

KATARZYNA WOJCZULANIS-JAKUBAS, DARIUSZ JAKUBAS, LECH STEMPNIWICZ

*Katedra Ekologii i Zoologii Kregowców
Uniwersytet Gdański
Wita Stwosza 59, 80-330 Gdańsk
E-mail: biokwj@univ.gda.pl*

ALCZYK – SZTANDAROWY GATUNEK ARKTYKI*

WSTĘP



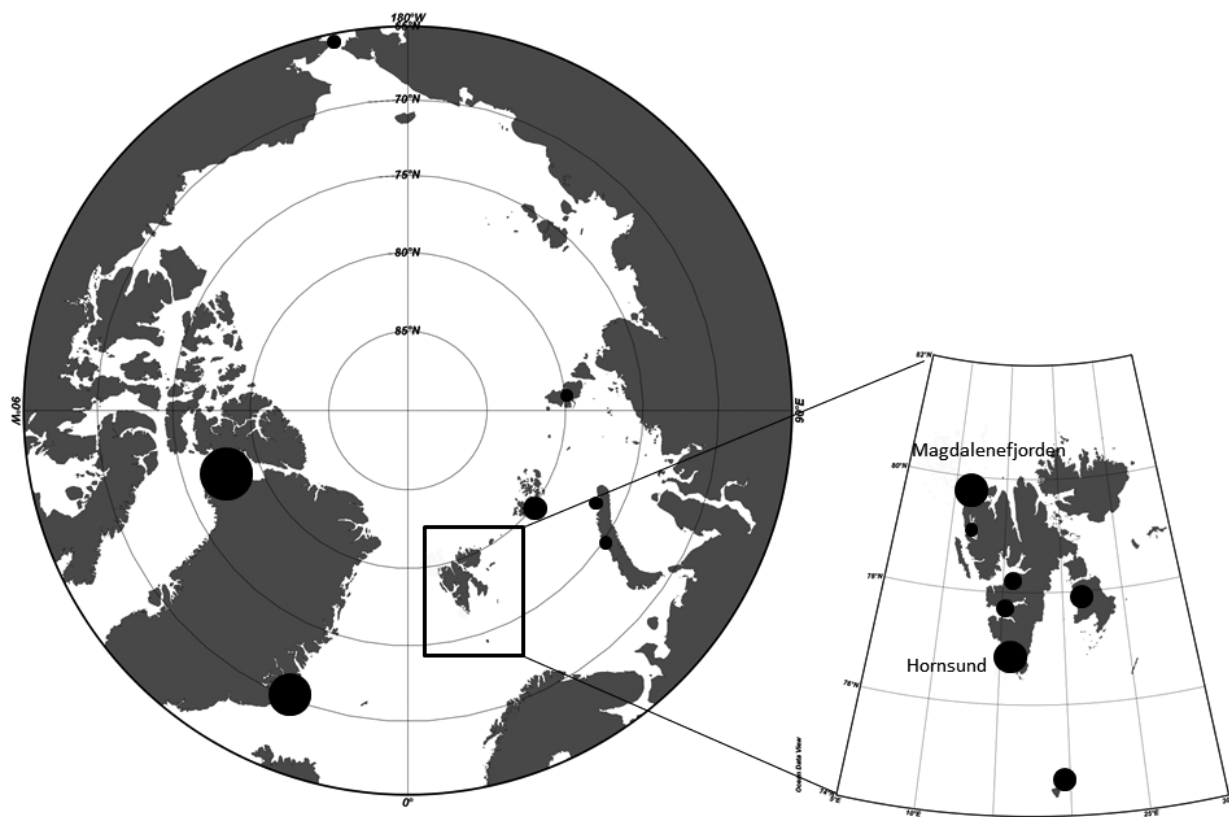
Ryc. 1. Dorosły alczyk *Alle alle* karmiący ok. 4-tygodniowe pisklę (fot. Cornelius Nelo).

Geograficzna i klimatyczna specyfika Arktyki sprawia, że liczba gatunków ptaków zamieszkujących ten rejon jest niewielka. Uznaje się, że około 240 gatunków (ok. 3% światowej awifauny) regularnie gniazduje na obszarze Arktyki (CALLAGHAN i współaut. 2004). Ponieważ jednak większość arktycznych ptaków występuje w dużych zagęszczeniach, a wiele z nich tworzy liczące wiele tysięcy osobników kolonie lęgowe, to ich biomasa jest ogromna. Wszystko to sprawia, że ptaki stanowią ważny element ekosystemu Arktyki. Niektóre gatunki wydają się wręcz kluczowe dla jego funkcjonowania.

Jednym z bardziej charakterystycznych dla Arktyki gatunków ptaków jest alczyk (dawniej zwany traczykiem lodowym, *Alle alle*) (Ryc. 1), niewielki (150–180 g), kolonijny ptak morski z rodziny alek (Alcidae), występujący wyłącznie w rejonie Arktyki Wysokiej (Ryc. 2). Bardzo liczna populacja tego gatunku, szacowana na 37 mln par lęgowych (WOJCZULANIS-JAKUBAS i współaut. 2011), czyni go nie tylko „ikoną” Arktyki, ale też jednym z najliczniejszych ptaków morskich na świecie. Mimo to, alczyk pozostaje na ogół mniej znany niż pingwiny, będące symbolem Antarktyki.

Przy tak licznej populacji i dwuśrodowiskowym trybie życia, alczyk uważany jest za gatunek kluczowy dla funkcjonowania ekosystemu Arktyki zarówno w jego morskiej, jak i lądowej części. Alczyk stanowi ważne ogniwo w arktycznej sieci troficznej będąc najważniejszym ptasim zooplanktonozercą w atlantyckiej części Arktyki. Uważa się, że zajmowane przez alczyka miejsce w sieci troficznej było wcześniej dzielone z walem grenlandzkim (*Balaena mysticetus*), który w okresie przed rozpoczęciem intensywnych połowów w XVII w. (gdy był bardziej liczny) był też jedynym poważnym konkurentem pokarmowym alczyka. Niewykluczone, że aktualna wielkość populacji alczyka jest właśnie efektem przetrzebień

*Zamieszczone wyniki powstały w oparciu o realizację grantów badawczych finansowanych przez źródła podane w cytowanych publikacjach oraz grantu KBN 8173/P01/2011/40.



Ryc. 2. Rozmieszczenie kolonii alczyka (czarne koła) w Arktyce.

Mapa przygotowana w oparciu o program Data Ocean View (dane o relatywnej wielkości kolonii wg STEMPNIEWICZA 2001).

populacji wala grenlandzkiego (WĘSŁAWSKI i współaut. 2000). Szacuje się, że roczna konsumpcja zooplanktonu przez alczyka sięga 12% dostępnej biomasy zooplanktonu (WĘSŁAWSKI i współaut. 1999). Jest to bez wątpienia odsetek znaczący, zwłaszcza, gdy brać pod uwagę, że tylko połowa rocznej produkcji zooplanktonu przechodzi do poziomu pelagicznych konsumentów: ryb, ptaków i ssaków (Petersen i Curtis 1980 za WĘSŁAWSKI i współaut. 1999). W lądowej części ekosystemu Arktyki alczyk, z powodu transferu ogromnej ilości materii organicznej z morza do kolonii lęgowych, jest istotnym dostawcą związków biogenych na ląd (STEMPNIEWICZ 1992).

Mimo olbrzymiej wielkości populacji i wyspowego rozmieszczenia kolonii lęgowych (Ryc. 2), analizy mikrosatelitarne i mitochondrialnego DNA alczyków z 9 różnych kolonii w całym zasięgu jego występowania nie ujawniły znaczącego zróżnicowania

genetycznego (Wojczulanis-Jakubas i współaut., dane niepublikowane). Nawet różniące się morfologicznie dwa podgatunki alczyka, większy, *Alle alle polaris* gniazdujący w rosyjskiej części Arktyki, i mniejszy, nominatywny, gniazdujący na pozostałym obszarze, nie są rozróżnialne na poziomie badanych loci (Wojczulanis-Jakubas i współaut., dane niepublikowane). Wszystko to może wskazywać na dużą migrację osobników, a tym samym swobodny przepływ genów między koloniami. To z kolei może mieć ogromne znaczenie przy prognozowaniu zmian demograficznych w populacji alczyka związanych z ewentualnym negatywnym wpływem zmian klimatycznych (patrz niżej) i/lub z rosnącą antropopresją w Arktyce. Przy tak dużej migracji osobników między koloniami ewentualne zmiany w liczebności lokalnej populacji mogą pozostawać długo niezauważone.

ALCZYK, A ZMIANY KLIMATU

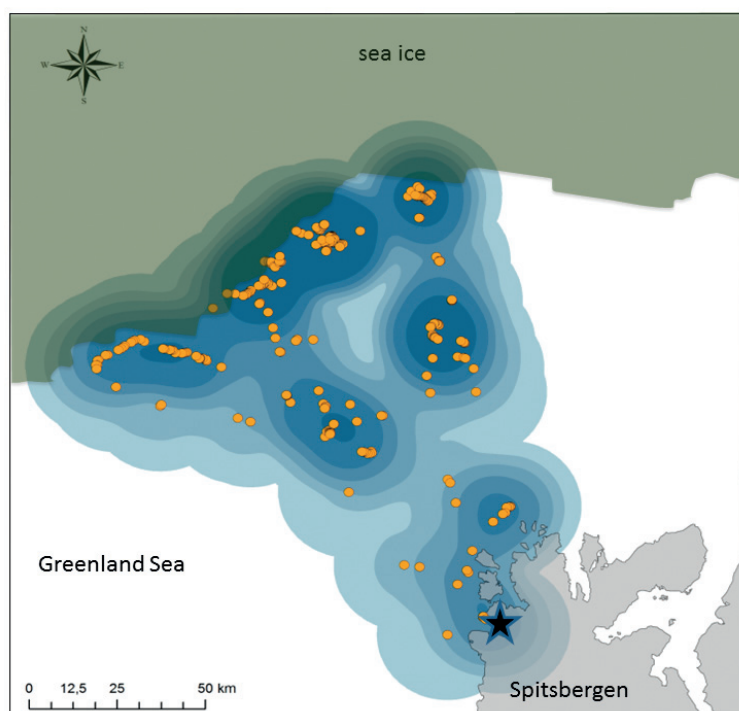
Specyfika anatomiczno-fizjologicznej konstrukcji alczyka predysponuje go do bycia modelowym gatunkiem zmian klimatycznych zachodzących w Arktyce. Jego krótkie skrzydła, znakomicie sprawdzające się podczas nurkowania, istotnie podnoszą koszty lotu, zwłaszcza na większe odległości. Takie obciążenie energetyczne w połączeniu z niewielkimi rozmiarami ciała ptaka i niską temperaturą otoczenia wymusza wysokie tempo metabolizmu, uważane za najwyższe wśród ptaków morskich (GABRIELSEN i współaut. 1991). W związku z wysokim zapotrzebowaniem energetycznym alczyk preferuje, jako pokarm, bogaty w energię zooplankton związany z zimnymi, arktycznymi masami wodnymi. Na zachodnim wybrzeżu Spitsbergenu jest to widłonóg *Calanus glacialis*, większy i bogatszy w energię w porównaniu z *Calanus finmarchicus* związanym z cieplejszymi atlantyckimi masami wodnymi (STEMPNIEWICZ 2001). Obserwowane obecnie zmiany warunków oceanograficznych i klimatycznych, obejmujące m.in. większy napływ i udział ciepłych wód atlantyckich w rejonie zachodnich wybrzeży Spitsbergenu, mogą zmuszać alczyki do odżywiania się suboptymalnym pokarmem związanym z tym typem wód lub wymuszać zwiększanie zasięgów lotów w poszukiwaniu bardziej odpowiednich żerowisk. Skład diety i wysiłek rodzicielski alczyków mogą więc być wskaźnikami zmian w ekosystemach Arktyki.

Prowadzone od ponad dekady badania ekologii lęgowej alczyków (np. KARNOVSKY i współaut. 2003; JAKUBAS i współaut. 2007, 2012; MOE i współaut. 2009; KWASNIEWSKI i współaut. 2010, 2012) pokazują, że ptaki te wyraźnie reagują na zmiany warunków środowiskowych. W jednej z pierwszych prac wykonanych w kolonii lęgowej w Hornsundzie (płd. Spitsbergen) stwierdzono istotne międzysezonowe różnice w mokrej masie i wartości energetycznej porcji pokarmowych dostarczanych pisklętom. W sezonie „ciepłym” (z względnie dużym udziałem ciepłych wód atlantyckich na żerowiskach) porcje pokarmowe piskląt były uboższe ilościowo i kalorycznie niż w sezonie „zimnym” (z przewagą zimnych wód arktycznych). W tym samym czasie zaobserwowano jednak, że ptaki rodzicielskie wykonywały istotnie więcej karmień w sezonie lęgowym o gorszych warunkach troficznych (JAKUBAS i współaut. 2007). Bar-

dzo podobne wyniki otrzymano porównując analogiczne parametry rozrodu z dwóch kolonii lęgowych, jednej w Hornsundzie, drugiej w Magdalenefjorden (płn. Spitsbergenu), istotnie różniących się warunkami troficznymi. W Hornsundzie, gdzie warunki były bardziej sprzyjające ze względu na obecność zimnego prądu Sorkapskiego, dorosłe alczyki dostarczały pisklętom porcje pokarmowe o większej liczbie ofiar oraz o większej biomacie i większej wartości energetycznej w porównaniu z kolonią w Magdalenefjorden, gdzie zimne, arktyczne masy wodne znajdowały się dopiero przy granicy lodu (ponad 100 km od kolonii). Ptaki z Magdalenefjorden wydawały się rekompensować gorszą jakość pokarmu większą liczbą dostarczanych porcji (KWAŚNIEWSKI i współaut. 2010).

Suboptymalne warunki troficzne mogą być częściowo rekompensowane przez wykonywanie dłuższych lotów żerowiskowych w rejon granicy lodu morskiego, obfitujący w bogate w energię planktoniczne skorupiaczki związane z lodem (np. widłonogi z gatunków *Apherusa glacialis*, *Themisto libellula*). Wykorzystując miniaturowe nadajniki GPS oraz czujniki temperatury instalowane na ptakach, JAKUBAS i współaut. (2013) po raz pierwszy wykazali, że alczyki z tej kolonii korzystają z żerowisk na granicy lodu morskiego odległych o ponad 100 km od kolonii (Ryc. 3). Jednak długie loty żerowiskowe zdarzają się u alczyka dość rzadko. W okresie opieki nad pisklętami gatunek ten stosuje strategię bimodalnych lotów żerowiskowych, tj. ptaki wykonują serię 2–3 tzw. „krótkich” lotów, na przemian z lotem „długim”. „Krótkie” loty trwają do kilku godzin i są nastawione na zdobywanie pokarmu dla pisklęcia na bliższych żerowiskach. Loty „długie” trwają znacznie dłużej. Mogą się odbywać na bardziej odległe żerowiska i trwać do kilkunastu godzin. Uważa się, że podczas „długich” lotów ptaki rodzicielskie żerują również na własne potrzeby (STEEN i współaut. 2007; WOJCZULANIS-JAKUBAS i współaut. 2010; JAKUBAS i współaut. 2012; WELCKER i współaut. 2009, 2012). Zatem, odległe żerowiska nie mogą być pierwszym i głównym miejscem zbierania pokarmu przez alczyki.

Zwiększona liczba karmień wykonywanych przez alczyki w gorszym pod względem warunków troficznych sezonie i/lub miejscu wyraźnie sugeruje, że ptaki dosto-



Ryc. 3. Prawdopodobieństwo wystąpienia żerujących alczyków (*ang. Kernel density*; szare kręgi) gniazdujących w kolonii Magdalenefjorden (zaznaczona gwiazdką). Jasne punkty oznaczają pozycje stacjonarne (ptaki prawdopodobnie żerujące) osobników wyposażonych w nadajniki GPS.

sowują swoje wysiłki rodzicielskie do aktualnych potrzeb i warunków środowiska. Nie stwierdzono do tej pory, aby gorsze warunki na żerowisku, w danym miejscu czy sezonie, miały znaczący wpływ na parametry rozrodu alczyka mierzone np. sukcesem reprodukcyjnym lub tempem wzrostu piskląt (JAKUBAS i współaut. 2011, GRÉMILLET i współaut. 2012).

Alczyki, jako ptaki długowieczne (z własnych obserwacji wynika, że żyją przynajmniej 14 lat) i przystępujące do rozrodu co roku, nie powinny nadwyreżać swojej kondycji w danym sezonie. Zatem, zwiększone wysiłki rodzicielskie, w sytuacjach jak opisane wyżej, powinny odbywać się w granicach tolerancji wysiłkowej alczyka. Istotnie, u alczyków gniazdujących we wspomnianych koloniach w Hornsundzie i Magdalenefjorden nie stwierdzono, jak dotąd, różnic w kondycji ciała mierzonej za pomocą masy ciała i poziomu stresu mierzonego stosunkiem heterofili do limfocytów. Wyniki te sugerują, że alczyki gniazdujące i żerujące na zachodnim wybrzeżu Spitsbergenu nie osiągnęły jeszcze poziomu krytycznego, wymuszającego priorytet własnych potrzeb energetycznych ponad potrzeby wychowywanych piskląt. Z drugiej strony, HARDING i współaut. (2011) stwierdzili, że ptaki dorosłe, gniazdujące w mniej korzystnych miejscach, mają z roku na rok istotnie mniejszą przeżywalność. To z kolei sugeru-

je, że zwiększone nakłady rodzicielskie, nawet jeśli nie mają bezpośrednio wpływu na kondycję ptaków w danym sezonie, mogą w dłuższej perspektywie przekładać się negatywnie na ich ogólnozyciową wydajność reprodukcyjną.

Mniej korzystne warunki troficzne mogą spowodować nie tylko zwiększenie liczby karmień przez ptaki dorosłe, ale mogą też wpływać na strategię opieki nad pisklęciem. Jak wiele ptaków morskich, które żerują na nieprzewidywalnym w czasie i przestrzeni pokarmie, alczyk stosuje obojgarodzicielską strategię opieki nad silnie zredukowanym lęgiem (u alczyka tylko 1 jajo/pisklę). Oboje rodzice po równo dzielą się obowiązkami rodzicielskimi, tj. wysiadywaniem jaja oraz ogrzewaniem i karmieniem pisklęcia (HARDING i współaut. 2004; WOJCZULANIS-JAKUBAS 2007; WOJCZULANIS-JAKUBAS i współaut. 2009, 2012). Charakterystyczną cechą całego plemienia *Alcini*, którego alczyk jest jednym z czterech przedstawicieli, jest to, że pod koniec okresu lęgowego samica opuszcza kolonię lęgową pozostawiając tam samca, który kontynuuje opiekę nad lęgiem, a następnie odprowadza młode na morze. Na ogół, wcześniejsze opuszczanie lęgu przez samicę ma miejsce w ostatnim z czterech tygodni okresu pisklęcego (STEMPNIEWICZ 2001, HARDING i współaut. 2004). Jednak w kolo-

nii w Magdalenefjorden samice wydają się pozostawać z lęgiem znacznie dłużej. Niektóre samice kontynuują opiekę rodzicielską do momentu opuszczenia kolonii lęgowej przez młode. Wydaje się, że zmiana strategii samicy alczyka może być swojego rodzaju odpowiedzią na mniej korzystne warunki troficzne w tym miejscu (WOJCZULANIS-JAKUBAS i JAKUBAS 2012).

Poza odpowiedzią na zmiany oceanograficzne, alczyk wydaje się również reagować na obserwowane w Arktyce zmiany środowiskowe związane ze wzrostem temperatury powietrza. Na Spitsbergenie, gdzie w okresie 1963-2008 notowano wzrost temperatury powietrza o 0,9°C na dekadę, analiza wieloletniej serii danych dotyczących fenologii rozrodu alczyka wykazała, że ptaki przystępują do rozrodu coraz wcześniej. Różnica pomiędzy datą mediany klucia na początku i na końcu analizowanego okresu wynosiła 4,5 dnia. Im wyższa była temperatura powietrza w kwietniu i w maju, tym wcześniej alczyki przystępowały do rozrodu. Miało to związek z wcześniejszym topnieniem śniegu, a więc wcześniejszym odblokowaniem dostępu do nor gniazdowych alczyków w rumoszu skalnym (MOE i współaut. 2009). Choć przyspieszenie gniazdowania o 4,5 dnia wydaje się niewielkie, to w warunkach krótkiego arktycznego lata może mieć duże znaczenie. Zgod-

nie z przewidywaniami hipotezy dopasowania-niedopasowania (ang. match-mismatch hypothesis), alczyk może być ściśle związany z fenologią dostępności preferowanego przez niego zooplanktonu. Jeśli ptaki, przystępując do rozrodu wcześniej, rozmijają się ze swoim najwyższym zapotrzebowaniem na pokarm (okres opieki nad pisklęciem) z fazą najwyższej obfitości pokarmu, może to skutkować jego obniżonym sukcesem reprodukcyjnym.

Podsumowując, ekologia alczyka, przy specyfice jego biologii lęgowej i wymagań pokarmowych i siedliskowych, stanowi modelowy układ, którego studiowanie pozwala na śledzenie odpowiedzi organizmów na zmiany środowiskowe zachodzące w Arktyce. Wyniki dotychczasowych badań pokazują wyraźną odpowiedź ptaków na zmiany zasięgu zimnych wód arktycznych, na wzrost temperatury powietrza i na czas ustępowania pokrywy śnieżnej. Jak dotąd, zmiany te nie powodują spadku sukcesu reprodukcyjnego ptaków. Jednak prognozowany rozwój procesów oceanograficznych i klimatycznych w Arktyce może sprawić, że ptaki nie będą już w stanie rekompensować gorszej jakości żerowisk. To z kolei może skutkować obniżeniem ich sukcesu reprodukcyjnego. Spełnienie takiego scenariusza, mogłoby mieć poważne konsekwencje dla całego ekosystemu Arktyki.

ALCZYK – SZTANDAROWY GATUNEK ARKTYKI

Streszczenie

Arktyka charakteryzuje się niezwykle prostą siecią troficzną, w których nieliczne gatunki roślin i zwierząt odgrywają kluczową rolę w funkcjonowaniu całego ekosystemu. Jednym z takich gatunków jest alczyk (*Alle alle*) – niewielki ptak gniazdujący kolonijnie wyłącznie w obszarze wyspowym Arktyki Wysokiej. Alczyk, jako ptak żerujący w wodzie i gniazdujący na lądzie, wynosi corocznie olbrzymie ilości materii organicznej z morza na ubogi w substancje biogenne i sole mineralne ląd. Stanowi to podstawę dla rozwoju ornitokoprowej tundry. Całkowitą liczebność alczyka ocenia się na ponad 37 mln par, jest więc prawdopodobnie najliczniejszym ptakiem morskim na świecie. Nie stwierdza się przy tym wyraźnej odrębności genetycznej poszczególnych kolonii. Występowa-

nie alczyka jest silnie związane z rozmieszczeniem zimnych wód oceanicznych niosących preferowany przez niego wysokoenergetyczny pokarm (zooplankton arktyczny, głównie widłonogi). W sytuacji zachodzących obecnie zmian klimatycznych, przejawiających się coraz większym napływem ciepłych wód oceanicznych w obszar Arktyki, żerowanie alczyka może być utrudnione. Badania pokazują, że rzeczywiście, wysiłek ptaków gniazdujących/żerujących w gorszych warunkach troficznych jest zwiększony, choć jak dotąd gorsze warunki troficzne nie przekładają się negatywnie na sukces reprodukcyjny ptaków. Niemniej, dalsze zmiany środowiska w Arktyce mogą skutkować obniżeniem sukcesu reprodukcyjnego alczyka.

LITTLE AUK – FLAGSHIP SPECIES OF THE ARCTIC

Summary

Arctic is characterized by a simple structure of its trophic web, where a single species of plants and animals play an important role in functioning of the whole ecosystem. One of such keystone species is the little auk (am. *dovekie*, *Alle alle*), a small seabird, colonially breeding exclusively in High Arctic. The little auk, as a typical seabird foraging in the sea and breeding in land, transport an enormous organic matters from the sea to nutritionally poor land ecosystem, what in turn positively affect tundra vegetation. With global population size of ca 37 mln breeding pairs little auk is probably the most numerous seabird of the world. Genetic differentiation of the population is however very weak. Due to

high metabolic rate (the highest of all seabirds), the little auks focus on energy rich zooplankton items associated with cold, Arctic waters. For that reasons, both breeding and wintering distribution is associated with distribution of cold, Arctic waters that are abundant in the preferred food items. In the light of the ongoing changes in the Arctic environment, little auk foraging might be challenged. Indeed, studies show birds response to deteriorating conditions on feeding grounds by increasing their parental efforts. No influence on the breeding success of birds have been observed yet, but the question how the birds can cope with the progressing environmental changes in the Arctic remains open.

LITERATURA

- CALLAGHAN T. V., BJÖRN L. O., CHERNOV Y., CHAPIN T., CHRISTENSEN T. R., HUNTLEY B., IMS R. A., JOHANSSON M., JOLLY D., JONASSON S., MATVEYEVA N., PANIKOV N., OECHEL W., SHAVER G., ELSTER J., HENTTONEN H., LAINE K., TAULAVUORI K., TAULAVUORI E., ZÖCKLER C., 2004. *Biodiversity, distributions and adaptations of arctic species in the context of environmental change*. J. Human Environ. 33, 404–417.
- GABRIELSEN G. W., TAYLOR J. R. E., KONARZEWSKI M., MEHLUM F., 1991. *Field and laboratory metabolism and thermoregulation in dovekies (Allealle)*. Auk 108, 71–78.
- GRÉMILLET D., WELCKER J., KARNOVSKY N. J., WALKUSZ W., HALL M. E., FORT J., BROWN Z. W., SPEAKMAN J. R., HARDING A. M. A., 2012. *Little auks buffer the impact of current Arctic climate change*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 454, 197–206.
- HARDING A. M. A., VAN PELT T. I., LIJELD J. T., MEHLUM F., 2004. *Sex differences in Little Auk Allealle parental care: transition from biparental to paternal-only care*. Ibis 146, 642–651.
- HARDING A. M. A., WELCKER J., STEEN H., HAMER K. C., KITAYSKY A. S., FORT J., TALBOT S. L., CORNICK L. A., KARNOVSKY N. J., GABRIELSEN G. W., GRÉMILLET D., 2011. *Adverse foraging conditions may impact body mass and survival of a high Arctic seabird*. Oecologia 167, 49–59.
- JAKUBAS D., WOJCZULANIS-JAKUBAS K., WALKUSZ W., 2007. *Response of Dovekie to changes in food availability*. Waterbirds 30, 421–428.
- JAKUBAS D., GLUCHOWSKA M., WOJCZULANIS-JAKUBAS K., KARNOVSKY N. J., KESLINKA L., KIDAWA D., WALKUSZ W., BOEHNKE R., CISEK M., KWAŚNIEWSKI S., STEMPNIEWICZ L., 2011. *Foraging effort does not influence body condition and stress level in little auks*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 432, 277–290.
- JAKUBAS D., ILISZKO L., WOJCZULANIS-JAKUBAS K., STEMPNIEWICZ L., 2012. *Foraging by little auks in the distant marginal sea ice zone during the chick-rearing period*. Polar Biol. 35, 73–81.
- JAKUBAS D., TRUDNOWSKA E., WOJCZULANIS-JAKUBAS K., ILISZKO L., KIDAWA D., PARECKI M., BLACHOWIAK-SAMOŁYK K., STEMPNIEWICZ L., 2013. *Foraging closer to the colony leads to faster growth in little auks*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 489, 263–278.
- KARNOVSKY N., KWAŚNIEWSKI S., WESLAWSKI J. M., WALKUSZ W., BESZCZYNSKA-MÖLLER A., 2003. *The foraging behaviour of little auks in a heterogeneous environment*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 253, 289–303.
- KWAŚNIEWSKI S., GLUCHOWSKA M., JAKUBAS D., WOJCZULANIS-JAKUBAS K., WALKUSZ W., KARNOVSKY N., BLACHOWIAK-SAMOŁYK K., CISEK M., STEMPNIEWICZ L., 2010. *The impact of different hydrographic conditions and zooplankton communities on provisioning little auks along the west coast of Spitsbergen*. Prog. Oceanogr. 87, 72–82.
- KWAŚNIEWSKI S., GLUCHOWSKA M., WALKUSZ W., KARNOVSKY N. J., JAKUBAS D., WOJCZULANIS-JAKUBAS K., HARDING A. M. A., GOSZCZKO I., CISEK M., BESZCZYNSKA-MÖLLER A., WALCZOWSKI W., WESLAWSKI J. M., STEMPNIEWICZ L., 2012. *Interannual changes in zooplankton on the West Spitsbergen Shelf in relation to hydrography and their consequences for the diet of planktivorous seabirds*. ICES J. Mar. Sci. 69, 890–901.
- MOE B., STEMPNIEWICZ L., JAKUBAS D., ANGELIER F., CHASTEL O., DINESSEN F., GABRIELSEN G. W., HANSEN F., KARNOVSKY N. J., RØNNING B., WELCKER J., WOJCZULANIS-JAKUBAS K., BECH C., 2009. *Climate change and phenological responses of two seabird species breeding in the high-Arctic*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 393, 235–246.
- STEEN H., VOGEDS D., BROMS F., FALK-PETERSEN S., BERGE J., 2007. *Little auks (Allealle) breeding in a High Arctic fjord system: bimodal foraging strategies as a response to poor food quality?* Polar Res. 26, 118–125.
- STEMPNIEWICZ L., 1992. *Manuring of tundra near a large colony of seabirds on Svalbard. Landscape, life world, and Man in High Arctic*. Institute of Ecology, Polish Academy of Science, Warszawa, 255–269.
- STEMPNIEWICZ L., 2001. *Allealle Little Auk*. BWP Update. J. Birds Western Palearct. 3, 175–201.
- WELCKER J., HARDING A. M. A., KARNOVSKY N. J., STEEN H., STRØM H., GABRIELSEN G. W., 2009. *Flexibility in the bimodal foraging strategy of a high Arctic alcid, the little auk Allealle*. J. Avian Biol. 40, 388–399.
- WELCKER J., BEIERSDORF A., VARPE Ø., STEEN H., 2012. *Mass fluctuations suggest different functions of*

- bimodal foraging trips in a central-place forager*. Behav. Ecol. 23, 1372–1378.
- WĘSŁAWSKI J. M., STEMPNIEWICZ L., MEHLUM F., KWAŚNIEWSKI S., 1999. *Summer food resources of the little auk, Allealle (L.) in the European Arctic sea*. Polar Biol. 21, 129–134.
- WĘSŁAWSKI J. M., HACQUEBORD L., STEMPNIEWICZ L., MALINGA M., 2000. *Greenland whales and walrus in the Svalbard food web before and after exploitation*. Oceanologia 42, 37–56.
- WOJCZULANIS-JAKUBAS K., 2007. *Investycje rodzicielskie samca i samicy monogamicznego gatunku ptaka morskiego (alczyk Alle alle) w warunkach dnia polarnego*. Praca doktorska. Uniwersytet Gdański, Gdańsk.
- WOJCZULANIS-JAKUBAS K., JAKUBAS D., 2012. *When and why does my mother leave me? Big questions of the dovekie chick*. Auk 129, 632–637.
- WOJCZULANIS-JAKUBAS K., JAKUBAS D., STEMPNIEWICZ L., 2009. *Sex-specific parental care by incubating Little Auks (Allealle)*. Ornis Fennica 86, 140–148.
- WOJCZULANIS-JAKUBAS K., JAKUBAS D., KARNOVSKY N. J., WALKUSZ W., 2010. *Foraging strategy of dovekies under divergent conditions on feeding grounds*. Polar Res. 29, 22–29.
- WOJCZULANIS-JAKUBAS K., JAKUBAS D., WELCKER J., HARDING A. M. A., KARNOVSKY N. J., KIDAWA D., STEIN H., STEMPNIEWICZ L., CAMPHUYSEN C. J., 2011. *Body size variation of a high-Arctic seabird: the dovekie (Allealle)*. Polar Biol. 34, 847–854.
- WOJCZULANIS-JAKUBAS K., JAKUBAS D., KIDAWA D., KOŚMICKA A., 2012. *Is the transition from biparental to male-only care in a monogamous seabird related to changes in body mass and stress level?* J. Ornithol. 153, 793–800.