KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 62 2013
Numer 3 (300)
Strony 443–454

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

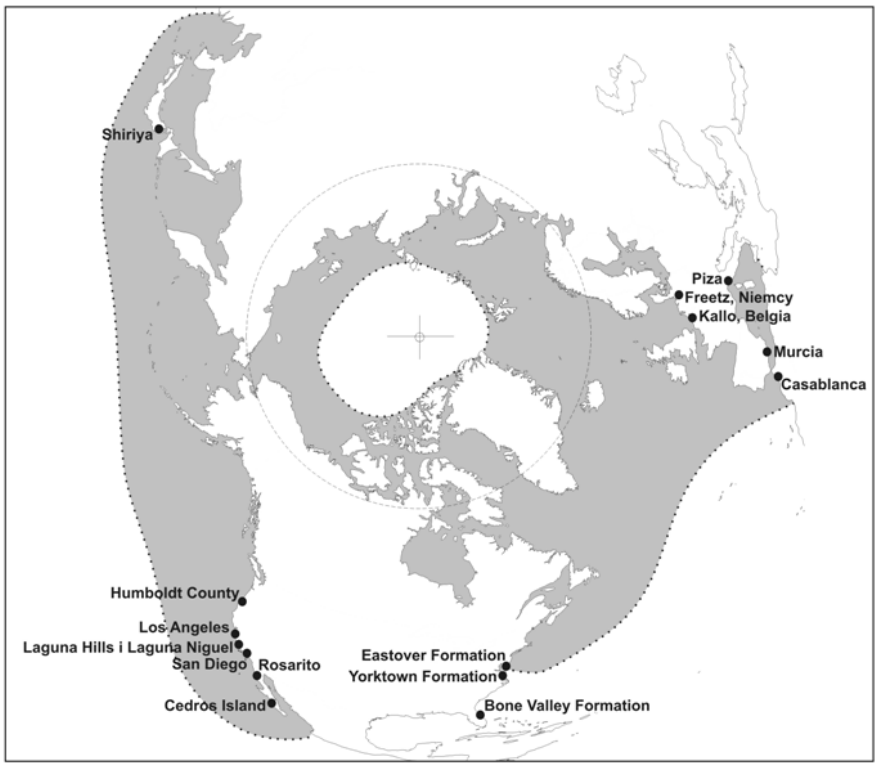
PIOTR KAROL GRYZ

Instytut Paleobiologii PAN
Twarda51/55, 00-818 Warszawa
E-mail: piotrgryz78@gmail.com

TAJEMNICE EWOLUCJI ALK

WSTĘP

Alki (Alcidae) są pelagicznymi ptakami morskimi półkuli północnej (Ryc. 1), należącymi do bardzo zróżnicowanego i licznego dziś rzędu siewkowych (Charadriiformes). Charakteryzują je anatomiczne modyfikacje związane ze sposobem zdobywania pokarmu, który polega na podwodnym pościgu za zdobyczą przy użyciu skrzydeł jako napędu. Taką samą technikę, nazywaną „podwodnym lotem", stosują także pingwiny (Spheniscidae), będące ich ekologicznymi odpowiednikami zamieszkującymi półkulę południową. Ze względu na wspomniane podobieństwa Alcidae są potocznie określane jako „pingwiny północy". W odróżnieniu od pingwinów, każdy z żyjących dziś gatunków alk potrafi latać. Jednak w minionych epokach geologicznych istniały przynajmniej dwie linie ewolucyjne alk, których przedstawiciele zatracili umiejętność latania na rzecz „podwodnego lotu". Obecnie występują 24 gatunki należące do rodziny Alcidae (MIELCZAREK i KUZIEMKO 2013), które ze względu na dzielące je różnice zalicza się do dwóch podrodzin: alk właściwych (Alcinae) i maskonurów (Fraterculinae). W przeszłości istniała też trzecia linia, której przedstawicieli nazywa się alkami Lucasa (Mancallinae). Ostatnie badania paleontologiczne ujawniły ogromną różnorodność przedstawicieli wszystkich trzech podrodzin alk. Fakty te sprawiają, że ewolucja powyższej grupy jest wyjątkowo interesująca i warta bliższego poznania.



Ryc. 1. Rozprzestrzenienie geograficzne rodziny alk (Alcidae) oraz ważniejsze stanowiska paleontologiczne.

TAJEMNICZE POCZĄTKI

Wczesna ewolucja alk, podobnie jak całego rzędu siewkowych, do dziś pozostaje zagadką. Cały zapis kopalny z okresu, kiedy jak się przypuszcza pojawiły się na Ziemi oraz kiedy przebiegała ich wczesna radiacja, tzn. z mezozoiku, paleocenu i wczesnego eocenu, jest bardzo ubogi. Składa się on z pojedynczych, trudnych do zdiagnozowania fragmentów kostnych (np. HARRISON i WALKER 1977; OLSON i PARRIS 1987; HOPE 2002; MAYR 2005, 2009).

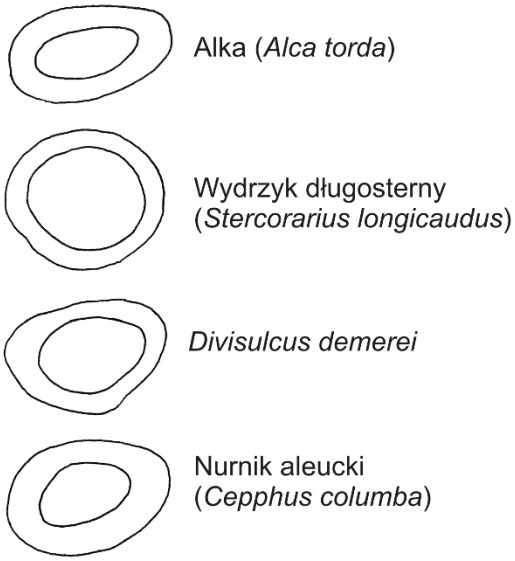
Najstarszą, pewną skamieniałością ptaka siewkowego jest kość ramienna gatunku nazwanego *Jilinornis huadianensis* (HOU i ERICSSON 2002). Niestety jej wiek, tzn. środkowy eocen (ok. 48-40 Ma), nie jest do końca pewny, gdyż został ustalony przy pomocy technik biostratygraficznych. Ten fragment kostny nie dostarcza również zbyt wielu informacji do dalszych rozważań. Ponadto, nawet gdyby było inaczej, okazałoby się prawdopodobnie, że nie stanowił on formy bazalnej dla dzisiejszych grup siewkowych, ponieważ szacuje się, że już wtedy istniała większość dzisiejszych linii ewolucyjnych tych ptaków, w tym i alki.

Powyższą teorię zdaje się potwierdzać kolejna enigmatyczna skamieniałość. Stanowi ją nienazwany fragment lewej kości ramiennej, którego morfologia wskazuje na stosowanie techniki „podwodnego lotu" (CHANDLER i PARMLEY 2002). Przypuszczalnie mamy tu do czynienia z najstarszym przedstawicielem Alcidae. Skamieniałość ta pochodzi z późnego eocenu (34,5–35,5 Ma) Hardie Mine (Georgia, USA), jest zatem niewiele młodsza od *Jilinornis,* o którym była mowa wcześniej. W tym przypadku zastanawiający jest jednak jeden fakt. Fauna towarzysząca, składająca się z rekinów, węży morskich i morskich żółwi wskazuje, że były to tereny tropikalne lub subtropikalne. Kontrastuje to z dzisiejszym postrzeganiem alk jako ptaków związanych z terenami polarnymi lub takimi, gdzie zimne wody głębinowe wypływają ku powierzchni (ang. upwelling). Takie rozprzestrzenienie Alcidae potwierdza również zapis kopalny z młodszych epok. Czyżby więc te zimnolubne ptaki miały tropikalny rodowód? Istnieje co prawda teoria o ich pochodzeniu z terenów o klimacie subtropikalnym lub umiarkowanym (np. BÉDARD 1985, PEREIRA i BAKER 2008), lecz wydaje się, że takie ich pochodzenie stoi w sprzeczności z korzyścią wynikającą z umiejętności „podwodnego lotu". Ten rodzaj lokomocji podwodnej zdaje się być bowiem najbardziej efektywny w rejonach polarnych lub subpolarnych (AINLEY 1977).

Oprócz powyższej skamieniałości, jako alki opisano jeszcze dwa paleogeńskie gatunki: *Hydrotherikornis oregonus* (MILLER 1931) z późnego eocenu USA oraz *Petralca austriaca* (MLIKOVSKY 1987) z późnego oligocenu Austrii. Niestety okazało się, że pierwsza z nich należała do rurkonosego (Procellariiformes), a druga do nura (Gavidae). Kolejne, znacznie liczniejsze skamieniałości, bezsprzecznie należące do alk, pochodzą już z kolejnej epoki, miocenu. Mamy zatem do czynienia z gigantyczną luką w zapisie kopalnym przypadającą na najbardziej interesujący nas okres dywersyfikacji tej rodziny. Co prawda, niektórzy autorzy (MOUM i współaut. 1994) umiejscawiają to zdarzenie właśnie w miocenie (20–14 Ma), jednak ostatnie odkrycia zdają się potwierdzać hipotezę, że dywersyfikacja ta miała miejsce znacznie wcześniej, bo w paleocenie (65–55 Ma). Rozdział na główne linie ewolucyjne, o których jest mowa w dalszej części pracy, przypada natomiast na oligocen (34–23 Ma) (PEREIRA i BAKER 2008). Tak więc wczesna ewolucja alk, podobnie jak pozostałych siewkowych, wciąż pozostaje tajemnicą. Na szczęście kolejne rozdziały ewolucji tych ptaków są już znacznie lepiej poznane.

METAMORFOZA

Miocen to najdłuższa epoka ery kenozoicznej, trwająca od 23 do 5,3 Ma. Podczas jej trwania na Ziemi następowały głębokie przemiany środowiska związane ze zmianami klimatu i ruchami górotwórczymi. To właśnie wtedy powstały najwyższe dziś pasma górskie, takie jak Alpy czy Himalaje. Kontynenty natomiast zaczęły przybierać postać zbliżoną do dzisiejszej i powoli wyłaniał się obraz świata jaki dziś znamy. Podobnie było w przypadku świata zwierzęcego, a więc i ptaków. Dobrym przykładem mogą tu być właśnie skamieniałości alk. Z dziwacznych i słabo poznanych form tych ptaków wyewo-



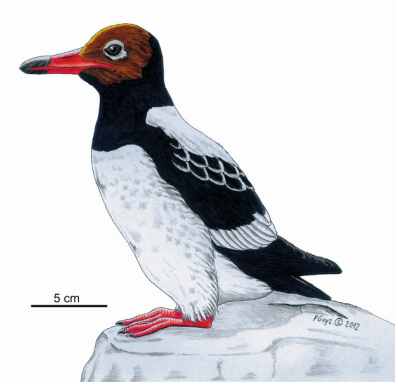
Ryc. 2. Przekroje poprzeczne trzonka kości ramiennej (wg. SMITH 2013a).

luowały gatunki podobne do dzisiejszych. Ponadto, śledząc uważnie zapis kopalny, można zauważyć podstawowy trend ewolucyjny, który jak się wydaje zawsze im towarzyszył - dążenie do doskonalenia „podwodnego lotu" kosztem lotu klasycznego.

Bardzo dobrą ilustracją tego trendu mogą być przemiany w budowie kości ramiennej (łac. *humerus*). Ma ona odmienny kształt u ptaków nurkujących, co szczególnie uwidacznia przekrój poprzeczny trzonka tej kości (Ryc. 2). U najbliższych kuzynów alk, nienurkujących, lecz związanych z wodą wydrzyków (Stercorariidae), jego kształt jest prawie idealnie kolisty, natomiast u przedstawicieli Alcidae, najlepiej przystosowanych do „podwodnego lotu", jest on dwubocznie spłaszczony. W obu przypadkach taki, a nie inny kształt wymusiły odmienne właściwości wody i powietrza. Jednakże, mimo anatomicznych różnic, pokrewieństwo alk i wydrzyków wskazuje, że miały one wspólnego przodka. Niestety, do niedawna nie posiadano paleontologicznych dowodów na poparcie tej hipotezy.

Ten stan rzeczy uległ zmianie w 2009 r., kiedy opisano nowy gatunek alki z miocenu stanu Maryland (USA). Nazwano go *Pseudocepphus teres* (WIJNKERi OLSON 2009), aby wskazać na pewne cechy wspólne z dzisiejszymi nurnikami (*Cepphus*; rodzaj w obrębie Alcidae). Ponadto, drugi człon nazwy tego gatunku odnosi się do cechy, której nie stwierdzono do tej pory u kopalnych alk — znacznie zaokrąglonego w przekroju poprzecznym trzonka kości ramiennej (łac. *teres*, okrągły lub cylindryczny). Stopień zaokrąglenia owego fragmentu był jednak mniejszy niż u wydrzyków i większy niż u pozostałych Alcidae. Gatunek ten najprawdopodobniej stanowił brakujące ogniwo pośrednie, dokumentujące metamorfozę, jaką przeszły alki w procesie ewolucji. Ponadto, jak się okazało, wkrótce natrafiono na więcej dowodów owej metamorfozy.

W 1970 r. w Baja California w Meksyku znaleziono niepozorny fragment kości ramiennej. Niestety nie wzbudził on wtedy zainteresowania i przez ponad 40 lat spoczywał w kolekcji San Diego State University. Zmieniło się to, gdy oględzin okazu dokonywał młody badacz z The National Evolutionary Synthesis Center, N. Adam Smith. Począwszy od 2007 r. przeszukiwał on bogate, muzealne kolekcje z nadzieją na rozwikłanie zagadki ewolucji alk i ptaków siewkowych. Jego wysiłek zaowocował licznymi publikacjami na ten temat, z których każda wniosła bardzo wiele w poznanie kopalnych gatunków rodziny Alcidae. Nie inaczej było w przypadku „pokrytego kurzem" fragmentu z Meksyku. Okazało się bowiem, że reprezentował on nowy gatunek i rodzaj, który nazwano *Divisulcus demerei* (SMITH 2013a). Ponadto, okazał się być najstarszym mioceńskim znaleziskiem „pingwina północy" z basenu Pacyfiku, a jego wiek oszacowano na 14-16 Ma (pozostałe znaleziska pochodzą sprzed 10-1,6 Ma). Oprócz kilku unikalnych cech osteologicznych, które wskazywały, że ptak wykorzystywał za życia technikę „podwodnego lotu", w oczy rzucił się ten sam, nieco zaokrąglony kształt trzonka kości ramiennej zaobserwowany wcześniej u *Pseudocepphus*. Skamieniałość była więc kolejnym potwierdzeniem hipotezy o pochodzeniu alk od nie nurkujących kuzynów. Ciekawostką jest także wspomniane podobieństwo rodzajów *Pseudocepphus* i *Divisulcus* do żyjących dziś nurników (*Cepphus*). Jak się okazuje, przedstawiciele tego rodzaju mają również dość silnie zaokrąglony trzonek kości ramiennej. Czyżby więc były „żywymi skamieniałościami" i w prostej linii potomkami takich archaicznych form? Być może, chociaż nie ma na to dostatecznych dowodów, a jedyne co wiadomo to, że pojawiają się w zapisie kopalnym niewiele później, bo w górnym miocenie (gatunek *Cepphus olsoni* z Kalifornii, USA) (HOWARD 1982).

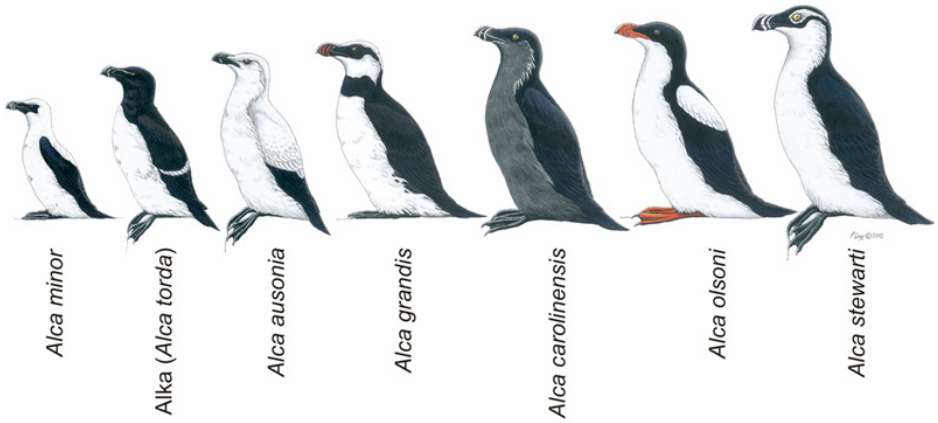


Ryc. 3. Rekonstrukcja przyżyciowa *Miocepphus blowi* (Rys. P. Gryz).

Warto wspomnieć o jeszcze jednym zagadkowym rodzaju, *Miocepphus.* Jego przedstawiciele mieli trzonek kości ramiennej przypominający ten u dzisiejszych nurników. Był on jednak masywniejszy, szerszy, bardziej zaokrąglony oraz mniej spłaszczony na łokciowej powierzchni końca bliższego. Szczątki tych ptaków (4 gatunki) znamy z basenu Atlantyku (Maryland, Virginia i Karolina Północna w USA). Na podstawie skamieniałości czaszki jednego z nich można zauważyć interesujące szczegóły budowy, których nie znajdziemy u form dzisiejszych. Choć była ona zbliżona kształtem do tej u dzisiejszego nurzyka polarnego (*Uria lomvia*), miała znacznie dłuższy dziób z charakterystycznie „nabrzmiałą" końcówką (Ryc. 3). Stwierdzono również, że poszczególne gatunki znacznie różniły się wielkością. Należał do nich m.in. miniaturowy *Miocepphus merguellus* (WIJNKER i OLSON 2009), mniejszy od dzisiejszego alczyka (*Alle alle*). Ciekawostką jest również to, że oba rodzaje łączy kilka podobieństw, np. budowa kości promieniowej (łac. *radius*). Dlatego, w oparciu o wyniki analiz kladystycznych (SMITH i CLARKE 2011) oba rodzaje, jako siostrzane, umiejscawia się w podrodzinie Alcinae oraz szczepie Alcini, natomiast zawierający je klad uważa się za siostrzany dla rodzaju *Uria*. Według tych samych analiz, rodzaj *Cepphus* znajduje się poza szczepem Alcini, zawierającym dwa „superklady": *Alle+Miocepphus+Uria* oraz *Alca+Pinguinus*. Tak więc, według tych analiz, dzisiejsze nurniki (*Cepphus*) są ptakami bardziej bazalnymi niż ich zagadkowi mioceńscy kuzyni z rodzaju *Miocepphus*. Warto też zaznaczyć, że przedstawiciele tego ostatniego „superkladu" uważani są za grupę najbardziej zaawansowaną ewolucyjnie w obrębie rodziny Alcidae, choć do dziś przetrwał tylko jeden gatunek, alka (*Alca torda*). Jak się jednak okazuje nie było tak zawsze, a rodzaj ten ma rodowód sięgający miocenu. Warto więc przyjrzeć mu się bliżej.

„ZŁOTY WIEK" ALKI

Alka (*Alcatorda*) jest jednym z najlepiej znanych przedstawicieli rodziny Alcidae. Mało osób zdaje sobie jednak sprawę, że ze wszystkich żyjących dziś alk jest najbardziej zaawansowana ewolucyjnie. Zaawansowanie to polega na doskonałym przystosowaniu do „podwodnego lotu" i objawia się poprzez szereg cech anatomicznych. Najważniejszą



Ryc. 4. Porównanie wielkości ptaków z rodzaju *Alca*, na podstawie wielkości kości ramiennej (Rys. P. Gryz).

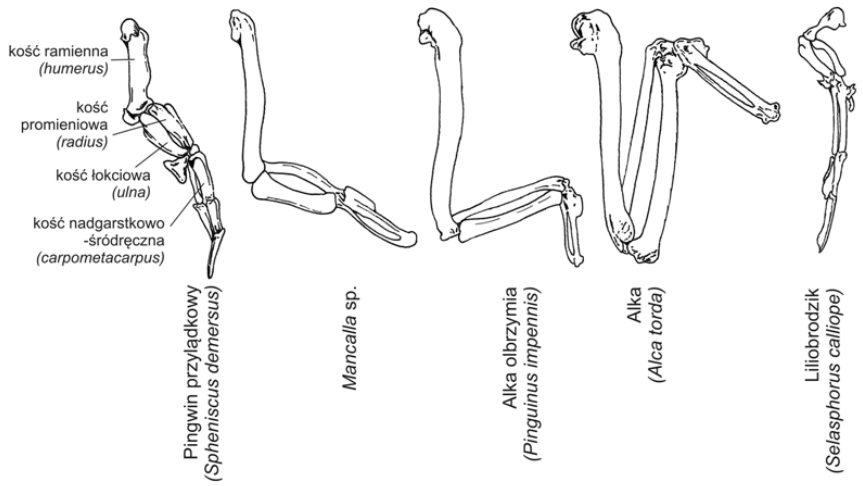
z nich jest wspomniane spłaszczenie trzonka kości ramiennej, ale nie tylko. Podobny przekrój mają także trzonki kości łokciowej i promieniowej, wchodzące również w skład szkieletu skrzydła. Cechy te zostały nabyte podczas długotrwałego procesu ewolucji, który, jak wskazują skamieniałości i dzisiejsze rozprzestrzenienie przedstawicieli tego rodzaju, miał miejsce w basenie Atlantyku. Najstarsze skamieniałości rodzaju *Alca* znane są z osadów pochodzących ze środkowego miocenu (5–11 Ma). Najciekawsze jest jednak to, że są one łudząco podobne pod względem morfologiii wielkości do współcześnie żyjącej alki. Podobieństwo jest tak wielkie, że naukowcom nie udało się znaleźć cech umożliwiających ustanowienie nowych taksonów (Wijnker i Olson 2009, Smith i Clarke 2011, Smith i Mayr 2013). Jeżeli więc owe skamieniałości faktycznie należałyby do dziś żyjącej alki, to byłby to wyjątkowy przykład długowieczności gatunku i osiągnięcia wielkiego sukcesu ewolucyjnego. Ciekawe jest również to, że alka miała w przeszłości wielu kuzynów, którzy jednak nie dotrwali do naszych czasów.

U schyłku miocenu i na początku pliocenu alki przeżywały swój „złoty wiek", którego szczyt datuje się na ok. 4 Ma. Wtedy to właśnie zróżnicowanie samego tylko rodzaju *Alca* było znacznie większe niż dziś. Do tej pory poznaliśmy 6 wymarłych gatunków tego rodzaju, które różniły się szczegółami anatomicznymi i przede wszystkim wielkością (Ryc. 4). Pięć z nich przewyższało rozmiarami dzisiejszą alkę. Były wśród nich formy gigantyczne, np. największy gatunek *Alca stewarti* (Martin i współaut. 2001) o masie oszacowanej na 1,94 kg. Dla porównania, średnia masa dzisiejszej alki to ok. 0,70 kg (Del Hoyo i współaut. 1996). Na tym jednak nie koniec. Oprócz takich gigantów istniała też miniaturowa forma *Alca minor* (Smith i Clarke 2011). Pojawił się blisko spokrewniony rodzaj *Pinguinus* (gatunek *Pinguinus alfrednewtoni*) (Olson 1977), który był ukoronowaniem ewolucji tej gałęzi w kierunku „podwodnego lotu". Co więcej, w basenie Atlantyku wciąż żyły wymarłe obecnie formy z rodzajów *Pseudocepphus* i *Miocepphus*. Jakby tego było mało, postępowała także ewolucja konkurujących z alkami o pokarm waleni, których plioceńska fauna była już zdominowana przez nowoczesne taksony, w tym delfiny (Delphinidae) i fiszbinowce (Mysticeti).

„Złoty wiek" alk na północnym Atlantyku wkrótce miał się jednak skończyć. Żeby zrozumieć jego przyczynę oraz źródło wcześniejszego sukcesu, należy poznać klimatyczne tło tych wydarzeń. Pierwszym etapem było oddzielenie Morza Śródziemnego od Atlantyku u schyłku miocenu. Spowodowało to odcięcie Oceanu Atlantyckiego od ciepłych wód. Pamiętajmy jednak, że alki to z natury zimnolubne ptaki, tak więc wydarzenie to miało prawdopodobnie wpływ na ich ówczesną różnorodność. Na ich nieszczęście zmiany postępowały dalej.

Do tej pory od zachodu morski klimat był łagodzony dzięki istnieniu Przesmyku Panamskiego między obiema Amerykami. Dzięki niemu silnie zasolone wody Atlantyku wpływały do Pacyfiku, a mniej słone, ciepłe wody powierzchniowe niesione były daleko ku północy przez prąd północnoatlantycki. Zamknięcie Przesmyku Panamskiego ok. 2,6 Ma spowodowało reorganizacje prądów oceanicznych i dalsze ochłodzenie. Jednak tym razem skutek był niekorzystny dla alk. Ochłodzenie spowodowało zmianę w morskiej faunie, sprzyjającej m. in. rozwojowi waleni, które prawdopodobnie wkroczyły na nisze ekologiczne zajęte wcześniej przez te ptaki. Większość gatunków nie potrafiła się dostosować do nowych warunków. Wielkość, głębokość nurkowania i ekologia żywieniowa dzisiejszych alk są ze sobą ściśle powiązane (Prince i Harris 1988, Watanuki i Burger 1999), a umiarkowany rozmiar wiąże się z większą uniwersalnością. Dzisiejsza alka miała więc przewagę nad większymi i mniejszymi kuzynami. Ponadto, jak wskazują niedawne badania Gastona i Woo (2008), *Alca torda* posiada wyjątkową zdolność szybkiej adaptacji do zmian środowiska. Najwyraźniej przesądziło to o jej sukcesie ewolucyjnym, jednak nie była ona jedynym zwycięzcą. Doskonale radzili sobie też przedstawiciele siostrzanego rodzaju *Pinguinus,* którzy zatracili zdolność klasycznego lotu na rzecz podwodnego, który doprowadzili do perfekcji, prawie dorównując pod tym względem współczesnym pingwinom. Jeden gatunek, alka olbrzymia (*Pinguinus impennis*), dotrwał nawet do naszych czasów. Niestety w 1844 r. dołączył do długiej listy gatunków wytępionych przez człowieka. Fakt ten jest bardzo smutny, biorąc pod uwagę sukces ewolucyjny tego gatunku oraz że był ostatnim z atlantyckiej linii nielotnych Alcidae.

Warto jeszcze wspomnieć o ewolucji pozostałych rodzajów podrodziny Alcinae. Niepewne skamieniałości rodzajów *Brachyramphus* i *Synthliboramphus* znane są z póź-



Ryc. 5. Kończyny przednie różnych gatunków alk oraz pingwina i kolibra (wg. SMITH 2011b, LOUW 1992).

nego pliocenu oraz miocenu (m.in. gatunki *B. dunkeli* i *S. rineyi*) (CHANDLER 1990b). Liczniejsze i lepiej zachowane są skamieniałości rodzaju *Uria.* Należał do nich m.in. gatunek *U. brodkorbi* (HOWARD 1981) z późnego miocenu, który uważa się za siostrzany dla dzisiejszego nurzyka zwyczajnego (*U. aalge)* i polarnego (*U. lomvia*). Szczątki osobników należących do wszystkich trzech rodzajów znamy jedynie z Kalifornii, a więc z basenu Pacyfiku. W przypadku nurzyków występuje duża luka w zapisie kopalnym. Geologicznie młodsi przedstawiciele pojawiają się dopiero w późnym plejstocenie Alaski (*U. aalge*) i Maine (kopalny podgatunek *U. lomvia affinis*). Równie ciekawa jest kolejna grupa kopalnych alk.

„PODWODNE KOLIBRY"

Przedstawiciele wymarłej podrodziny Mancallinae to nielotne ptaki, które właściwie nie mają polskiej nazwy. Nazwa, którą tu przyjęto, czyli alki Lucasa, jest dosłownym tłumaczeniem angielskiej Lucas auks. Honoruje ona słynnego badacza Frederica Augustusa Lucasa, który po raz pierwszy opisał szczątki tych ptaków ponad 100 lat temu. Nazwa łacińska odnosi się natomiast do dawnego spojrzenia na ptaki nielotne i jest połączeniem dwóch wyrazów: *mancus*, oznaczającego kalekę lub osobę ułomną, oraz *ala*, czyli skrzydło.

Całkowity zanik umiejętności latania zbliża alki Lucasa do wcześniej wspomnianej alki olbrzymiej, z którą jednak ptaki te nie były blisko spokrewnione. Ich linia ewolucyjna oddzieliła się też znacznie wcześniej, zaś jej radiacja przebiegała w basenie Pacyfiku, a nie Atlantyku. W przypadku przedstawicieli podrodziny Mancallinae proces ewolucji trwał też znacznie dłużej. Dało to czas na uzyskanie pełnej perfekcji w wykorzystaniu techniki „podwodnego lotu". W jej stopniu zaawansowania dorównać im mogą jedynie pingwiny i przedstawiciele spokrewnionej prawdopodobnie z kormoranami, wymarłej rodziny Plotopterigidae. Osiągnięcie tej perfekcji umożliwiły, podobnie jak pingwinom, zmiany w budowie kończyn przednich, a mianowicie wydłużenie kości śródręcza I, obrócenie do przodu główki kości ramiennej oraz wzrost grzebienia trójgłowego (łac. *crista tricipitalis*) (MILLER i HOWARD 1949). W efekcie tych zmian elementy skrzydła stały się łukowate bądź wykrzywione, ich mobilność znacznie spadła, a tym samym skrzydło przekształciło się w sztywne wiosło (Ryc. 5). Nie bez znaczenia było też wspomniane wcześniej spłaszczenie kości skrzydła widoczne w przekroju poprzecznym (patrz Ryc. 2). Jednak same te zmiany nie były wystarczające, gdyż „podwodny lot" wymaga zupełnie innych ruchów niż klasyczny. Lot w powietrzu oparty jest głównie na ruchu skrzydeł w przód i w tył, podwodny natomiast polega bardziej na ruchach w dół i w górę. Wymusza to więc zmiany w budowie całego pasa barkowego. Ważnym jego elementem są zrośnięte obojczyki, czyli widełki (łac. *furcula*). Tworzą one rozpórkę uniemożliwiającą zbliżanie się do siebie stawów barkowych podczas ruchu skrzydłami oraz stanowią bardzo mocne oparcie dla skrzydeł i ich mięśni. Istotnym elementem jest tu: kościozrost obojczykowy (łac. *synostosis clavicularis*). Stanowi on „spaw" łączący oba obojczyki (łac. *clavicula*), których kształt stanowi

też ważną cechę diagnostyczną dla rozróżniania poszczególnych gatunków (również alk). U pingwinów i alk Lucasa również końce łopatkowe widełek przybrały zupełnie inny kształt niż u innych ptaków. Są one mianowicie dogrzbietowo-dobrzusznie rozszerzone, a sama łopatka jest silnie spłaszczona.

Alki Lucasa mają jeszcze jedną ciekawą cechę budowy. Posiadają bowiem kość łokciową (łac. *ulna*) krótszą niż kość nadgarstkowo-śródręczną (łac. *carpometacarpus*) (patrz Ryc. 3). U większości ptaków proporcje są odwrotne. Istnieją jednak wyjątki, do których należą przedstawiciele zupełnie innego rzędu — kolibry (Trochilidae) (MAYR 2004). Dokładne znaczenie funkcjonalne takich proporcji nie jest znane, wiadomo jednak, że ptaki te łączy skrajna specjalizacja pasa barkowego, a u kolibrów zawisających w powietrzu również ważny jest ruch skrzydeł w górę i w dół. Wiąże się to też z siłami generowanymi przez lotki I rzędu, które są przymocowane do kości nadgarstkowo-śródręcznej (CHAI 1997). Jednak lotki u alk Lucasa, podobnie jak u pingwinów, były prawdopodobnie znacznie krótsze. Tę różnicę tłumaczą jednak fizyczne własności wody i powietrza, a ściślej mówiąc ich gęstość (HABIB 2010).

Tak więc, powyższe zmiany w budowie umożliwiły alkom Lucasa osiągnięcie mistrzostwa w podwodnym locie, a jeden z członów nazwy określający je jako „kaleki" lub „ułomne" jest najwyraźniej chybiony. Na podstawie podobieństw w budowie i ogromnej zwinności znacznie bardziej na miejscu jest nazwanie ich „podwodnymi kolibrami". Warto jeszcze nieco więcej wspomnieć o ewolucji podrodziny Mancallinae.

Zapis kopalny tej grupy obejmuje okres od środkowego miocenu do późnego plejstocenu (ok. 10 Ma–470 Ka). Wskazuje on również na fakt, że były to ptaki ograniczone do basenu Pacyfiku, ponieważ ich szczątki są znane jedynie z terenów Kalifornii, Meksyku i Japonii. Jak wspomniano wcześniej w tym samym czasie na Atlantyku bogaty rozkwit przeżywały właściwe alki. Niestety do tej pory nie znaleziono formy pośredniej między tymi dwiema liniami. Tak więc pytanie, gdzie i kiedy pojawiły się alki Lucasa wciąż pozostaje bez odpowiedzi. Wiadomo jedynie, iż istniały już w środkowym lub późnym miocenie (12–7,4 Ma). Dowodem na to jest najstarsza znana forma *Miomancalla wetmorei* (HOWARD 1976), pochodząca właśnie tego wieku z Laguna Niguel w Kaliforni. Niestety dokładniejsze oszacowanie wieku skamieniałości przypisanych do tego taksonu nie jest możliwe. Wiadomo jednak, że jej zasięg stratygraficzny pokrywa się częściowo z zasięgiem drugiego gatunku, opisanego zaledwie dwa lata temu, *Miomancalla howardi* (SMITH 2011b). Pochodzi on bowiem z pokładów formacji San Mateo (San Diego, Kalifornia) datowanych na 8,7–4,9 Ma. Oba gatunki różniły się drobnymi szczegółami osteologicznymi kości ramiennej. Co ciekawe, holotypowy okaz drugiego z nich jest chyba najlepiej zachowanym i najbardziej kompletnym ze wszystkich przypisanych do alk Lucasa. Zachowała się w nim m.in. część żuchwy, czaszki i dzioba, który przypomina ten u wytępionej alki olbrzymiej (*Pinguinus impennis*) (Ryc. 6). *Miomancalla howardi* będąc największym gatunkiem alki Lucasa przypominała ją również rozmiarami. Na tym

Ryc. 6. Rekonstrukcja przyżyciowa *Miomancalla howardi* (Rys. P. Gryz).

Ryc. 7. Rekonstrukcja przyżyciowa *Mancalla* sp. (Rys. P. Gryz).

jednak podobieństwa się kończą. W budowie kości skrzydła alka olbrzymia reprezentowała stan przejściowy pomiędzy zwykłymi alkami a alkami Lucasa. Skrzydła miały już znacznie ograniczoną mobilność, jednak wciąż znacznie większą niż u Mancallinae. Podobnie było w przypadku długości kości promieniowej i łokciowej. Były już w dużym stopniu skrócone, jednak wciąż prawie dwukrotnie dłuższe niż kość nadgarstkowo-śródręczna. Pozornie można by więc było wskazać ją jako ogniwo pośrednie między Alcinae a Mancallinae. Niestety przeczy temu choćby wiek skamieniałości, gdyż rodzaj *Pinguinus* pojawia się w zapisie kopalnym znacznie później niż alki Lucasa. Być może gdyby nie człowiek, który zakończył ewolucję rodzaju *Pinguinus*, osiągnąłby on stan reprezentowany przez pacyficzną gałąź Mancallinae. Pozostaje jednak pytanie o przyczynę wyginięcia samych alk Lucasa, wydających się być ukoronowaniem ewolucji całej rodziny. Wiadomo, że nie stało się to od razu, a wcześniej nastąpiła prawdziwa eksplozja różnorodności, podobnie jak w przypadku alk z Atlantyku.

Z wspominanych osadów Laguna Hills w Kalifornii oprócz *Miomancalla* opisano także dwie inne formy. Obie opisała słynna paleornitolog Hildegarde Howard. Pierwszy gatunek nazwano *Praemancalla lagunensis* (HOWARD 1966), a drugi *Alcodes ulnulus* (HOWARD 1968). Zdaniem Howard pierwszy posiadał cechy świadczące o tym, iż jego kończyny były mniej wyspecjalizowane niż u in. alk Lucasa. Niestety, jak zauważył SMITH (2011b), holotyp był mocno zniszczony, a pozostałe fragmenty nie powiązane ze sobą. W związku z tym wszystkie cechy diagnostyczne zaproponowane przez Howard mogły być wynikiem wietrzenia bądź występują też u in. Mancallinae. Materiał przypisany do drugiego gatunku był z kolei zbyt ubogi, by dostarczyć konkretnych informacji. Mimo to, oba sugerowały większą różnorodność podrodziny niż wcześniej przypuszczano.

Znacznie więcej wiadomo o przedstawicielach typowego rodzaju *Mancalla* (Ryc. 7). Ptaki do niego należące musiały być najpospolitszymi w miejscu i czasie, w którym żyły. Potwierdzają to liczby. Na ok. 100000 ptasich skamieniałości znalezionych w Kalifornii, ok. 4000 przypisano do rodzaju *Mancalla*. Po raz pierwszy na ich szczątki natrafiono ponad 100 lat temu. Wspomniany F. A. Lucas opisał wtedy nowy dla nauki rodzaj i gatunek: *Mancalla californensis* (LUCAS 1901). Jego szczątki znaleziono we wczesnoplioceńskich osadach okolic Los Angeles (Kalifornia), a później również w okolicach San Diego. Wkrótce potem odkryto kolejne skamieniałości, które potwierdziły zróżnicowanie gatunkowe tych ptaków. We wczesnoplioceńskich osadach okolic San Diego natrafiono na szczątki gatunków *M. diegensis* (MILLER 1937) oraz *M. emlongi* (OLSON 1981), których ważność podważył jednak SMITH (2011b) nadając im status *incertae sedis.* Warto też wspomnieć, że do drugiego z nich przypisano początkowo wspaniale zachowaną czaszkę i żuchwę, na podstawie których wiemy jak wyglądał szkielet kranialny tych ptaków.

Również w okolicach San Diego, a także San Mateo i Laguna Niguel znaleziono szczątki kolejnych dwóch gatunków: *M. lucasi* oraz *M. vegrandis* (SMITH 2011b). Są one o tyle ciekawe, że znacznie rozszerzyły zasięg stratygraficzny rodzaju. Znaleziono je bowiem w osadach datowanych na późny pliocen lub wczesny plejstocen. Ponadto stwierdzono, że pierwszy z nich był największym przedstawicielem rodzaju.

Ze wspomnianego stanowiska Laguna Hills opisano także gatunek *Mancalla milleri* (HOWARD 1970), który zdawał się być najstarszym przedstawicielem rodzaju. Niestety po rewizji materiału przypisanego do niego, otrzymał status *incertae sedis*. Za to ostatni z gatunków, *M. cedrosensis* (HOWARD 1971), rozszerzył zasięg geograficzny rodziny, gdyż jego szczątki opisano z wczesno plioceńskich osadów Wyspy Cedros u wybrzeży Baja California w Meksyku.

Przedstawione znaleziska pokazują jak liczną grupa były alki Lucasa (Mancallinae), choć ich ostateczne zróżnicowanie nie jest do końca poznane. HASEGAWA i współaut. (1988) raportowali bowiem o plejstoceńskich szczątkach znalezionych w Shirya (Japonia). SMITH (2011b) potwierdził ich przynależność do Mancallinae. Niestety do tej pory materiał ten nie został należycie zbadany i opisany. Pokazuje to, że jeszcze nie wszystko wiemy o tych ptakach. Zagadką pozostaje też ich zasięg ograniczony do Pacyfiku oraz przyczyny wyginięcia. Być może oprócz zmian klimatycznych i dynamicznej ewolucji waleni miało na to wpływ pojawienie się już w późnym miocenie na terenie ich występowania innych alk należących do podrodzin alk właściwych (Alcinae) (rodzaje *Uria* i *Cepphus*) oraz maskonurów (Fraterculinae).

MASKONURY

Maskonury (Fraterculinae) stanowią trzecią i ostatnią podrodzinę w obrębie rodziny alk. Jej przedstawicieli, z kolei, grupuje się w dwóch szczepach: Fraterculini i Aethini. Te pierwsze, czyli właściwe maskonury są nieco większe i odżywiają się zarówno zooplanktonem, jak i rybami, drugie, ze względu na swoje niewielkie rozmiary, są raczej planktonożerne (BRADSTREET i BROWN 1985). Obie grupy charakteryzuje występowanie w okresie godowym barwnych ozdób w postaci czubków lub rozrośniętej ramfoteki na dziobach.

Niestety ewolucja tych ptaków jest chyba najsłabiej poznana pośród całej grupy alk. Tłumaczą to liczby znalezionych okazów. Materiał kopalny przypisany do uprzednio omawianych alk Lucasa liczy ok. 4000 okazów, podczas gdy cały materiał szczepu Aethini zaledwie ok. 13 (SMITH 2013a), znanych z 3 lokalizacji w południowej Kalifornii.

Najstarszymi znanymi przedstawicielami maskonurów są gatunki: *Cerorhinca dubia* (MILLER 1925) ze środkowego miocenu Okręgu Santa Barbara (USA) oraz równowiekowy *Cerorhinca minor* (HOWARD 1971) z Meksyku. Ponadto, rodzaj reprezentują również znaleziska z późnego miocenu i pliocenu Kalifornii (m.in. kolejny gatunek *C. reai*) (CHANDLER 1990a). Wszystkie jednak składają się z pojedynczych kości skrzydła i kończyn tylnych i dostarczają mało informacji. Najciekawsze wśród znalezisk jest jeszcze jedno opisane przez SMITHA i współaut. (2007). W przeciwieństwie do wszystkich pozostałych oraz do dziś żyjącego gatunku nurka (*C. monocerata*), pochodzi ono z basenu Atlantyku, a dokładniej z pliocenu Karoliny Północnej. Sugeruje ono, iż rodzaj miał niegdyś znacznie szerszy zasięg.

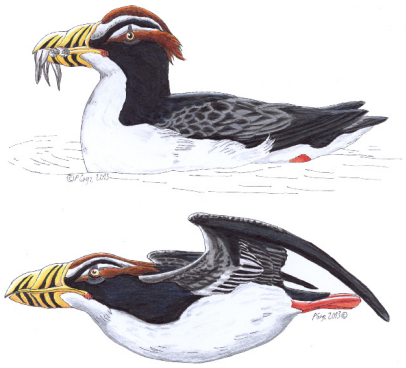
Przedstawicielem kolejnego rodzaju, lecz należącego do drugiego szczepu Aethini, był gatunek *Aethia barnesi* (SMITH 2013a). Stanowi on też najstarsze, pewne znalezisko w obrębie maskonurów, a jego wiek szacuje się na późny miocen 6,7–10 Ma. Minimalny wiek okazu (6,7 Ma) stanowi też punkt rozdzielenia między liniami Aethini i Fraterculini, choć niektórzy autorzy błędnie określali jego wiek na co najmniej 45 Ma, czyli eoceński lub wcześniejszy (PEREIRA i BAKER 2008).

Rodzaj *Aethia* reprezentują również inne skamieniałości z tego okresu (m.in. *A. rossmoori*) (HOWARD 1968) są jednak bardzo ubogie, a ich pozycja w obrębie rodzaju niepewna. Kolejny gatunek znamy dopiero z pliocenu i/lub wczesnego plejstocenu (3,6–1,8 Ma) i został także opisany w bieżącym roku. Nazwano go *A. storeri* (SMITH 2013b) i, podobnie jak *A. barnesi*, niewiele różnił się od dzisiejszych przedstawicieli rodzaju.

Podobnie sytuacja wygląda w przypadku wymarłego gatunku *Ptychoramphus tenuis* (MILLER i BOWMAN 1958) z pliocenu Kalifornii. Jego szczątki są tak podobne do współczesnego nurniczka ciemnego *P. aleuticus*, że mogą należeć do tego gatunku, a nie stanowić odrębny takson. SMITH (2013a) zwraca też uwagę na małą ilość cech morfologicznych rozróżniających rodzaje *Ptychoramphus* i *Aethia,* proponując ich synonimizację.

Interesujące jest to, że przedstawicielom szczepu Aethini, podobnie jak alkom Lucasa nie udało się skolonizować Atlantyku, gdzie obecnie jedyną małą, planktonożerną alką jest alczyk, który jak wiadomo, występuje tam co najmniej od końca pliocenu.

Na koniec warto jeszcze wspomnieć o właściwych maskonurach (rodzaj *Fratercula*). Ich najstarsze szczątki znamy z basenu Atlantyku z górnego miocenu bądź dolnego pliocenu, choć uważa się, że posiadają pacyficzny rodowód. Ciekawostką jest fakt, iż łudząco przypominają współczesnego maskonura złotoczubego *F. cirrhata*, zamieszkującego właśnie basen Pacyfiku. Jest to więc kolejny interesujący aspekt paleogeografii alk. Równie ciekawe jest, iż jeszcze całkiem niedawno, bo w późnym plejstocenie i wczesnym holocenie (miedzy 12 000 a 100 000 lat temu) Kalifornii, żył jeszcze jeden gatunek,



Ryc. 8. Rekonstrukcja przyżyciowa wymarłego maskonura *Fratercula dowi.* Osobnik przedstawiony podczas pływania po powierzchni wody oraz w trakcie „podwodnego lotu" (Rys. Piotr Gryz).

F. dowi (GUTHRIE i współaut. 1999) (Ryc. 8). Wykazywał on pośrednie cechy w budowie dzioba pomiędzy rodzajami *Fratercula* a *Cerorhinca*. Ponadto stwierdzono, że maskonur ten gnieździł się w norach tworząc liczne kolonie. Potwierdza to ok. 7000 znalezionych okazów przypisanych do tego gatunku. Sposób ułożenia szczątków wskazuje też, że część ptaków została żywcem pogrzebana w swoich norach. Znaleziono także skorupki jaj. Nie wiadomo dlaczego ten najwyraźniej liczny gatunek wyginął. Pozostałe, nieliczne szczątki, należące do współczesnego maskonura złotoczubego *F. cirrhata* znane są jedynie z holocenu i późnego plejstocenu m.in. Alaski i Kalifornii. Tak więc, w przypadku rodzaju *Fratercula* mamy do czynienia z dużą luką w zapisie kopalnym.

PYTANIE O PRZYSZŁOŚĆ

Ryc. 9. Alki (*Alca torda*) zaplątane w sieci skrzelowe; okolice Helu, luty, 2012 (Fot. P. Gryz).

W powyższym tekście przedstawiono fascynującą, choć jeszcze w wielu aspektach mało poznaną ewolucję alk. Dowodzi ona, że ptaki te stanowią udany eksperyment ewolucyjny. Najwyraźniej w całym miocenie, jak i wczesnym pliocenie były dominującymi ptakami morskimi, choć i dziś są dość liczne. Niestety przyszłość tych ptaków nie jest pewna. Szacuje się, że (podobnie jak 17–11 Ma) w wyniku globalnego ocieplenia temperatura w następnym stuleciu podniesie się o ~3°C (YOU i współaut. 2009). Spadki liczebności ptaków morskich na skutek ocieplenia zostały już udokumentowane (HYRENBACH i VEIT 2003). Z pewnością ucierpią na tym najbardziej planktonożerne alki. Przyszłość bardziej wszechstronnych gatunków, takich jak *Alca torda*, również nie rysuje się w różowych barwach. Ptaki giną na skutek działalności człowieka. Przykładem może być stosowanie sieci skrzelowych, w których masowo giną ptaki morskie (Ryc. 9). Jest to problem globalny, jednak dotyczy szczególnie północno-zachodniego Pacyfiku, Islandii i naszego rodzimego Bałtyku. Śmiertelność wszystkich ptaków morskich w tych rejonach szacuje się na 300-400 tysięcy rocznie (ŽYDELIS i współaut. 2013). Ponieważ tereny te leżą w centrum występowania alk, najczęstszymi ofiarami sieci są oba gatunki nurzyków (ŽYDELIS i współaut. 2013). Sieci skrzelowe nie są jednak jedynym problemem. Jest nim także spadek liczebności ryb i innych morskich organizmów na skutek przełowienia, a także zmian temperatury wody. Wszystkie wymienione czynniki rodzą uzasadnione obawy o los tych ptaków. Miejmy nadzieję, że alki, mające za sobą miliony lat ewolucji, nie wyginą na skutek działalności człowieka, podobnie jak jeden z ich przedstawicieli — alka olbrzymia.

TAJEMNICE EWOLUCJI ALK (ALCIDAE)

Streszczenie

Alki (Alcidae) są pelagicznymi ptakami siewkowymi (Charadriiformes), które dzielone są na trzy podrodziny: alki właściwe (Alcinae), alki Lucasa (Mancallinae) i maskonury (Fraterculinae). Charakteryzuje je sposób zdobywania pokarmu podczas którego wykorzystują technikę tzw. „podwodnego lotu". Wymusiła ona szereg zmian w budowie ciała oraz miała wpływ na rozprzestrzenienie geograficzne tych ptaków. Alki występują jedynie na półkuli północnej, na terenach polarnych, subpolarnych bądź takich gdzie zimne wody głębinowe wypływają na powierzchnię. Podobieństwa w wyglądzie zewnętrznym oraz ekologii zbliżają je do pingwinów, dlatego też nazywane są potocznie pingwinami północy. Po między obiema grupami oprócz odmiennego zasięgu geograficznego występuję szereg różnic. Najważniejszą jest ta, że wszystkie z 24 żyjących dziś gatunków alk potrafią latać. Jak się jednak okazuje nie było tak zawsze gdyż ewolucja tych ptaków ukierunkowana jest ku udoskonaleniu techniki „podwodnego

lotu". Efektem tego było powstanie nielotnych form w przeszłości. Pojawiły się one niezależnie w dwóch liniach ewolucyjnych atlantyckiej (rodzaj *Pinguinus*) oraz pacyficznej (podrodzina Mancallinae). Ostatnie badania wskazują na znaczną różnorodność tych ptaków w przeszłości geologicznej, szczególnie w miocenie oraz pliocenie. Niestety ich wczesna ewolucja, podobnie zresztą jak pozostałych ptaków siewkowych, jest słabo poznana i dopiero zaczynamy ją poznawać.

SECRETS OF THE EVOLUTION OF AUKS (ALCIDAE)

Summary

Auks (Alcidae) arepelagic charadriiform birds (Charadriiformes), which are divided into three groups: auks (Alcinae), Lucas auks (Mancallinae) and puffins (Fraterculinae). They are characterized by their for aging technique, called "under water-flight". It has forced a number of body changes and had an impact on the geographical spread of these birds. They are found only in the northern hemisphere, the polar, the subpolaror up welling areas, where cold deep-seawater rise to the surface. They show strong similarities in appearance and ecology with penguins, therefore they are often referred to as "penguins of the north". However, between these birds apart from geographical range there are a numberof differences. The most important is that all among the 24 species of auks living today can fly. As it turns out, this was not always the case as evolution of these birds has been improving technology of "underwater flight". The result was the emergence of flight less forms in the past. They appeared independently in two evolutionary line ages in Atlantic (genera Pinguinus) and Pacific (subfamily Mancallinae). Recent studies show a significant diversity of auks in the past, particularly during Miocene and Pliocene. Unfortunately, their early evolution, as it is also the case for other charadriiform birds remains obscure.

LITERATURA

AINLEY D. G., 1977. *Feeding methods of seabirds: a comparison of polar and tropical communities*. [W:] *Adaptations in Antarctic ecosystems*. LLANO G. A. (red.). Gulf Publishing, Houston, 669–685.

BÉDARD J., 1985. *Evolution and characteristics of the Atlantic Alcidae*. [W:] *The Atlantic Alcidae*. NETTLESHIP D. N., BIRKHEAD T. R. (red.). Academic Press, London, 1–50.

BRADSTREET M. S. W., BROWN R. G. B., 1985. *Feeding ecology of the Atlantic Alcidae*. [W:] *The Atlantic Alcidae: the evolution, distribution, and biology of the auks inhabiting the Atlantic Ocean and adjacent water areas*. NETTLESHIP D. N., BIRKHEAD T. R. (red.). Academic Press, London, 263–318.

CHAI P., 1997. *Hummingbird hovering energetics during moult of primary flight feathers*. J. Exp. Biol. 200, 1527–1536.

CHANDLER R. M., 1990a. *Phylogenetic analysis of the alcids*. Praca doktorska, University of Kansas, Lawrence.

CHANDLER R. M., 1990b. *Fossil birds of the San Diego Formation, Late Pliocene, Blancan, San Diego County California*. Ornithol. Monograph. 44, 73–161.

CHANDLER R. M., PARMLEY D., 2002. *The earliest North American record of an auk (Aves: Alcidae) from the Late Eocene of central Georgia*. Oriole 68, 7–9.

DEL HOYO J., ELLIOT A., SARGATAL J. (red.), 1996. *Handbook of the Birds of the World. Tom 3. Hoatzins to Auks*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.

GASTON A. J., WOO K., 2008. *Razorbills (Alcatorda) follow subarctic prey into the Canadian Arctic: Colonization results from climate change*. Auk 125, 939–942.

GUTHRIE D. A., THOMAS H. W., KENNEDY G. L., 2000. *A new species of extinct Late Pleistocene puffin (Aves: Alcidae) from the southern California Channel Islands*. Proc. Fifth California Islands Symp., 525–530.

HABIB M., 2010. *The structural mechanics and evolution of aquaflying birds*. Biol. J. Linnean Soc. 99, 687–698.

HARRISON C. J. O., WALKER C. A., 1977. *Birds of the British lower Eocene*. Tertiary Res. Special Paper 3, 1–32.

HASEGAWA Y., TOMIDA Y., KOHNO N., ONO K., NOKARIYA H., UYENO T., 1988. *Quaternary vertebrates from Shiriya area, Shimokita Penninsula, northeastern Japan*. Memoirs Nat. Sci. Museum 21, 17–36.

HOPE S., 2002. *The Mesozoic radiation of Neornithes*. [W:] *Mesozoic Birds: above the heads of dinosaurs*. CHIAPPE L. M., WITMER L. M. (red.). University of California Press, 339–388.

HOU L., ERICSON P. G. P., 2002. *A Middle Eocene shorebird from China*. Condor 104, 896–899.

HOWARD H., 1966. *A possible ancestor of the Lucas Auk (Family: Mancallidae) from the Tertiary of Orange County, California*. Los Angles County Museum Contributions in Science 101, 1–8.

HOWARD H., 1968. *Tertiary birds from Laguna Hills, Orange County, California*. Los Angeles County Museum Contributions to Science 142, 1–21.

HOWARD H., 1970. *A review of the extinct avian genus Mancalla*. LosAngles County Museum Contributions in Science 203, 1–12.

HOWARD H., 1971. *Pliocene avian remains from Baja California*. Los Angles County Museum Contributions to Science 217, 1–17.

HOWARD H., 1976. *A new species of flightless auk from the Miocene of California (Alcidae: Mancallinae)*. [W:] *Collected papers in avian paleontology honoring the 90th birthday of Alexander Wetmore*. OLSON S. L. (red.). Smithsonian Contributions to Paleobiology 27, 141–146.

HOWARD H., 1981. *A new species of murre, genus Uria, from the Late Miocene of California*. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 80, 1–12.

HOWARD H., 1982. *Fossil birds from the Tertiary marine beds at Oceanside, San Diego County,*

California, with descriptions of two new species of the genera Uriaand Cepphus (Aves: Alcidae). Natural History Museum of Los Angles County Contributions to Science 341, 1–15.

HYRENBACH D. K, VEIT R. R., 2003. *Ocean warming and seabird communities of the southern California current system (1987–98): response at multiple temporal scales.* Deep Sea Res. II 50, 2537–2565.

LUCAS F. A., 1901. *A Flightless auk, Mancalla californiensis, from the Miocene of California.* Proc. US Nat. Museum 24, 113–134.

MARTIN J. W. R., WALKER C. A., BONSER R., DYKE G. J., 2001. *A new species of large auk from the Pliocene of Belgium.* Oryctos 3, 53–60.

MAYR G., 2004. *Old world fossil record of modern-type hummingbirds.* Science 304, 861–864.

MAYR G., 2005. *The Paleogene fossil record of birds in Europe*. Biol. Rev. 80, 515–542.

MAYR G., 2009. *Paleogene Fossil Birds.* Springer-Verlag, Heidelberg.

MIELCZAREK P., KUZIEMKO M., 2013. *Kompletna lista ptaków świata*. Wersja: 2013-06-30 http://www.eko.uj.edu.pl/listaptakow/

MILLER A. H., 1931. *An auklet from the Eocene of Oregon.* Univ. California Publ. Bull. Depart. Geological Sci. 20, 23–26.

MILLER L., 1925. *Avian remains from the Miocene of Lompoc, California.* Carnegie Institution of Washington 349, 107–117.

MILLER L., 1937. *An extinct puffin from the Pliocene of San Diego, California.* Transactions of the San Diego Society of Natural History 8, 375–378.

MILLER L., BOWMAN R. I., 1958. *Further bird remains from the San Diego Pliocene.*Los Angeles County Museum Contributions in Science 20, 4–15.

MILLER L., HOWARD H., 1949. *The flightless Pliocene bird Mancalla.* Carnegie Institution of Washington Publications, Contributions to Paleontology 584, 203–228.

MLIKOVSKY J., 1987. *Eine neue Alkenart (Aves: Alcidae) aus dem Ober-Oligozan Osterreichs.* Annalen des Naturhistorischens Museum Wien 88, 131–147.

MOUM T., JOHANSEN S., ERIKSTAD K. E, PIATT J. F., 1994. *Phylogeny and evolution of the auks (subfamily Alcinae) based on mitochondrial DNA sequences.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91, 7912–7916.

OLSON S. L., 1977. *A great auk, Pinguinus, from the Pliocene of North Carolina (Aves: Alcidae).* Proc. Biol. Soc. Washington 90, 690–697.

OLSON S. L., 1981. *A third species of Mancallafrom the Late Pliocene San Diego Formation of California (Aves: Alcidae).* J. Vertebrate Paleontol. 1, 97–99.

OLSON S. L., PARRIS D. C., 1987. *The Cretaceous birds of New Jersey.* Smithsonian Contrib. Paleobiol. 63, 1–22.

PEREIRA S. L., BAKERA. J., 2008. *DNA evidence for a Paleocene origin of the Alcidae (Aves: Charadriiformes) in the Pacific and multiple dispersals across northern oceans.* Mol. Phylogenet. Evol.46, 430–445.

PRINCE P. A., HARRIS M. P., 1988. *Food and feeding ecology of breeding Atlantic alcids and penguins.* [W:] *Proceedings of the 19th International Ornithological Congress*. University of Ottawa Press, Ottawa, Canada, 1195–1204.

SMITH N. A., 2011a. *Systematics and evolution of extinct and extant Pan-Alcidae (Aves, Charadriiformes): combined phylogenetic analyses, divergence estimation, and paleoclimatic interactions.* Praca doktorska, University of Texas, Austin.

SMITH N., 2011b. *Taxonomic revision and phylogenetic analysis of the flightless Mancallinae (Aves, Pan-Alcidae).* Zookeys 91, 1–116.

SMITH N. A., 2013a. *A new species of auk (Charadriiformes, Pan- Alcidae) from the Miocene of Mexico.* Condor 115, 77–83.

SMITH N. A., 2013b. *The fossil record and phylogeny of the auklets (Pan-Alcidae, Aethiini).* J. Systemat. Palaeontol. (w druku).

SMITH N. A., CLARKE J. A., 2011. *An alphataxonomic revision of extinct and extant razorbills (Aves, Alcidae): a combined morphometric and phylogenetic approach.* Ornithol. Monogr. 72, 1–61.

SMITH N. A., MAYR G., 2013. *Earliest northeastern Atlantic Ocean basin record of an auk (Charadriiformes, Pan-Alcidae): fossils remains from the Miocene of Germany*. J. Ornithol. 154, 775–782.

SMITH N. A., OLSON S. L., CLARKE J. A., 2007. *First Atlantic record of the puffin Cerorhinca (Aves, Alcidae) from the Pliocene of North Carolina.* J. Vertebrate Paleontol. 27, 1039–1042.

WATANUKI Y., BURGER A. E., 1999. *Body mass and dive duration in alcids and penguins*. Canadian. J. Zool. 77, 1838–1842.

WIJNKER E., OLSON S. L., 2009. *A revision of the fossil genus Miocepphusand other Miocene Alcidae (Aves: Charadriiformes) of the western north Atlantic Ocean*. J. Systemat. Paleontol. 7, 471–487.

YOU Y., HUBER M., MÜLLER D., POULSON C. J., RIBBE J., 2009. *Simulation of the Middle Miocene climate optimum.* Geophys. Res. Lett. 36, LO 04702.

ŽYDELIS R., SMALL C., FRENCH G., 2013. *The incidental catch of seabirds in gillnet fisheries: A global review*. Biol. Conserv. 162, 76–88.