

PIOTR JADWISZCZAK

*Instytut Biologii
Uniwersytet w Białymstoku
Świerkowa 20 B, 15-950 Białystok
E-mail: piotry@uwb.edu.pl*

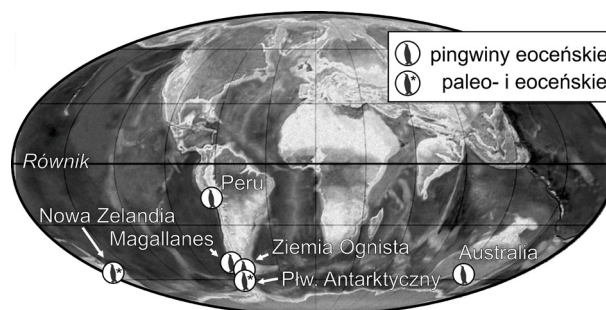
POCZĄTKI EWOLUCJI PINGWINÓW

WSTĘP

Pingwiny (bezlotki, Sphenisciformes), jeden z kilku rzędów ptaków morskich, występują niemal wyłącznie na półkuli południowej. Ich kolonie lęgowe można spotkać od Antarktydy (np. pingwin cesarski, *Aptenodytes forsteri*) po równikowe Wyspy Galapagos (pingwin równikowy, *Spheniscus mendiculus*), przy czym zasięg rozrodczy pingwinów jest determinowany przede wszystkim przez rozmieszczenie zasobnych w pokarm (ryby, skorupiaki, głowonogi), chłodnych prądów oceanicznych. Wspomniana zależność doskonale tłumaczy nieobecność tych ptaków np. na wybrzeżu Brazylii i Madagaskaru, czyli w rejonach pozostających pod wpływem ciepłych wód powierzchniowych. Wszyscy przedstawiciele Sphenisciformes, sześć współczesnych rodzajów i 16–19 gatunków, są pozbawieni zdolności do lotu powietrznego, natomiast ich sposób przemieszczania się w toni wodnej jest często nazywany lotem podwodnym (ang. underwater flight) (JADWISZCZAK 2009).

Monofiletyzm i pochodzenie pingwinów od ptaków latających nie budzi, w świetle wyników licznych niezależnych badań, najmniejszych kontrowersji (JADWISZCZAK 2009). Spośród rzędów ptaków współczesnych najbliższe z pingwinami spokrewnione są rurkonośe (Procellariiformes), do których należą m.in. albatrosy i nawałniki (HACKETT i współaut. 2008). George Gaylord Simpson, jeden z największych przyrodników XX w., m.in. współtwórca syntetycznej teorii ewolucji, pierwszy prezes Society for the Study of Evolution i najznamienitszy badacz historii na-

turalnej pingwinów twierdził, że ich początków najrozsądniej jest poszukiwać w okresie kredy, czyli 145–66 mln lat temu (Ma), na półkuli południowej (SIMPSON 1975). Odkrycia dokonane w ostatnim ćwierćwieczu potwierdzają jego przypuszczenia. Zapis kopalny pingwinów sięga paleocenu Nowej Zelandii, ok. 61,5 Ma (Ryc. 1). Obierając za punkt wyjścia istnienie dużych różnic (m.in. morfologicznych) pomiędzy pingwinami i przedstawicielami spokrewnionych taksonów oraz opierając się na analizie sekwencji nukleotydowych mitochondrialnego DNA form współczesnych i szacowanym wiekiem wspomnianych szczątków, SLACK i współaut. (2006) zasugerowali, że wyodrębnienie się linii rodowej Sphenisciformes miało miejsce w późnej kredzie, nie wcześniej niż 100–90 Ma. Wyniki niezależnych badań sekwencji



Ryc. 1. Lokalizacja stanowisk ze szczątkami pingwinów paleo- i eoceńskich (wg JADWISZCZAK 2009) na tle przypuszczalnego układu kontynentów we wczesnym eocenie.

nukleotydowych jądrowego i mitochondrialnego DNA przeprowadzone przez BAKERA i

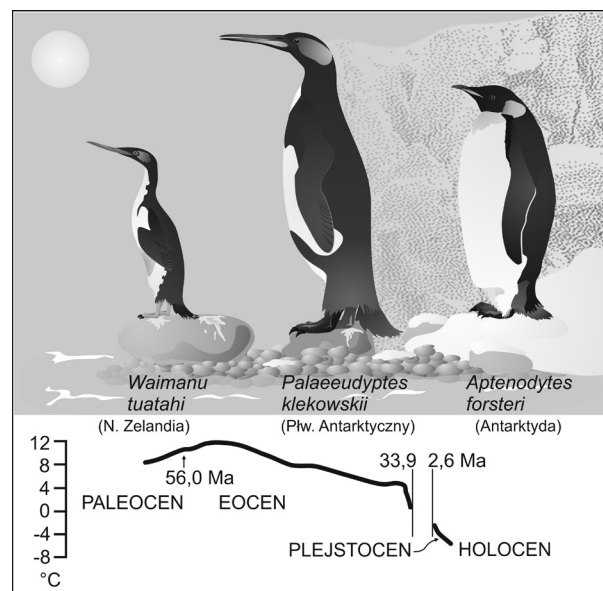
współaut. (2006) wskazały na przełom kredy i paleogenu (77,3–62,4 Ma).

PINGWINY PALEOCENU

Pierwsze doniesienie o odkryciu nowozealandzkiego „protopingwina” pojawiło się ponad 25 lat temu (FORDYCE i współaut. 1986). Obecnie znanych jest kilka niekompletnych szkieletów tych ptaków pochodzących z paleocenu z Wyspy Południowej Nowej Zelandii (Waipara River; Ryc. 1). Na ich podstawie został utworzony nowy rodzaj w rzędzie Sphenisciformes, *Waimanu*, w obrębie którego opisano dwa różniące się wielkością gatunki (SLACK i współaut. 2006). Wiek występowania większego z nich, *W. manneringi*, szacuje się na 62–61 Ma, natomiast *W. tuatahi*, który miał o 17% krótszą kość stępowo-śródstopową, na ok. 58 Ma (Ryc. 2). Te stosunkowo duże pingwiny mierzyły 80–100 cm w pozycji stojącej, nie przewyższały żyjącego obecnie pingwina cesarskiego, natomiast pod względem pokroju ciała trochę przypominały nury (Gaviiformes). Długi i relatywnie wąski dziób *Waimanu* wyraźnie różnił się od swoich odpowiedników u współczesnych pingwinów. Stosunkowo krótkie skrzydła oraz pewne cechy kości szkieletu kończyn dowodzą, że omawiane ptaki nie posiadały już zdolności do lotu powietrznego, zaś pokarm zdobywały nurkując, tak jak czynią to dzisiejsze bezlotki. Nury i kormorany wykorzystują odmienną technikę nurkowania - źródłem napędu nie są w ich przypadku ruchy skrzydeł, ale kończyn tylnych. Budowa miednicy i kończyn tylnych umożliwiała *Waimanu* przybieranie w pozycji stojącej postawy dosyć wyprostowanej (SLACK i współaut. 2006). Analiza kości ramiennej wykazała, że *W. tuatahi* (najprawdopodobniej także *W. manneringi*) nie posiadał ramiennego spłotu naczyniowego – swoistego wymiennika ciepła działającego na zasadzie przeciwprądów, ograniczającego jego utratę poprzez skrzydła, a tym samym umożliwiającego dłuższe żerowanie w zimnych wodach morskich (THOMAS i współaut. 2011).

Najstarszym przedstawicielem pingwinów antarktycznych, a także pierwszym spośród znanych Sphenisciformes z półkuli zachodniej, jest późnopaleoceńska (ok. 59–56 Ma) *Crossvallia unienwillia* z formacji Cross Valley położonej na Wyspie Seymour (Półwysep Antarktyczny; Ryc. 1) (TAMBUSSI i współaut. 2005). Bardzo fragmentaryczny zapis kopal-

ny tego gatunku, na który składa się prawie kompletna kość ramienna i udowa (obie mają mocno uszkodzone powierzchnie), bardzo niekompletna kość piszczelowo-stępowa i ok. 20 drobnych szczątków kostnych, w znacznym stopniu ogranicza zakres analiz porównawczych i filogenetycznych. Tym niemniej, intensywne badania dostępnego materiału, przeprowadzone w 2012 r. przez autora we współpracy z paleontologami argentyńskimi, zaowocowały ciekawymi odkryciami (praca w przygotowaniu). Między innymi okazało się, że pierwotna rekonstrukcja kości ramiennej nie była w pełni poprawna i *Crossvallia* była wyraźnie wyższa od pingwina cesarskiego i *Waimanu* (Ryc. 2), w związku z czym zasługuje na miano najstarszego spośród gigantycznych pingwinów (ang. giant penguins). Jest to nieformalne określenie często używane w stosunku do wymarłych Sphenisciformes, które pod względem szacowanych rozmiarów ciała ewidentnie prze-



Ryc. 2. Rekonstrukcja dwóch przedstawicieli pingwinów paleogeńskich oraz sylwetka współczesnego (holoceńskiego) pingwina cesarskiego w tej samej skali.

Krzywa zmian temperatury powierzchniowych wód morskich dla wysokich szerokości geograficznych wg ZACHOSA i współaut. (2001).

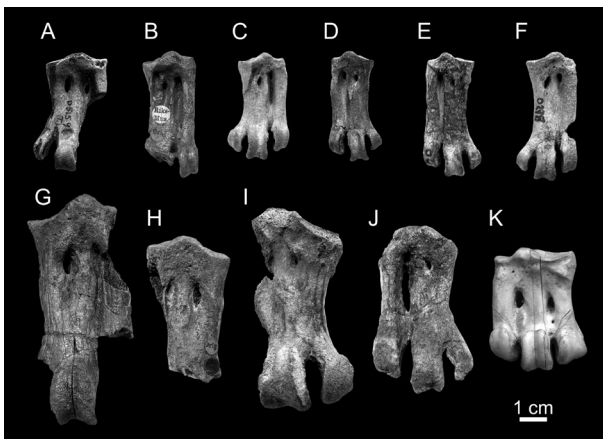
wyższymi największe pingwiny współczesne (JADWISZCZAK i CHAPMAN 2011). Wyniki analiz kości udowej *C. unienwillia* wskazują na nietypową morfologię końca bliższego, szczególnie dotyczy to przyśrodkowego położenia

miejsca przyczepu więzadła głowy tej kości, współtworzącej staw biodrowy. Stan zachowania powierzchni kości ramiennej uniemożliwia stwierdzenie posiadania wspomnianego wcześniej splotu ramiennego.

PINGWINY EOCENU

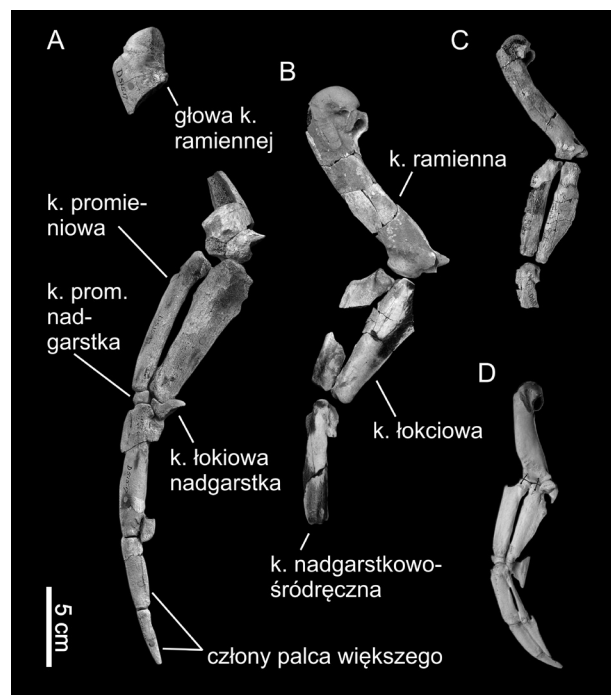
Dużo większe znaczenie dla badań dotyczących ewolucji wczesnych pingwinów ma eoceńska (56,0-33,9 Ma) formacja La Meseta, której utwory odsłaniają się w północno-wschodniej części Wyspy Seymour położonej w rejonie Półwyspu Antarktycznego (JADWISZCZAK 2009). Tysiące skamieniałych szczątków pingwinów, głównie izolowanych kości, należało do przynajmniej dziesięciu gatunków z sześciu rodzajów (JADWISZCZAK 2006a). Dokładna liczba taksonów i ich wzajemne relacje filogenetyczne są obecnie przedmiotem ożywionej dyskusji (np. JADWISZCZAK i MÖRS 2011, JADWISZCZAK 2013). Najstarsze, nieprzyznane do żadnego gatunku, kości zostały znalezione w dolnych, datowanych na wczesny eocen, warstwach formacji La Meseta (JADWISZCZAK 2006b). Z tego okresu pochodzą też pierwsze pingwiny o średnich rozmiarach ciała, porównywalne pod względem wielkości z większością rodzajów współczesnych, najstarsze eoceńskie pingwiny antark-

tyczne oznaczone do gatunku *Palaeudyptes gunnari* oraz najwcześniejszy zapis kopalny rodzaju *Anthropornis* – największych ptaków morskich w historii Antarktyki (MYRCHA i współaut. 2002, JADWISZCZAK i CHAPMAN 2011, JADWISZCZAK 2013). Cztery gatunki najmniejszych pingwinów z Wyspy Seymour, *Delphinornis arctowskii*, *D. gracilis*, *Marambiornis exilis* i *Mesetaornis polaris*, znane są wyłącznie z najmłodszej, późnoeoceńskiej części formacji (MYRCHA i współaut. 2002, JADWISZCZAK 2006a, JADWISZCZAK i MÖRS 2011). Późny eocen był okresem największego zróżnicowania taksonomicznego (Ryc. 3) oraz znaczącego wzrostu liczebności populacji



Ryc. 3. Kości stopowo-śródstopowe pingwinów z eoceńskiej formacji La Meseta (holotypy) i współczesnego pingwina cesarskiego.

A. *Archaeospheniscus wimani* B. *Delphinornis larsei* C. *D. arctowskii* D. *D. gracilis* E. *Marambiornis exilis* F. *Mesetaornis polaris* G. *Anthropornis nordenskjöldi* H. *A. grandis* I. *Palaeudyptes klekowskii* J. *P. gunnari* K. *Aptenodytes forsteri* (współczesny pingwin cesarski).



Ryc. 4. Szkielet skrzydła trzech gatunków eoceńskich z formacji La Meseta (Wyspa Seymour, Półwysep Antarktyczny) i współczesnego pingwina złotocubego (*Eudyptes chrysolophus*).

A. *Anthropornis* sp. B. *Palaeudyptes gunnari* C. *Delphinornis* sp. D. *E. chrysolophus*. A-B wg JADWISZCZAK 2012, C-D wg JADWISZCZAK 2010b.

pingwinów Antarktyki. Zjawisko to uważa się za rezultat wyraźnego ochłodzenia (Ryc. 2) i przebudowy sieci troficznej (JADWISZCZAK 2010a). HAIDR i ACOSTA HOSPITALECHE (2012) opisały, na podstawie analiz dostępnych fragmentów szkieletu dziobów i mózgowców pingwinów z formacji La Meseta, wzrost różnorodności taksonomicznej i specjalizacji troficznej najprawdopodobniej napędzany przez sukcesywny wzrost zróżnicowania ekologicznego.

Dzięki nowym znaleziskom oraz reinterpretacji starszego materiału kopalnego, w ciągu trzech ostatnich lat opublikowano kilka rekonstrukcji szkieletów kończyn (głównie skrzydeł) pingwinów różniących się rozmiarami ciała i należących do odmiennych rodzajów (Ryc. 4) (JADWISZCZAK 2010b, 2012). Analiza tych szkieletów doprowadziła do ciekawych odkryć dotyczących m.in. prawdopodobnych różnic w morfologii funkcjonalnej kończyn dotyczących zakresu ruchomości stawu nadgarstkowego (JADWISZCZAK 2012). THOMAS i współaut. (2011) stwierdzili obecność ramiennego splotu naczyniowego u większości opisanych gatunków z formacji La Meseta, co oznacza, że ta ważna adaptacja pojawiła się u pingwinów przynajmniej 49 mln lat temu, we wczesnym eocenie, okresie charakteryzującym się ciepłym klimatem. Cytowani badacze sądzą, że w związku z powyższym, ewolucja tej cechy najwyraźniej nie była związana z globalnym ochłodzeniem klimatu i ekspansją lodowców antarktycznych, chociaż ostatecznie umożliwiła pingwinom zasiedlenie zimniejszych regionów. Przypuszczalnie reprezentuje ona adaptację do eksploracji pokarmowej wód podpowierzchniowych w umiarkowanych szerokościach geograficznych.

Skamieniałości pingwinów eoceńskich znaleziono także w niższych szerokościach geograficznych (JADWISZCZAK 2009). W Ameryce Południowej ptaki te znane są z argentyńskiej części Ziemi Ognistej (wiek dwóch bardziej północnych gatunków patagońskich jest niepewny), chilijskiego regionu Magallanes i Peru (Ryc. 1). *Perudyptes devriesi* z formacji Paracas (środkowy-późny eocen Peru) był przypuszczalnie wielkości współczesnego pingwina królewskiego (*Aptenodytes patagonicus*), natomiast *Icadyptes salasi* z formacji Otuma (późny eocen Peru) znacznie górowałby wzrostem nad pingwinem cesarskim (Ryc. 2). Przedstawiciele obu wspomnianych wymarłych gatunków odznaczali się wyraźnie wydłużonym dziobem (CLARKE i współ-

aut. 2007). Na szczególną uwagę zasługuje inny późnoeoceński długodzioby bezłotek, półtorametrowy *Inkayacu paracasensis*, którego szczątki znalezione w Reserva Nacional de Paracas (Peru) zawierają fragmenty upierzenia z zachowanymi melanosomami, czyli organellami zawierającymi barwnik (CLARKE i współaut. 2010). Wyniki analizy morfologicznej i filogenetycznej wskazują, że był on blisko spokrewniony m.in. z antarktycznymi *Palaeudyptes*, znanymi od wczesnego eocenu (np. JADWISZCZAK 2011). Ogniwem pośrednim dokumentującym ekspansję tych wielkich pingwinów antarktycznych, a prawdopodobnie także ich mniejszych krewniaków, wzdłuż zachodniego wybrzeża Ameryki Południowej stanowią szczątki z formacji Leticia (środkowy eocen południowej Argentyny) (CLARKE i współaut. 2003) oraz skamieniałości z formacji Río Turbio (środkowy i późny eocen Chile) (SALLABERRY i współaut. 2010) (Ryc. 1).

Paleogeńskie pingwiny Australii są reprezentowane przez sześć okazów z późnego eocenu południa tego kontynentu, z okolic Adelajdy (Ryc. 1). Prawdopodobnie najbardziej znany jest niekompletny szkielet, pod względem morfologii i rozmiarów przypominający największe Sphenisciformes Antarktyki (eoceński rodzaj *Anthropornis*), pierwotnie opisany jako holotyp *Pachydyptes simpsoni*. Niektóre pozostałe kości przypisywano pingwinom z rodzaju *Palaeudyptes* (JADWISZCZAK 2009, PARK i FITZGERALD 2012). Najstarszym eoceńskim pingwinem z Nowej Zelandii (Ryc. 1) jest, datowana na początek tej epoki (formacja Kauru, Wyspa Południowa) i reprezentowana przez pojedynczą, bardzo charakterystyczną, kość ramienną, *Kaika maxwelli*. Pod względem długości ciała ptak ten przypominał pingwina cesarskiego (Ryc. 2) (FORDYCE i THOMAS 2011). Dwa pozostałe znane gatunki eoceńskich pingwinów nowozelandzkich, *Pachydyptes ponderosus* i *Palaeudyptes marplei*, również pochodzą z Wyspy Południowej, ale ich szczątki, datowane na koniec epoki, należały do ptaków znacznie większych od bezłotków współczesnych (JADWISZCZAK 2009). Listę gatunków z tego okresu można warunkowo uzupełnić o najwcześniej opisanego (1859 r.) i najbardziej znanego kopalnego przedstawiciela wymarłych pingwinów – *Palaeudyptes antarcticus* (JADWISZCZAK 2009). Nie można wykluczyć, że jego holotyp pochodzi z osadów późnoeoceńskich, chociaż wiek wczesnoeoceński jest bardziej prawdopodobny (KSEPKA i współaut. 2012).

UWAGI KOŃCOWE

Na pograniczu eocenu i oligocenu (ok. 33,9 Ma), ekspansja kontynentalnej pokrywy lodowej znacząco wpłynęła na dostępność miejsc umożliwiających zakładanie kolonii lęgowych przez wczesne pingwiny z Półwyspu Antarktycznego. Zapis kopalny wyraźnie wskazuje na nieco wcześniejszą silną redukcję liczebności populacji tych ptaków w najpóźniejszym eocenie (np. MYRCHA i współaut. 2002). Niektóre gatunki mogły przystosować się do rozrodu w nowych warunkach środowiskowych, w skrajnym przypadku w sposób podobny do współczesnych pingwinów cesarskich, ale ewentualne świadectwa tego procesu dopiero czekają na swoje odkrycie. Stosunkowo bogaty zespół pingwinów oligoceńskich pochodzi z Nowej Zelandii. Na podkreślenie zasługuje fakt częstego kwestionowania pokrewieństwa, uzasadniającego przypisanie do tego samego rodzaju, antarktycznych (eocieńskich) i nowozelandzkich (eocieńskich i oligoceńskich) gatunków tradycyjnie umieszczanych w rodzajach *Palaeudyptes* i *Archaeospheniscus* (Ryc. 2–4) (JADWISZCZAK 2009, 2013). Zapis kopalny oligoceńskich pin-

gwinów z Australii jest bardzo ubogi, z Ameryki Południowej – niepewny (JADWISZCZAK 2009). Pierwsi przedstawiciele grupy koronnej pingwinów (ang. crown group penguins), obejmującej m.in. rodzaje współczesne, pojawili się na przełomie środkowego i późnego miocenu Peru, ok. 13 Ma (JADWISZCZAK 2009). Jedyne szczątki pingwinów antarktycznych z tej epoki, odkryte w 2008 r. w Górach Księcia Karola (Antarktyda Wschodnia) przez rosyjsko-polską wyprawę badawczą, datowane są na ok. 10,2 Ma, czyli na późny miocen (JADWISZCZAK i współaut. 2013). Obecnie pingwiny są nie tylko prawdziwymi popkulturowymi ikonami Antarktyki, ale stanowiąc lwią część ptasiej biomasy Oceanu Południowego, mają istotne znaczenie dla funkcjonowania ekosystemu tego regionu.

 PODZIĘKOWANIA

Piotrowi Rode (Instytut Biologii Uniwersytetu w Białymstoku) przekazuję słowa uznania za wykonanie sylwetek pingwinów wykorzystanych w Ryc. 2.

POCZĄTKI EWOLUCJI PINGWINÓW

Streszczenie

Pingwiny (Sphenisciformes) są skrajnie wyspecjalizowanymi ptakami morskimi półkuli południowej. Zapis kopalny tego rzędu obejmuje prawie cały kenozoik. Najstarsi przedstawiciele Sphenisciformes pochodzą z paleocenu Nowej Zelandii (*Waimanu manneringi* i *W. tuatahi*) oraz Półwyspu Antarktycznego (*Crossvallia unienwillia*). Te archaiczne pingwiny były dużymi nielotnymi ptakami, różniącymi się pokrojem ciała od swoich współczesnych odpowiedników. Pewne przesłanki wskazują także na brak niektórych, typowych dla obecnych pingwinów, adaptacji w zakresie morfologii funkcjonalnej aparatu ruchowego i fizjologii. Następną epokę, eocen, cechowało istnienie niezwyklej różnorodności morfologicznej, taksonomicznej i ekologicznej wczesnych Sphenisciformes. Najliczniejsze populacje pingwinów opisano z rejonu Półwyspu Antarktycznego. Były one także najbardziej zróżnicowane. Dotychczas wyróżniono sześć rodzajów i dziesięć gatunków. W eocenie, znany zasięg występowania prezentowane-

go rzędu powiększył się o Australię i Amerykę Południową (Argentyna, Chile i Peru). Znaczącym lub dominującym składnikiem zespołów kopalnych były gatunki (z rodzajów *Anthropornis*, *Palaeudyptes*, *Pachydyptes*, *Icadyptes* i *Inkayacu*) odznaczające się dużymi rozmiarami ciała, często wyraźnie przewyższającymi pod tym względem formy współczesne. W parze ze znacznymi rozmiarami słył niekiedy intrygujące z funkcjonalnego punktu widzenia cechy morfologiczne, dostrzeżone np. w obrębie szkieletu skrzydła antarktycznego rodzaju *Anthropornis*. Z eocenu znane są także jedyne zachowane ślady upierzenia pingwinów (peruwiański *Inkayacu paracasensis*). Po zmianach klimatycznych, szczególnie nasilonych na przełomie eocenu i oligocenu, doszło do zniknięcia (na ponad 20 mln lat) pingwinów ze znanego zapisu kopalnego Antarktyki. Rzeczywiste przyczyny powstania tej nieciągłości nie są znane, być może jest ona artefaktem. Pingwiny oligoceńskie znane są prawie wyłącznie z Nowej Zelandii.

EARLY EVOLUTION OF PENGUINS

Summary

Penguins (Sphenisciformes) are extremely specialized seabirds from the Southern Hemisphere. The fossil record of this order covers most of the

Cenozoic. The oldest representatives of Sphenisciformes come from the Paleocene of New Zealand (*Waimanu manneringi* and *W. tuatahi*) and the

Antarctic Peninsula (*Crossvallia unienwillia*). These archaic penguins were large flightless birds differing in terms of body shape from their modern counterparts. Moreover, several lines of evidence indicate a lack of some adaptations within their locomotor functional morphology and physiology that are typical of recent penguins. The next epoch, Eocene, was characterized by a remarkable morphological, taxonomic and ecological diversity of early Sphenisciformes. The most numerous penguin remains have been found in the Antarctic Peninsula. So far, four genera and ten species (excluding debatable taxa) have been described. During Eocene, the recognized range of this order expanded to Australia and South America (Argentina, Chile and Peru). Significant or dominant component of the fossil assemblages were species characterized by large body size, of-

ten clearly exceeding in this respect their modern relatives (fossil genera *Anthropornis*, *Palaeodyptes*, *Pachydyptes*, *Icadyptes* and *Inkayacu*). The considerable body size was in some cases accompanied by intriguing, from a functional point of view, morphological features, e.g. within the wing skeleton of the Antarctic *Anthropornis*. Interestingly, the only penguin feather fossils (assignable to the Peruvian *Inkayacu paracasensis*) are Eocene in age. Climate change, particularly severe cooling at the Eocene/Oligocene boundary, may have led to the disappearance of penguins, for some 20 million years, from the known fossil record of Antarctic faunas. The actual nature of this hiatus remains unknown, however. Oligocene penguins are known almost exclusively from New Zealand.

LITERATURA

- BAKER A. J., PEREIRA S. L., HADDRATH O. P., EDGE K.-E., 2006. *Multiple gene evidence for expansion of extant penguins out of Antarctica due to global cooling*. Proc. Royal Soc. B 273, 11–17.
- CLARKE J. A., OLIVERO E. B., PUERTA P., 2003. *Description of the earliest fossil penguin from South America and first Paleogene vertebrate locality of Tierra Del Fuego, Argentina*. Am. Museum Novitates 3423, 1–18.
- CLARKE J. A., KSEPKA D. T., STUCCHI M., URBINA M., GIANNINI N., BERTELLI S., NARVÁEZ Y., BOYD C. A., 2007. *Paleogene equatorial penguins challenge the proposed relationship between biogeography, diversity, and Cenozoic climate change*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104, 11545–11550.
- CLARKE J. A., KSEPKA D. T., SALAS-GISMONDI R., ALTAMIRANO A. J., SHAWKEY M. D., D'ALBA L., VINTHER J., DEVRIES T. J., BABY P. 2010. *Fossil evidence for evolution of the shape and color of penguin feathers*. Science 330, 954–957.
- FORDYCE R. E., THOMAS D. B. 2011. *Kaitika maxwelli, a new Early Eocene archaic penguin (Sphenisciformes, Aves) from Waihao Valley, South Canterbury, New Zealand*. New Zealand J. Geol. Geophys. 54, 43–51.
- FORDYCE R. E., JONES C. M., FIELD B. D., 1986. *The world's oldest penguin?* Geol. Soc. New Zealand Newslett. 74, 56–57.
- HACKETT S. J., KIMBALL R. T., REDDY S. i współaut., 2008. *A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history*. Science 320, 1763–1768.
- HAIDR N., ACOSTA HOSPITALECHE C., 2012. *Feeding habits of Antarctic Eocene penguins from a morphofunctional perspective*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 263, 125–131.
- JADWISZCZAK P., 2006a. *Eocene penguins of Seymour Island, Antarctica: Taxonomy*. Polish Polar Res. 27, 3–62.
- JADWISZCZAK P., 2006b. *Eocene penguins of Seymour Island, Antarctica: The earliest record, taxonomic problems and some evolutionary considerations*. Polish Polar Res. 27, 287–302.
- JADWISZCZAK P., 2009. *Penguin past: The current state of knowledge*. Polish Polar Res. 30, 3–28.
- JADWISZCZAK P., 2010a. *Penguin response to the Eocene climate and ecosystem change in the northern Antarctic Peninsula region*. Polar Sci. 4, 229–235.
- JADWISZCZAK P., 2010b. *New data on the appendicular skeleton and diversity of Eocene Antarctic penguins*. [W:] *Morphology and systematics of fossil vertebrates*. NOWAKOWSKI D. (red.). DN, Wrocław, 44–50.
- JADWISZCZAK P., 2011. *New data on morphology of late Eocene penguins and implications for their geographic distribution*. Antarctic Sci. 23, 605–606.
- JADWISZCZAK P., 2012. *Partial limb skeleton of a "giant penguin" Anthropornis from the Eocene of Antarctic Peninsula*. Polish Polar Res. 33, 259–274.
- JADWISZCZAK P., 2013. *Taxonomic diversity of Eocene Antarctic penguins: A changing picture*. [W:] *Antarctic Palaeoenvironments and Earth-Surface Processes*. HAMBREY M. J., BARKER P. F., BARRETT P. J., BOWMAN V., DAVIES B., SMELLIE J. L., TRANTER, M. (red.). Geological Society, London, Special Publications, 381, Online First (opublikowany online 25.06.2013 r.), <http://dx.doi.org/10.1144/SP381.7>.
- JADWISZCZAK P., CHAPMAN S. D., 2011. *The earliest fossil record of a medium-sized penguin*. Polish Polar Res. 32, 269–277.
- JADWISZCZAK P., MÖRS T., 2011. *Aspects of diversity in early Antarctic penguins*. Acta Palaeontologica Polonica 56, 269–277.
- JADWISZCZAK P., KRAJEWSKI K. P., PUSHINA Z., TATUR A., ZIELIŃSKI G., 2013. *The first record of fossil penguins from East Antarctica*. Antarctic Sci. 25, 397–408.
- KSEPKA D. T., FORDYCE R. E., ANDO T., JONES C. M., 2012. *New fossil penguins (Aves, Sphenisciformes) from the Oligocene of New Zealand reveal the skeletal plan of stem penguins*. J. Vertebr. Paleontol. 32, 235–254.
- MYRCHA A., JADWISZCZAK P., TAMBUSI C. P., NORIEGA J. I., GAŹDZICKI A., TATUR A., DEL VALLE R. A., 2002. *Taxonomic revision of Eocene Antarctic penguins based on tarsometatarsal morphology*. Polish Polar Res. 23, 5–46.
- PARK T., FITZGERALD E. M. G., 2012. *A review of Australian fossil penguins (Aves: Sphenisciformes)*. Memoirs of Museum Victoria 69, 309–325.
- SALLABERRY M. A., YURY-YÁÑEZ R. E., OTERO R. A., SOTO-ACUÑA S., TORREST., 2010. *Eocene birds from the western margin of southernmost South America*. J. Paleontol. 84, 1061–1070.
- SIMPSON G. G., 1975. *Fossil penguins*. [W:] *The biology of penguins*. STONEHOUSE B. (red.). The

- Macmillan Press Ltd., London and Basingstoke, 19–41.
- SLACK K. E., JONES C. M., ANDO T., HARRISON G. L., FORDYCE R. E., ARNASON U., PENNY D., 2006. *Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution*. *Mol. Biol. Evol.* 23, 1144–1155.
- TAMBUSSI C. P., REGUERO M. A., MARENSSI S. A., SANTILLANA S. N., 2005. *Crossvallia unienwillia, a new Spheniscidae (Sphenisciformes, Aves) from the Late Paleocene of Antarctica*. *Geobios* 38, 667–675.
- THOMAS D. B., KSEPKA D. T., FORDYCE R. E., 2011. *Penguin heat retention structures evolved in a Greenhouse Earth*. *Biol. Lett.* 7, 461–464.
- ZACHOS J., PAGANI M., SLOAN L., THOMAS E., BILLUPS K., 2001. *Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present*. *Science* 292, 686–693.