Lodé, T., 1999. Comparative measurements of terrestrial and aquatic locomotion in *Mustela lutreola* and *M. putorius*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 64, 110–115.

- Lone, K., Kovacs, K.M., Lydersen, C., Fedak, M., Andersen, M., Lovell, P., Aars, J., 2018. Aquatic behaviour of polar bears (*Ursus maritimus*) in an increasingly ice-free Arctic. *Scientific Reports* 8, 1–12.
- Long, J.H., Pabst, D.A., Shepherd, W.R., Mclellan, W.A., 1997. Locomotor design of dolphin vertebral columns: bending mechanics and morphology of *Delphinus delphis*. *Journal of Experimental Biology* 200, 65–81.
- Lowther, A.D., Kovacs, K.M., Griffiths, D., Lydersen, C., 2015. Identification of motivational state in adult male Atlantic walrus inferred from changes in movement and diving behavior. *Marine Mammal Science* 31, 1291–1313.
- Lydersen, C., 2018. Walrus: *Odobenus rosmarus*, in: *Encyclopedia of marine mammals*. Elsevier, 1045–1048.
- Lydersen, C., Kovacs, K.M., 2014. Walrus *Odobenus rosmarus* research in Svalbard, Norway, 2000–2010. *NAMMCO Scientific Publications* 9, 175–190.
- Macgregor, R., 2017. *Cetacean Locomotion*. 1–6.
- Macgregor, R.P., 2018. Using Personality Traits to Predict Pectoral Fin Contact Initiation Role in Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*). Master's Theses, Master of Arts, the Graduate School, the College of Education and Human Sciences and the School of Psychology at The University of Southern Mississippi, Southern Mississippi.
- Marsh, H., 2009. Dugong: *Dugong dugon*, in: *Encyclopedia of Marine mammals*. Elsevier, 332–335.
- Mason, G.J., Clubb, R., 2004. Pacing polar bears and stoical sheep: testing ecological and evolutionary hypotheses about animal welfare. *Animal Welfare* 13, 33–40.
- Mitani, Y., Andrews, R.D., Sato, K., Kato, A., Naito, Y., Costa, D.P., 2010. Three-dimensional resting behaviour of northern elephant seals: drifting like a falling leaf. *Biology Letters* 6, 163–166.
- Moore, K.M., Simeone, C.A., Brownell Jr, R.L., 2018. Strandings, in: *Encyclopedia of marine mammals*. Elsevier, 945–951.
- Pabst, D.A., 2000. To bend a dolphin: convergence of force transmission designs in cetaceans and scombrid fishes. *American Zoology* 40, 146–155.
- Pagano, A.M., Durner, G.M., Amstrup, S.C., Simac, K.S., York, G.S., 2012. Long-distance swimming by polar bears (*Ursus maritimus*) of the southern Beaufort Sea during years of extensive open water. *Canadian Journal of Zoology* 90, 663–676.
- Paterson, R., 2017. Evidence for the independent acquisition of aquatic specializations in pinnipeds (seals, sea lions, and walrus): insights from the study of the phylogenetic position, locomotor behaviour, and description of the stem pinniped, *Puijila darwini*. Master's Thesis, Master of Science, Carleton University, Ottawa, Canada.
- Pierce, S.E., Clack, J.A., Hutchinson, J.R., 2011. Comparative axial morphology in pinnipeds and its correlation with aquatic locomotory behaviour. *Journal of Anatomy* 219, 502–514.
- Pryaslova, J.P., Lyamin, O.I., Siegel, J.M., Mukhametov, L.M., 2009. Behavioral sleep in the walrus. *Behavioural Brain Research* 201, 80–87.
- Reidenberg, J.S., 2007. Anatomical adaptations of aquatic mammals. *Anatomical Record* 290, 507–513.

- Renous, S., Gasc, J.P., Abourachid, A., 1998. Kinematic analysis of the locomotion of the polar bear (*Ursus maritimus*, Phipps, 1774) in natural and experimental conditions. *Netherlands Journal of Zoology* 48, 145-167
- Reynolds III, J.E., Powell, J.A., Diagne, L.W.K., Barton, S.L., Scolardi, K.M., 2018. Manatees: *Trichechus manatus*, *T. senegalensis*, and *T. inunguis*, in: *Encyclopedia of marine mammals*. Elsevier, 558–566.
- Reynolds, J.E., 2007. *Biology of marine mammals*. Smithsonian.
- Reynolds, J.E., Powell, J.A., Taylor, C.R., 2009. Manatees: *Trichechus manatus*, *T. senegalensis*, and *T. inunguis*. *Encyclopedia of Marine Mammals* 682–691.
- Rice, D.W., 2009. Classification (Overall), in: Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M.B.T.-E. of M.M. (Second E. (Reds)). *Academic Press, London*, 234–238.
- Rode, K., Stirling, I., 2018. Polar Bear: *Ursus maritimus*, in: Würsig, B., Thewissen, J.G.M., Kovacs, K.M.B.T.-E. of M.M. (Third E. (Reds)). *Academic Press*, 743–746.
- Rommel, S.A., Reynolds, J.E., 2018. Skeleton, in: Würsig, B., Thewissen, J.G.M., Kovacs, K.M.B.T.-E. of M.M. (Third E. (Reds)). *Academic Press*, 861–871.
- Rybczynski, N., Dawson, M.R., Tedford, R.H., 2009. A semi-aquatic Arctic mammalian carnivore from the Miocene epoch and origin of Pinnipedia. *Nature* 458, 1021–1024.
- Sargeant, B.L., Mann, J., Berggren, P., Krützen, M., 2005. Specialization and development of beach hunting, a rare foraging behavior, by wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Canadian Journal of Zoology* 83, 1400–1410.
- Scaramozzino, J.M., 2000. *Biomechanics of terrestrial locomotion in semi-aquatic and semi-marine mustelids*. University of California, Santa Cruz.
- Shine, C.L., Penberthy, S., Robbins, C.T., Nelson, O.L., McGowan, C.P., 2015. Grizzly bear (*Ursus arctos horribilis*) locomotion: Gaits and ground reaction forces. *Journal of Experimental Biology* 218, 3102–3109.
- Silber, G.K., Fertl, D., 1995. Intentional beaching by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Colorado River Delta, Mexico. *Aquatic Mammals* 21, 183–186.
- Small, R.J., Demaster, D.P., 1995. Survival of Five Species of Captive Marine Mammals. *Marine Mammal Science* 11, 209–226.
- Spoor, F., Bajpai, S., Hussain, S.T., Kumar, K., Thewissen, J.G.M., 2002. Vestibular evidence for the evolution of aquatic behaviour in early cetaceans. *Nature* 417, 163–166.
- Stewart, B.S., 2009. Diving behavior, in: *Encyclopedia of marine mammals*. Elsevier, 321–327.
- Stewart, B.S., 2018. Diving behavior, in: *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, 262–267.
- Stirling, I., 2009. Polar bear: *Ursus maritimus*, in: *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, 888–890.
- Sumich, J.L., 2010. Swimming velocities, breathing patterns, and estimated costs of locomotion in migrating gray whales, *Eschrichtius robustus*. *Canadian Journal of Zoology* 61, 647–652.
- Suzuki, I., Sato, K., Fahlman, A., Naito, Y., Miyazaki, N., Trites, A.W., 2014. Drag, but not buoyancy, affects swim speed in captive Steller sea lions. *Biology Open* 3, 379–386.
- Tarasoff, F.J., Bisailon, A., Piérard, J., Whitt, A.P., 1972. Locomotory patterns and external morphology of the river otter, sea otter, and harp seal (Mammalia). *Canadian Journal of Zoology* 50, 915–929.

- Teilmann, J., Galatius, A., 2018. Harbor Seal: *Phoca vitulina*, in: Encyclopedia of marine mammals. Elsevier, 451–455.
- Tennett, K.A., Costa, D.P., Nicastro, A.J., Fish, F.E., 2018. Terrestrial locomotion of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*): limitation of large aquatically adapted seals on land? *Journal of Experimental Biology* 221, 1-12.
- Thewissen, J.G.M., Cohn, M.J., Stevens, L.S., Bajpai, S., Heyning, J., Horton, W.E., 2006. Developmental basis for hind-limb loss in dolphins and origin of the cetacean bodyplan. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 8414–8418.
- Thewissen, J.G.M., Fish, F.E., 1997. Locomotor evolution in the earliest cetaceans: functional model, modern analogues, and paleontological evidence. *Paleobiology* 482–490.
- Thewissen, J.G.M., Heyning, J., 2007. Embryogenesis and development in *Stenella attenuata* and other cetaceans. *Reprod. Biol. phylogeny cetacea. Enf. NH Sci. Publ.* 305–327.
- Thomas, A., Yonas, J.H., 2009. Locomotion, Terrestrial, in: Encyclopedia of Marine Mammals. Elsevier, 672–673.
- Tinker, M.T., Bodkin, J.L., Ben-David, M., Estes, J.A., 2018. Otters: *Enhydra lutris* and *Lontra felina*, in: Encyclopedia of Marine Mammals. Elsevier, 664–671.
- Uhen, M.D., 2007. Evolution of marine mammals: back to the sea after 300 million years. *The Anatomical Record : Advances In Integrative Anatomy And Evolutionary Biology* 290, 514–522.
- Velez-Juarbe, J., Valenzuela-Toro, A.M., 2019. Oldest record of monk seals from the North Pacific and biogeographic implications. *Biology Letters* 15, 20190108.
- Vermeij, G.J., Motani, R., 2018. Land to sea transitions in vertebrates: the dynamics of colonization. *Paleobiology* 44, 237–250.
- Videler, J., Kamermans, P., 1985. Differences between upstroke and downstroke in swimming dolphins. *Journal of Experimental Biology* 119, 265–274.
- Viglino, M., Flores, D.A., Ercoli, M.D., Alvarez, A., 2014. Patterns of morphological variation of the vertebral column in dolphins. *Journal of Zoology* 294, 267–277.
- Watanabe, Y.Y., Baranov, E.A., Miyazaki, N., 2015. Drift dives and prolonged surfacing periods in Baikal seals: resting strategies in open waters? *Journal of Experimental Biology* 218, 2793–2798.
- Watts, P.D., Ferguson, K.L., Draper, B.A., 1991. Energetic output of subadult polar bears (*Ursus maritimus*): resting, disturbance and locomotion. *Comparative Biochemistry and Physiology* 98, 191–193.
- Weihs, D., 2004. The hydrodynamics of dolphin drafting. *Journal of Biology* 3, 1–16.
- Wells, R.S., Scott, M.D., 2018. Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, common bottlenose dolphin, in: Encyclopedia of marine mammals. Elsevier, 118–125.
- Whitehead, H., Glass, C., 1985. Orcas (killer whales) attack humpback whales. *Journal of Mammalogy* 66, 183–185.
- Williams, T.M., 1989. Swimming by sea otters: adaptations for low energetic cost locomotion. *Journal of Comparative Physiology* 164, 815–824.
- Williams, T.M., 2009. Swimming, in: Encyclopedia of Marine Mammals. Elsevier, 1140–1147.
- Williams, T.M., 2018. Swimming, in: Encyclopedia of marine mammals. Elsevier, 970–979.

- Williams, T.M., Ben-David, M., Noren, S., Rutishauser, M., McDonald, K., Heyward, W., 2002. Running energetics of the North American river otter: do short legs necessarily reduce efficiency on land? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular and Integrative Physiology* 133, 203–212.
- Williams, T.M., Davis, R.W., Fuiman, L.A., Francis, J., Le Boeuf, B.J., Calambokidis, J., Croll, D. a, 2000. Sink or Swim: Strategies for Diving by Mammals. *Science* 288, 133–136.
- Wilson, R.P., McMahon, C.R., 2006. Measuring devices on wild animals: What constitutes acceptable practice? *Frontiers in the Ecology and the Environment* 4, 147–154.
- Würsig, B., Perrin, W.F., Thewissen, J.G.M., 2009. *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press.
- Zhou, X., Sun, D., Guang, X., Ma, S., Fang, X., Mariotti, M., Nielsen, R., Gladyshev, V.N., Yang, G., 2018. Molecular footprints of aquatic adaptation including bone mass changes in cetaceans. *Genome Biology and Evolution* 10, 967–975.