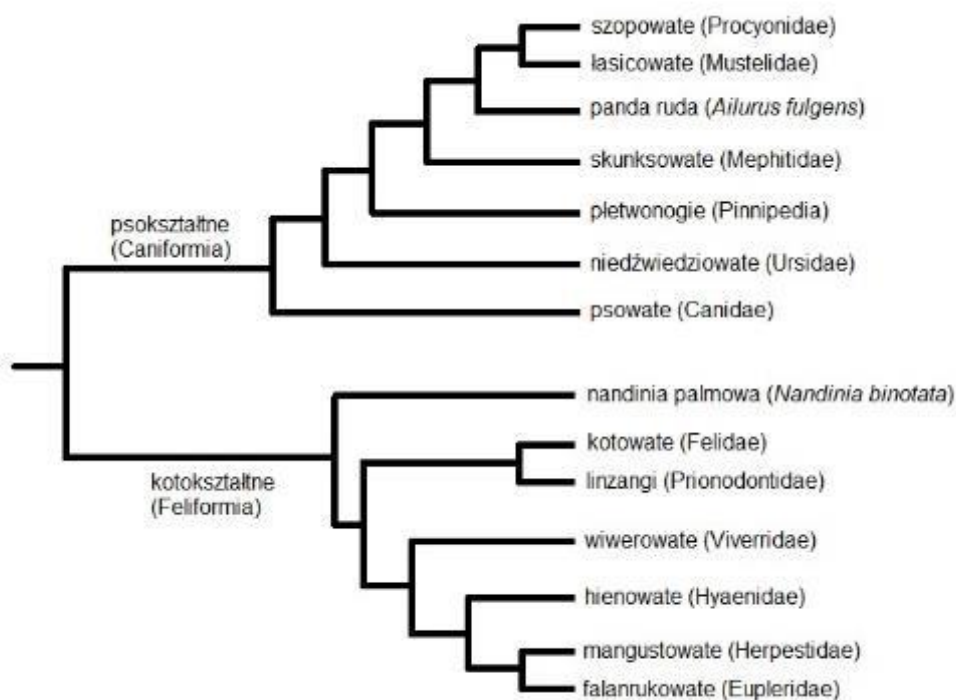


O ssakach drapieżnych

- część 3 -

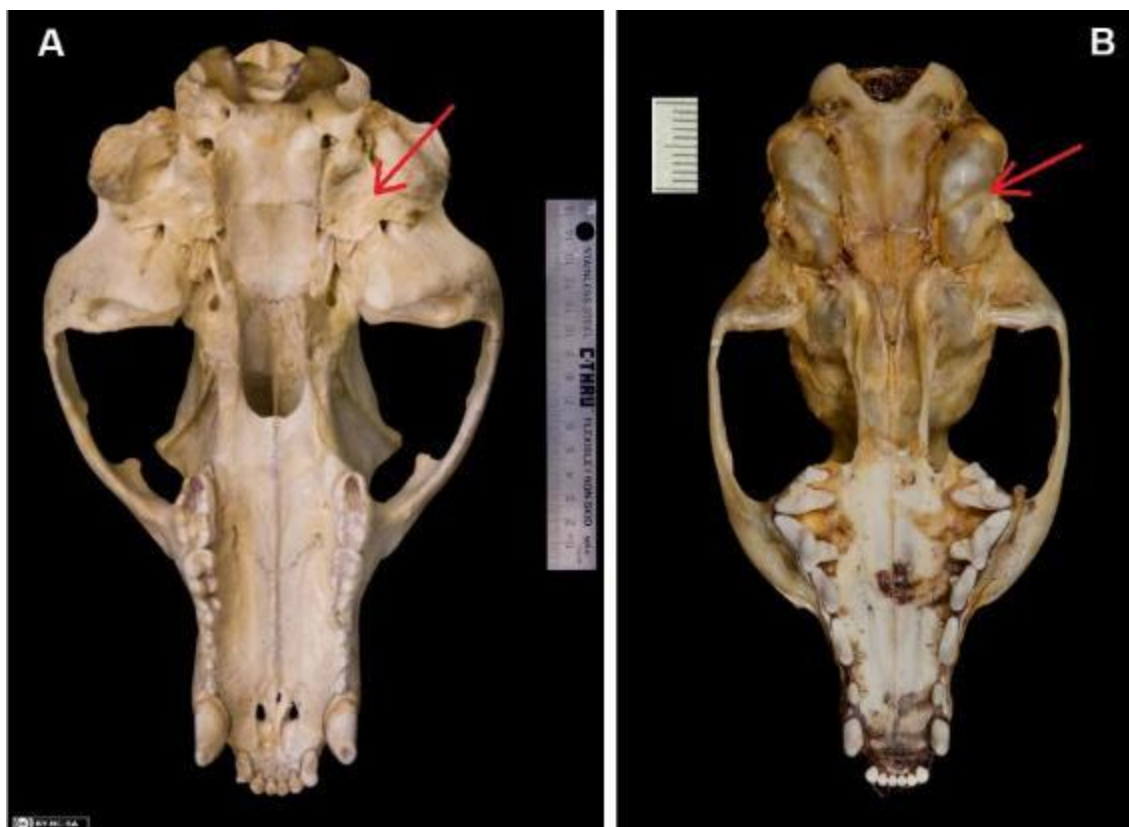
płetwonogie

W poprzednich częściach ([1](#), [2](#)) naszej serii poświęconej drapieżnym (Carnivora) scharakteryzowaliśmy, a także poznaliśmy historię ewolucyjną dwóch głównych kładów tworzących tę grupę (ryc. 1). Były to psokształtne (Caniformia) oraz kotokształtne (Feliformia). Nazwy te odwołują się oczywiście odpowiednio do psowatych (Canidae) i kotowatych (Felidae), reprezentujących każdy z tych kładów. Jak jednak się dowiedzieliśmy, w obydwu grupach



Ryc. 1. Uprozczone drzewo pokrewieństw ewolucyjnych współczesnych grup drapieżnych (Carnivora). Ryc. Michał Loba, na podstawie Nyakatura i Bininda-Emonds, 2012.

występują zwierzęta, które swoim ogólnym wyglądem mogą bardziej przypominać psy lub koty, a o realnych pokrewieństwach pomiędzy członkami kładów świadczy przede wszystkim genetyka, a także budowa komory ucha środkowego (*bulla tympanica*, łac.). Struktura ta jest u



Ryc. 2. Widziane od spodu czaszki: **A.** baribala (*Ursus americanus*, Ursidae, Caniformia), **B.** żenety zwyczajnej (*Genetta genetta*, Viverridae, Feliformia). Strzałkami zaznaczono komorę ucha środkowego u niedźwiedzia i miejsce występowania przegrody w komorze żenety. Zdj. ([A](#), [B](#)) Phil Myers, Animal Diversity Web ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmienione przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).

drapieżnych budowana przede wszystkim przez dwie kości – ektotympaniczną (położoną zwykle bardziej z przodu) oraz tylną kaudalną kość entotympaniczną (położoną zwykle z tyłu). Szczególnie u psokształtnych, w budowie komory biorą udział też pewne dodatkowe kości. Pierwotnie, u psokształtnych dominującą kością stała się kość ektotympaniczna (ryc. 2 A), a komora nie była wewnętrznie podzielona. Z kolei u kotokształtnych, to raczej tylna kaudalna kość entotympaniczna miała tendencję do większego rozrastania się, a w miejscu jej spotkania z kością ektotympaniczną powstała wewnętrzna przegroda (ryc. 2 B), dzieląca komorę na dwie jamy. Te pierwotne plany budowy były później dalej modyfikowane w czasie ewolucji poszczególnych rodzin, tak w obrębie psokształtnych, jak i kotokształtnych.

Omawiając psokształtne w pierwszej części serii pominęliśmy jednak jedną, ważną grupę zwierząt – płetwonogie (Pinnipedia). Zrobiliśmy tak, ponieważ współcześnie wszystkie te zwierzęta reprezentują skrajne przystosowania do wodnego trybu życia. Ze względu na tą odmienność, postanowiliśmy potraktować je oddzielnie w niniejszej trzeciej części tekstu.

W artykule pojawiają się specyficzne pojęcia związane z analizą pokrewieństw ewolucyjnych, które trudno jest wyczerpująco wyjaśnić w kilku słowach, stąd też zachęcamy gorąco do lektury innego naszego [tekstu](#), wyjaśniającego te zagadnienia.

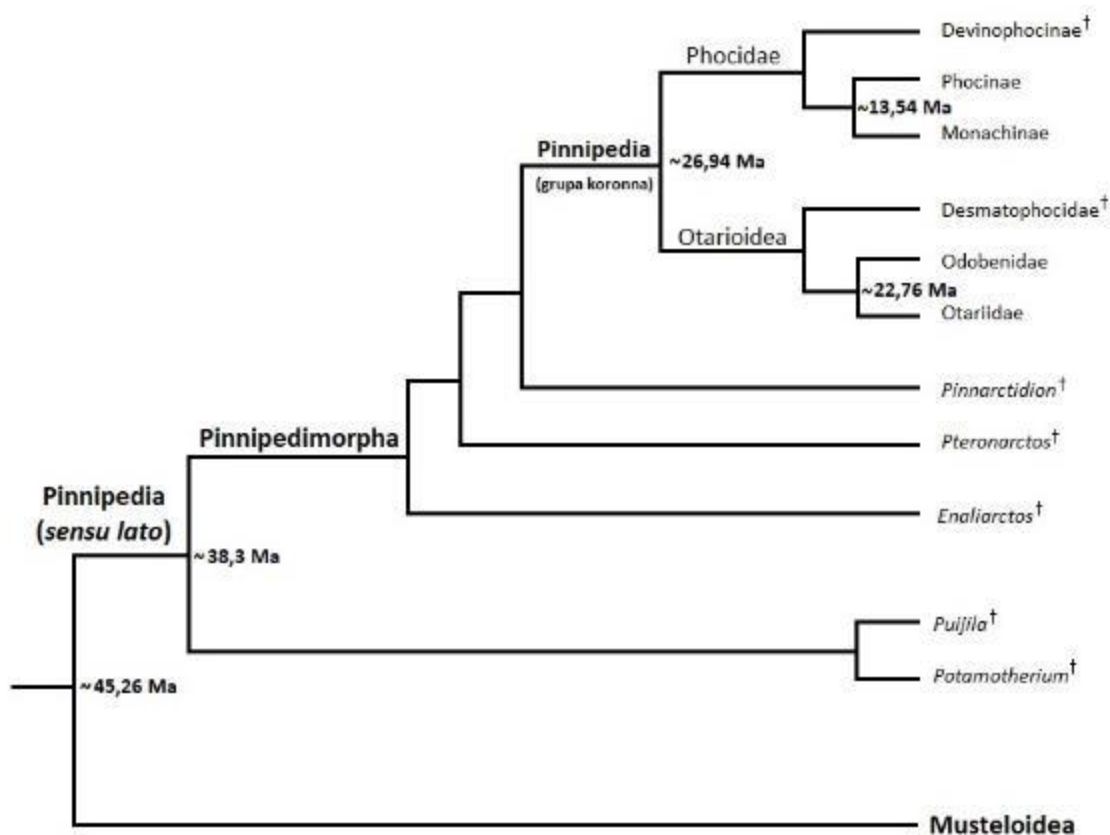
1. Miejsce płetwonogich wśród psokształtnych

Płetwonogie (Pinnipedia) obejmują współcześnie trzy rodziny morskich ssaków – foki (Phocidae), uchatki (Otariidae) oraz morsy (Odobenidae). Wszystkie cechują się kończynami w mniejszym lub większym stopniu przekształconymi w płetwy oraz opływowym kształtem ciała. O ile płetwonogie nie przystosowały się do wodnego trybu życia tak dalece, jak walenie (np. wieloryby), to można uznać je w gruncie rzeczy za morskie zwierzęta, których zdolność do poruszania się po lądzie została w znacznym stopniu poświęcona na rzecz sprawnego pływania w toni wodnej. W związku z tak odmiennym stylem życia i związaną z tym budową anatomiczną, płetwonogie sprawiały i wciąż sprawiają trudności w odcyfrowaniu ich pokrewieństw ewolucyjnych.

Na chwilę obecną nie ma wątpliwości, że płetwonogie należą do psokształtnej gałęzi ewolucyjnej drapieżnych, a w jej obrębie, najpewniej do Arctoidea – kladu, który poza tym obejmuje obecnie (Ryc. 1) niedźwiedziowate (Ursidae), skunksowate (Mephitidae), pandkowate (Ailuridae), szopowate (Procyonidae) i łasicowate (Mustelidae). Problem polega na tym, jakie są ewolucyjne pokrewieństwa płetwonogich w obrębie Arctoidea.

Jeszcze w latach sześćdziesiątych XX w. dość powszechnym poglądem była difiletyczność płetwonogich, tj. niezależne pochodzenie od dwóch, różnych przodków. Foki wraz z morskami miały się wywodzić od wspólnego przodka z łasicowatymi, podczas gdy uchatki miały dzielić ostatniego wspólnego przodka z niedźwiedziowatymi. Koncepcja ta została podważona w latach osiemdziesiątych w oparciu o dokładne badania anatomiczne, a obecnie monofiletyczność grupy jest silnie wspierana danymi genetycznymi. Mimo wsparcia genetyki, dokładna pozycja płetwonogich na drzewie ewolucyjnym Arctoida pozostaje jednak dość enigmatyczna. Najnowsze badania wspierają hipotezę, wedle której płetwonogie są najbliżej spokrewnione z nadrodziną łasicokształtnych (Musteloidea), czyli kladem obejmującym skunksowate, pandkowate, szopowate i łasicowate.

2. Ewolucja płetwonogich



Ryc. 3. Uproszczone drzewo pokrewieństw ewolucyjnych współczesnych i kopalnych „płetwonogich” (*Pinnipedia sensu lato*). Krzyżykami zaznaczono taksony wymarłe. Naniesiono również czas najważniejszych dywergencji na drzewie (Ma – *mega anno*, łac. – miliony lat temu). Łasicokształtne (*Musteloidea*) jako siostrzana grupa zewnętrzna. *Pinnipedia sensu lato* – wszystkie taksony bliżej spokrewnione ze współczesnymi płetwonogimi, niż z łasicokształtnymi (*Musteloidea*) lub niedźwiedziokształtnymi (*Ursoidea*). *Pinnipedimorpha* – płetwonogokształtne – bazalne + koronne płetwonogie. *Pinnipedia*, grupa koronna – płetwonogie *sensu stricto*. Ryc. Michał Loba, na podstawie Paterson i wsp. 2021.

2.1. Płetwonogie bazalne

Początki płetwonogich są równie enigmatyczne, jak ich pozycja na drzewie filogenetycznym. Współcześni przedstawiciele w dość jasny sposób odróżniają się od pozostałych drapieżnych poprzez swoje adaptacje do morskiego trybu życia, ale jest też jasnym, że wyewoluowali z lądowych przodków. Dane genetyczne sugerują, że gałąź ewolucyjna płetwonogich musiała się oddzielić od tej łasicokształtnych (*Musteloidea*) w eocenie, pomiędzy 50,3 a 41,17 mln lat temu (ryc. 3). W zapisie kopalnym istnieje parę form kandydujących do miana takich wczesnych „płetwonogich”. Jedną z takich form jest *Puijila darwini* (ryc. 4). Jej wiek geologiczny jest jednak



Ryc. 4. *Puijila darwini* – ok. 25 – 21 mln lat temu – rekonstrukcja szkieletu zwierzęcia. *Puijila* była bliską krewniaczką płetwonogich, ale w przeciwieństwie do nich, żyła w wodach słodkich i swoim wyglądem bardziej przypominała wydrę niż fokę. Jej istnienie sugeruje jednak, że w ewolucji płetwonogich mógł mieć miejsce przejściowy etap, w którym zwierzęta prowadziły słodkowodny tryb życia i poprzez konwergencję przypominały właśnie wydry. [Zdj.](#) Kevin Guertin ([CC BY-SA 2.0](#)).

znacznie młodszy – ok. 25-21 mln lat. Skamieniałości zwierzęcia zostały odkryte na wyspie Dewon w pobliżu Grenlandii. Powierzchnownie, *Puijila* wyglądała zapewne jak duża wydra i prawdopodobnie prowadziła podobny tryb życia. Zwierzę było słodkowodne (jeziorne), miało wydłużone ciało z krótkimi kończynami i stosunkowo długi ogon. Podobieństwo do wydr było uderzające, ale jest jedynie wynikiem konwergencji, wynikającej z adaptacji do podobnego trybu życia i zasiedlanego środowiska. Bliskie pokrewieństwo *Puijila* z płetwonogimi zdradzają dopiero szczegóły budowy czaszki i uzębienia. Zgodnie z analizą, na której przede wszystkim się tu opieramy (Paterson i wsp., 2020), *Puijila* była blisko spokrewniona z rzeczny *Potamotherium* (ok. 24 – 13 mln lat temu) i wraz z nim tworzy kład siostrzany względem Pinnipedimorpha (ryc. 3).

Pinnipedimorpha, płetwonogokształtne, to szersza grupa, która prócz koronnych płetwonogich (Pinnipedia *sensu stricto*) obejmuje też formy bazalne. Do rozdzielenia się gałęzi ewolucyjnych Pinnipedimorpha i kładu *Puijila-Potamotherium* doszło prawdopodobnie około 38,3 mln lat temu. Znaczna część bazalnych Pinnipedimorpha jest włączana do rodzaju *Enaliarctos*.



Ryc. 5. *Enaliarctos mealsi* (Pinnipedimorpha) – ok. 24-21,5 mln lat temu – rekonstrukcja artystyczna wyglądu zwierzęcia. *Enaliarctos* miał już krótki ogon oraz kończyny przekształcone w płetwy, co nadawało mu „foczy” wygląd. Mógł on jednak wciąż dość sprawnie poruszać się po lądzie. Zwierzę zachowało również pierwotny dla drapieżnych, tnący charakter zębów policzkowych, zwłaszcza łamaczy. [Ryc. Nobu Tamura \(CC BY-SA 4.0\)](#).

Nauka dysponuje głównie czaszkami, fragmentami czaszek, zuchwami lub uzębieniem. Pojedynczy, niemal kompletny szkielet *Enaliarctos mealsi* (ryc. 5) daje nam jednak obraz zwierzęcia cechującego się już bardzo „foczą” sylwetką. *Enaliarctos mealsi* (24 – 21,5 mln lat temu) posiadał bardzo krótki ogon, za to wyposażony był w długie palce, które zapewne tworzyły płetwy, takie jak u form współczesnych. W porównaniu z tymi ostatnimi, *E. mealsi* prawdopodobnie wciąż mógł dość sprawnie poruszać się po lądzie, jak i zachował tnące uzębienie swoich lądowych przodków, w tym odróżnialne łamacze. Różnice pomiędzy przedtrzonowcami, łamaczami i trzonowcami zaczęły się jednak zacierać, wyrażając trend do ujednolicania budowy zębów policzkowych – typowy, dla wtórnie morskich kręgowców.

Zarówno przednie, jak i tylne kończyny *E. mealsi* były relatywnie dobrze przystosowane do generowania napędu pod wodą. Zdaniem badaczy, którzy jako pierwsi opisali szkielet (np. Berta i Adam, 2001), przednie płetwy były pod tym względem nieco bardziej zaawansowane. Inni naukowcy wyciągają z kolei odmienne wnioski, przypisując większą rolę kończynom tylnym (np. Bebej, 2009). W związku z powyższymi rozbieżnościami, na chwilę obecną nie wiemy, jaki był pierwotny „styl pływacki” płetwonogich.



Ryc. 6. *Kolponomos clallamensis* (Pinnipedimorpha?) – ok. 23 – 16 mln lat temu – Czaszka zwierzęcia widziana od spodu (po lewej) oraz żuchwa z zachowanymi zębami widziana od góry (po prawej). *Kolponomos* pozostaje enigmatycznym zwierzęciem, którego pokrewieństwa ewolucyjne nie są pewne. Uważa się, że prowadził półwodny tryb życia i odżywił się oskorupionymi mięczakami, których muszle miażdżył potężnymi zębami trzonowymi. Zdj. ([lewe](#), [prawe](#)) Michael Brett-Surman ([CC0 1.0](#)).

Swoim trybem życia *E. mealsi* mógł wciąż jeszcze przypominać nieco wydrę. Zdobycz zapewne łapał przede wszystkim za pomocą zębów, ale połączone błoną pławną palce przednich łap były zaopatrzone w pazury i mogły się sprawnie zginać. Zwierzę mogło więc bez problemu przytrzymać ofiarę łapami i konsumować ją na powierzchni wody, czy wręcz na lądzie.

Rodzaj *Enaliarctos* jest z dużym prawdopodobieństwem parafiletyczny. Najbardziej zaawansowane ewolucyjnie formy *Enaliarctos* były przypuszczalnie bliżej spokrewnione z takimi rodzajami, jak *Pteronarctos* i *Pinnarctidion* (które uważa się za bliższe koronnym płetwonogim) niż z pierwotniejszymi gatunkami własnego rodzaju. Jeszcze innym rodzajem, blisko spokrewnionym z niektórymi gatunkami *Enaliarctos* mógł być enigmatyczny *Kolponomos* (ryc. 6). Jego powiązania ewolucyjne są jednak dość niepewne. Zwierzę jest znane jedynie z czaszek i fragmentarycznych kości ze szkieletu pozaczaszkowego – nie wiadomo więc, jak wyglądało za życia. Jeśli *Kolponomos* w ogóle należał do Pinnipedimorpha, to stanowił bardzo specyficzne odgałęzienie drzewa rodowego. Jego czaszka wykazuje unikatową kombinację cech niedźwiedzi, wydr, a nawet kotów szablatozębnych. Jego masywne zęby policzkowe ulegały za życia intensywnemu ścieraniu. Badacze uważają, że zwierzę prowadziło tryb życia analogiczny do współczesnych wydr morskich żywiących się oskorupionymi mięczakami, takimi jak małże. Swoich masywnych zębów, *Kolponomos* używał być może do miażdżenia ich muszli.

Pteronarctos (ok. 21 – 16,5 mln lat temu) i *Pinnarctidion* (ok. 24 – 17 mln lat temu) są znane m.in. z niemal kompletnych czaszek. Ich analiza wskazuje, że posiadały one cechy zbliżające je

do tych obserwowanych w u koronnych płetwonogich, a których nie obserwuje się jeszcze u form zaliczanych do rodzaju *Enaliarctos*. Brakuje jednak szkieletów pozaczaszkowych tych zwierząt, nie mogą więc one nam nic powiedzieć o ewolucji cech związanych bezpośrednio z pływaniem.

2.2. Płetwonogie koronne

Dotychczas omówione przez nas zwierzęta stanowią grupę bazalną dla płetwonogich i nie pozostawiły po sobie żyjących potomków. Kombinacja danych paleontologicznych oraz genetycznych sugeruje, że ostatni wspólny przodek wszystkich form żyjących współcześnie (czyli grupy koronnej) musiał żyć około 27 mln lat temu (późny oligocen; ryc. 3). W tym czasie płetwonogie rozdzieliły się na dwa główne kłady – Phocidae oraz Otarioidea. Pierwszy z tych kładów, fokowate (Phocidae), jest tradycyjnie wyróżniany w randze rodziny. Drugi stanowi nadrodzinę, w skład której wchodzi obecnie dwie rodziny – morsowate (Odobenidae) i uchatkowate (Otariidae).

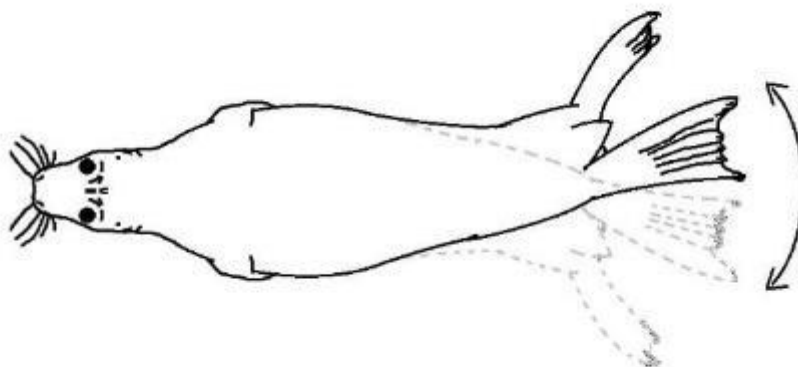
W historii badań proponowano szereg różnych cech anatomicznych (synapomorfii), które miałyby łączyć przedstawicieli koronnych Pinnipedia i odróżniać je od pierwotniejszych członków Pinnipedimorpha. Nowe odkrycia i analizy pokazują jednak, że wiele spośród tych cech pojawiło się niezależnie (konwergentnie) w poszczególnych liniach ewolucyjnych, na różnych etapach ewolucji. Inne z kolei, w zaczątkowej lub pośredniej formie, występowały już u pierwotniejszych Pinnipedimorpha. Paterson i wsp. (2020) proponuje szereg nowych cech, ale również one nie są pozbawione „wad” – niektórych z nich nie da się bezsprzecznie przetestować w kontekście form kopalnych, np. ze względu na brak szkieletów pozaczaszkowych lub wzajemne zrastanie się niektórych kości w trakcie wzrostu zwierzęcia (w tym przypadku cechy są obserwowalne jedynie u osobników młodocianych). Nie będziemy tutaj wymieniali tych synapomorfii, gdyż w większości dotyczą one detali anatomii czaszki, kości długich szkieletu pozaczaszkowego i wykształcenia korzeni i koron zębów.

Współcześnie, przedstawicieli płetwonogich łączą pewne oczywiste podobieństwa. Wszyscy mają opływowy, wrzecionowaty kształt ciała i kończyny przekształcone w płetwy. Łapy przekształcone w płetwy miał również bazalny *Enaliarctos*, można więc śmiało przyjąć, że zwierzęta odziedziczyły tę cechę po wspólnym przodku. Szczególnie foki i uchatki mogą się wydawać bardzo do siebie podobne i większość z nich łączy też oportunizm żywieniowy – polują one na rozmaite morskie stworzenia, w zależności od tego, czego jest akurat pod

dostatkiem. Najczęściej ich łupem padają ryby, ale w diecie nie brakuje też głowonogów (ośmiornice i kałamarnice) i skorupiaków (np. kryl). Współcześnie, obydwie grupy cechują się homogenizacją zębów policzkowych, tj. wszystkie te zęby wyglądają podobnie do siebie. W literaturze poświęconej płetwonogim często można się spotkać z kolektywną nazwą „zębów za-łowych” (*postcanines*, ang.), bez rozróżniania na zęby przedtrzonowe i trzonowe. Kiedy przyjrzymy się bliżej dostrzeżemy jednak różnice pokazujące, że do homogenizacji uzębienia doszło w obydwu grupach niezależnie. Najstarsi przedstawiciele Phocidae i Otarioidea mieli wciąż jeszcze słabo, ale odróżnialne od siebie zęby policzkowe.

2.2.1. Fokowate (Phocidae)

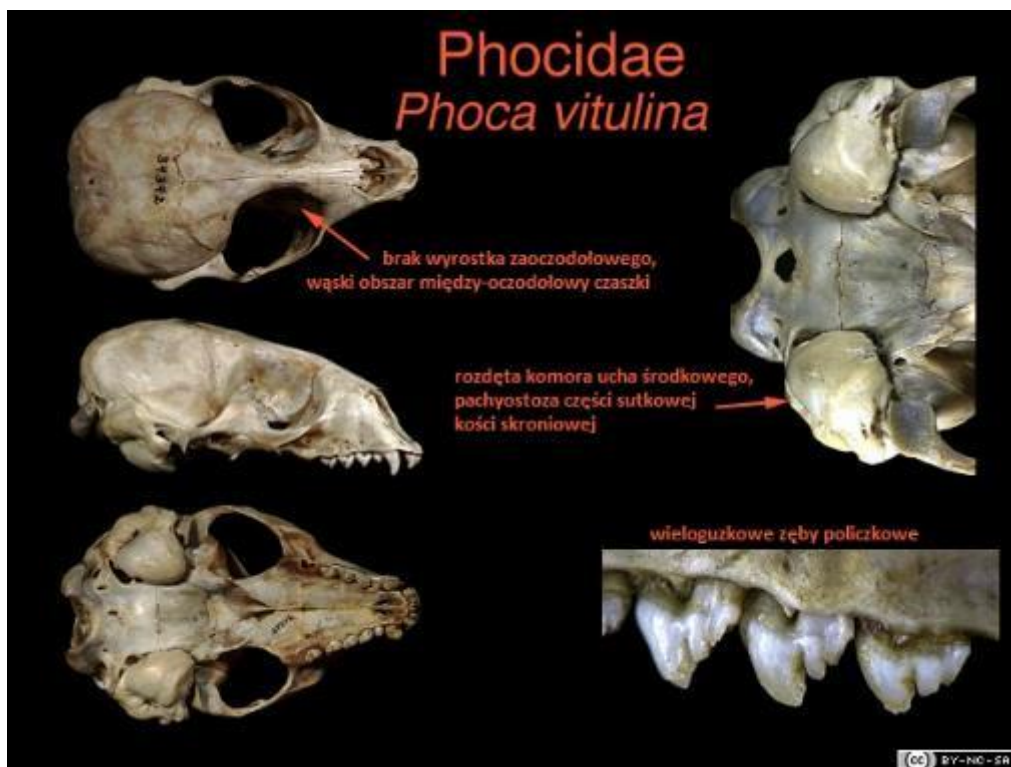
Współczesne foki (Phocidae) napędzają się pod wodą przede wszystkim za pomocą tylnych kończyn, które zostały całkowicie podporządkowane temu zadaniu. [Płynąc](#) (ryc. 7), foka wygina na boki giętki lędźwiowy odcinek kręgosłupa (podczas gdy odcinek piersiowy jest mocno usztywniony). Samo w sobie jest to pewną adaptacją ewolucyjną. Oczywiście, ssaki jako takie,



Ryc. 7. Schematyczny szkic pływającej foki widzianej od góry. W czasie pływania po prostej, przednie płetwy są trzymane blisko przy tułowiu, aby zachować opływową sylwetkę ciała. Foka napędza się wykonując boczne ruchy tylną częścią ciała i naprzemiennie wypychając się to lewą, to prawą kończyną.

Ryc. Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-SA 4.0](#)).

potrafią wyginać kręgosłup na boki, ale u większości jest on najlepiej przystosowany do pracy w płaszczyźnie pionowej (góra-dół), a nie poziomej (lewo-prawo). Jednocześnie, foka naprzemiennie wypycha się to jedną, to drugą kończyną, szeroko rozpościerając palce połączone błoną pławną. Ta skrajna specjalizacja pociąga za sobą koszty – foki nie są w stanie podciągnąć nóg pod tułów, wobec czego są one dla nich bezużyteczne w czasie poruszania się



Ryc. 8. Charakterystyczne cechy współczesnych fokowatych na przykładzie foki pospolitej (*Phoca vitulina*, Phocinae, Phocidae). [Ryc. Phil Myers, Animal Diversity Web \(CC BY-NC-SA 3.0\)](#). Zmieniona przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).

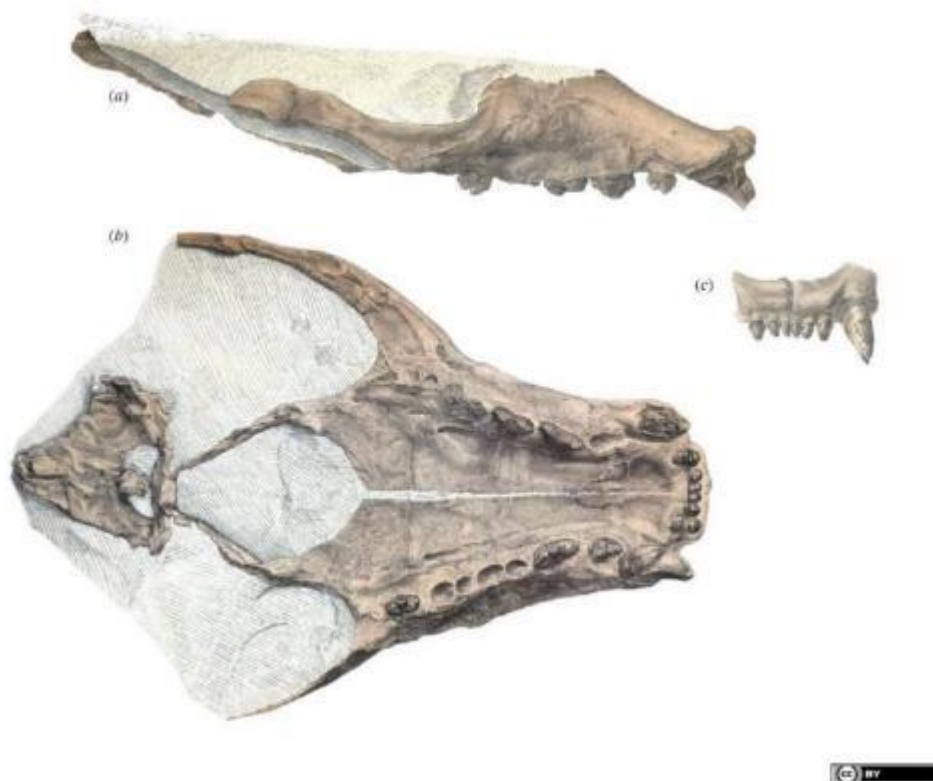
po lądzie. Zwierzęta zmuszone są wykorzystywać [falowy ruch](#) całego ciała (tym razem w płaszczyźnie pionowej) i ewentualnie wspomagać się nieco przednimi płetwami. Nie jest to zbyt wydajny sposób przemieszczania się, ale trzeba fokom przyznać, że potrafią to robić całkiem sprawnie, osiągając czasami zaskakująco wysokie prędkości (jak na taką formę lokomocji). Rozjuszony samiec słonia morskiego (rodzaj *Mirounga*) może szarżować w ten sposób nawet z prędkością ok. 8 km/h. Najwcześniejsze fokowate najprawdopodobniej nie miały jeszcze aż tak mocno ograniczonej mobilności tylnych kończyn, jak formy współczesne, tym niemniej wydaje się, że od początku swojego istnienia, rodzina ewoluowała w tym kierunku.

Przednie kończyny fok również są przekształcone w płetwy, ale skala zmian morfologicznych jest mocno zróżnicowana w zależności od podrodziny, a nawet od gatunku. W przypadku wszystkich fok, przednie płetwy wykorzystywane są do sterowania, a także do hamowania. Pomimo tego, że nie jest to ich główną rolą, są też używane do generacji napędu – szczególnie w trakcie powolnego pływania. Zwierzęta używają ich wówczas jak wiosł.

Ponadto, foki charakteryzują się pewnymi detalami anatomii (ryc. 8) nie występującymi wśród Otarioidea. Część sutkowa kości skroniowej (*pars mastoidea*, łac.) uległa u nich pachyostozie, czyli wyraźnemu pogrubieniu przez nawarstwianie tkanki kostnej. W porównaniu z przedstawicielami Otarioidea, ale również wieloma innymi Arctoidea, tylna kaudalna kość entotympaniczna fok jest proporcjonalnie duża i rozdęta. Połączenie pomiędzy kością łuskową (część kości skroniowej) i jarzmową, które tworzą razem łuk jarzmowy, zazwyczaj jest u fok bardzo masywne. Na kościach czołowych brakuje wyrostków zaoczodołowych, a obszar czaszki pomiędzy oczodołami jest wyjątkowo wąski. Zęby policzkowe fok uległy homogenizacji, ale zachowały przy tym złożoną, wieloguzkową budowę.

Najstarsze znane fokowate, których wiek jest w miarę pewny, mają ok. 18 - 16 mln lat (wczesny i środkowy miocen) i reprezentują wciąż istniejące podrodziny. Nieco młodsze są dwa gatunki zaliczane do wyłącznie kopalnego rodzaju *Devinophoca*, znanego z mioceńskich utworów Słowacji (ok. 13,65 – 11,61 mln lat temu). Na obszarze tym istniał wówczas śródlądowy zbiornik morski zwany Paratetydą, stanowiący północną odnogę niegdysiejszego Oceanu Tetydy, oddzielającego w przeszłości geologicznej Eurazję od Afro-Arabii. Tetyda, jako ocean, przestała istnieć już wcześniej. Morze Śródziemne zajmuje obecnie obszar niegdysiejszej południowej Tetydy, ale jego dno jest zbudowane ze skorupy kontynentalnej, tak więc przynajmniej z punktu widzenia geologii, jest to morze śródlądowe, a nie ocean (w rozumieniu geologii, ocean jest to zbiornik wodny, którego dno, pod nakładem świeżych osadów, jest budowane przez skorupę oceaniczną, która powstaje w strefach ryftowych). Północny obszar – Paratetyda, przestał istnieć w wyniku procesów górotwórczych później. Jego pozostałość stanowią dzisiaj Morze Czarne, Morze Kaspijskie, czy Jezioro Aralskie.

Niektórzy badacze włączają gatunki *Devinophoca* do bazalnej podrodziny Devinophocinae, która stanowi kład siostrzany względem dwóch podrodzin istniejących do dzisiaj – Phocinae i Monachinae. Podrodziny fokowatych można odróżnić od siebie m.in. po formule zębowej, a ściślej po liczbie posiadanych siekaczy. Devinophocinae posiadały sześć górnych i dwa dolne siekacze (czyli w sumie osiem siekaczy). Phocinae posiadają sześć górnych i cztery dolne siekacze (w sumie 10 siekaczy), a Monachinae cztery górne i cztery dolne siekacze (w sumie osiem siekaczy). W oparciu o dane anatomiczne, tradycyjnie wyróżnia się również podrodzinę Cystophorinae, która charakteryzuje się posiadaniem czterech górnych i dwóch dolnych siekaczy (w sumie sześć siekaczy). Historycznie, do podrodziny tej zwykło się zaliczać



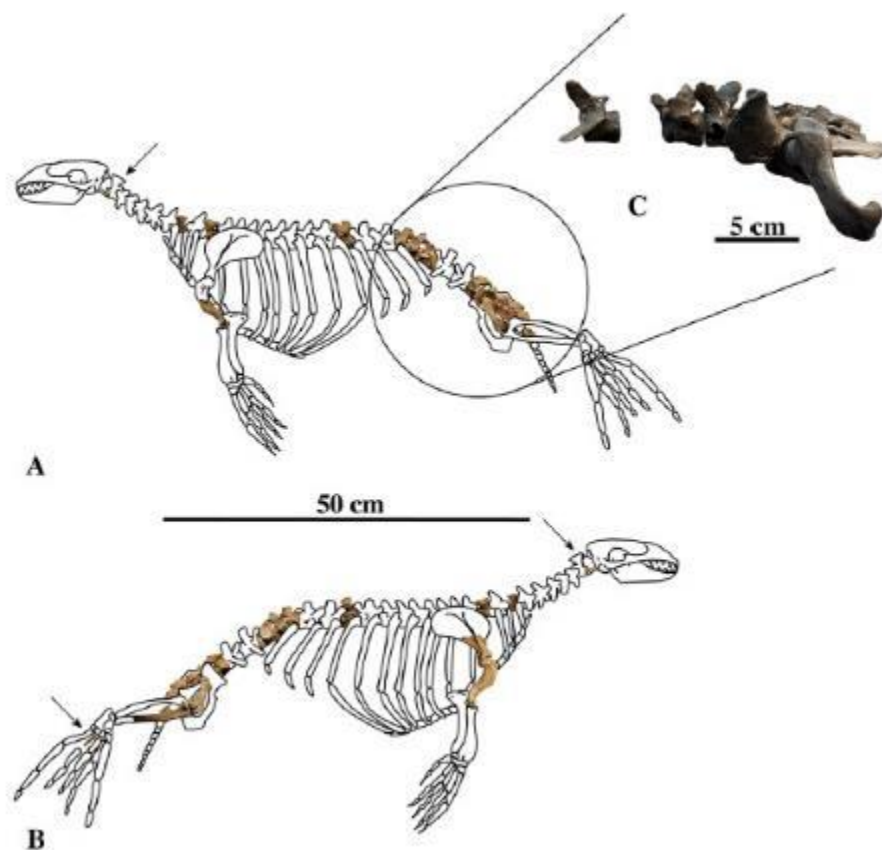
Ryc. 9. *Noriphoca gaudini* (Monachinae, Phocidae) – 23-20 mln lat temu (wiek niepewny) – Szkice niekompletnej czaszki (holotyp) w widoku (a) z boku oraz (b) od spodu. (c) fragment szczęk widzianych od przodu, z zachowanym jednym kłem i kompletem siekaczy. Ryc. ([a i c](#) oraz [b](#)) Guiscardi G., 1870. Zaczepnięto z Dewaele i wsp., 2018 ([CC BY 4.0](#)). Ilustracja zmieniona przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY 4.0](#)).

kapturnika morskiego (*Cystophora cristata*) oraz słońie morskie (rodzaj *Mirounga*). Dane genetyczne wskazują jednak, że kapturzik morski jest blisko spokrewniony z Phocinae, podczas gdy słońie morskie tworzą swoje plemię w obrębie Monachinae.

Za najstarsze foki z podrodziny Phocinae uważa się przedstawicielki rodzajów *Leptophoca* i *Prophoca* znane ze skamieniałości wczesno i środkowo-miocenów (ok. 18 - 13 mln lat temu) pochodzących z obydwu stron Północnego Atlantyku (z Belgii w Europie oraz stanów Delaware, Maryland i Wirginia w USA). Podobnego wieku jest większość najstarszych Monachinae, tradycyjnie zaliczanych do rodzaju *Monotherium* (foki te są znane z wyżej wymienionych lokalizacji, a także z zachodniej części Regionu Emilia-Romania we Włoszech). Rodzaj *Monotherium* został ostatnimi czasy zrewidowany i podzielony. W tym ujęciu, być może najstarszą znaną kopalną foką jest włoska *Noriphoca gaudini* (ryc. 9). Jej wiek geologiczny jest niestety niepewny, ale może wynosić nawet 23 – 20 mln lat.

Jak do tej pory nie odkryto żadnych bazalnych fokowatych w północno-wschodnim Pacyfiku. Jest to poważny problem, ponieważ wszystkie bazalne Pinnipedimorpha (jak *Enaliarctos*), a także najwcześniejsze uchatkowate i morsowate pochodzą właśnie z tego rejonu. Najstarsze fokowate pojawiają się w zapisie kopalny od razu u wybrzeży północno-zachodniego Atlantyku, a formy z Morza Północnego, Paratetydy i Afryki są niewiele młodsze. Rozbieżność ta jest „wodą na młyn” dla nielicznych obecnie, ale wciąż istniejących zwolenników hipotezy o niezależnym pochodzeniu Phocidae i Otarioidea. Większość badaczy skłania się do wniosku, że protoplaści fok musieli pojawić się w północno-wschodnim Pacyfiku, a następnie wyemigrowali do Atlantyku – najpewniej poprzez Przesmyk Panamski. Obecnie Ameryka Północna i Południowa są ze sobą połączone wąskim pasem lądu, przez który ludzie poprowadzili sztuczny kanał umożliwiający żeglugę pomiędzy obydwooma oceanami. Jednak we wczesnym miocenie obszar ten w naturalny sposób znajdował się pod wodą i morskie zwierzęta mogły z niego korzystać. Z kolei droga północna, przez Morze Beringa i Arktykę była wówczas zamknięta przez pomost lądowy łączący Amerykę Północną z Eurazją. Faktem jest jednak, że nie dysponujemy skamieniałymi śladami tej migracji. Phocinae, które współcześnie występują w Pacyfiku dostały się tam zapewne już przez Arktykę i Morze Beringa w czasie plejstocenu. Monachinae być może obrały drogę południową, wokół Ziemi Ognistej.

W porównaniu z większością drapieżnych, zapis kopalny fok jest względnie bogaty. skamieniałości mają jednak zwykle charakter fragmentaryczny. Jest to szczególnie widoczne w przypadku podrodziny Phocinae. Spośród wczesnych przedstawicieli, gatunkiem znanym z najkompletniejszych szczątków kostnych (ryc. 10) jest prawdopodobnie *Nanophoca vitulinoides* (ok. 13,82 mln lat temu), odkryta pod Antwerpią (Belgia). Dokładna analiza skamieniałości sugeruje, że ta stosunkowo mała foka dysponowała większą mobilnością zarówno przednich, jak i tylnych kończyn w stosunku do form współczesnych. *Nanophoca* nie mogła prawdopodobnie podciągać tylnych płetw pod tułów, ale być może odgrywały one bardziej aktywną rolę podczas pływania – u form współczesnych za większą część ruchu odpowiadają boczne wygięcia kręgosłupa. Współczesne Phocinae potrafią przytrzymywać pokarm przednimi płetwami, ale chwytają go głównie za pomocą szczęk. Być może dla *Nanophoca* przednie kończyny odgrywały większą rolę przy polowaniu i obróbce pokarmu.



Ryc. 10. *Nanophoca vitulinoides* (Phocinae, Phocidae) – ok. 13,82 mln lat temu – **A, B.** Kości neotypowego osobnika naniesione na rekonstrukcję graficzną szkieletu widzianego z lewej (A) oraz z prawej strony (B). Strzałkami zaznaczono drobne elementy kręgu obrotowego oraz śródstopia. **C.** Kości drugiego pod względem kompletności osobnika tego gatunku.

[Ryc.](#) Dewaele i wsp., 2017a ([CC BY 4.0](#)).

Były też być może aktywniej wykorzystywane podczas pływania. Do wniosków tych należy podchodzić ostrożnie – ostatecznie szkielet tego gatunku w większości pozostaje jednak nieznany. Analiza bardziej fragmentarycznych szczątków *Leptophoca* i *Prophoca* również sugeruje większy udział przednich kończyn w napędzaniu się pod wodą.

Kilka form kopalnych znanych jest jednak z niemal kompletnych szkieletów. Wymienić tu należy wyjątkowo smukłą *Acrophoca*, a także *Piscophoca* (późny miocen - wczesny pliocen Peru oraz Chile w Ameryce Południowej; ok. 8 – 5 mln lat temu). Zwierzęta te najczęściej interpretuje się jako bazalnych przedstawicieli plemienia Lobodontini w obrębie podrodziny Monachinae.

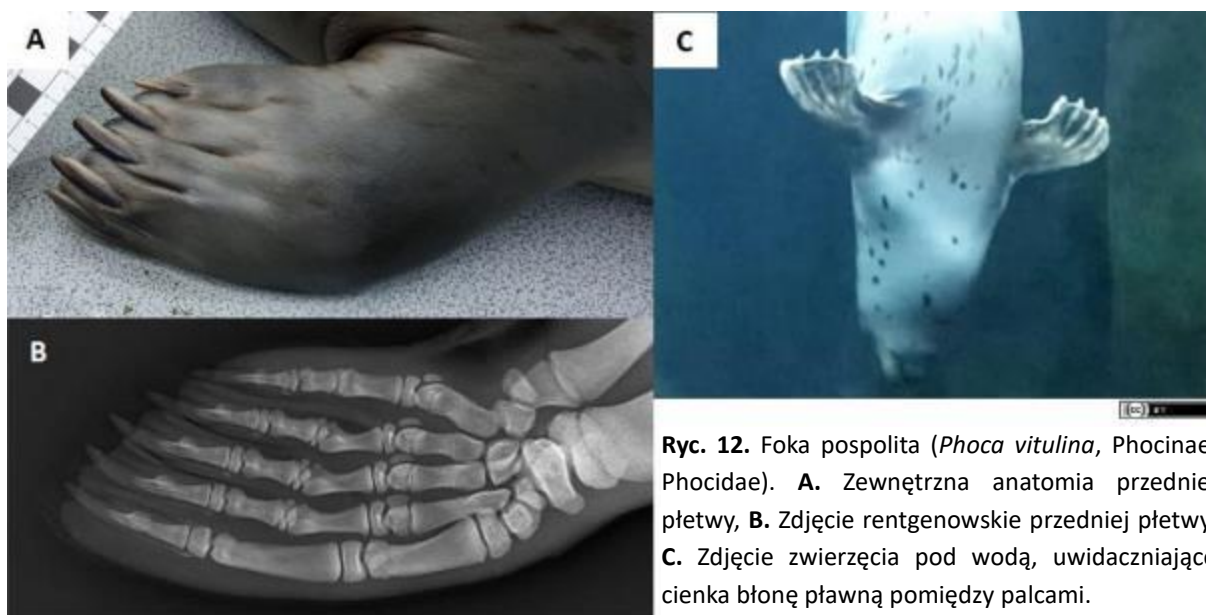
Różne badania genetyczne sugerują odmienne daty rozdzielenia się gałęzi ewolucyjnych Phocinae i Monachinae. Niektóre sięgają ok. 22 mln lat temu. Analiza, którą przyjęliśmy w niniejszym artykule za podstawę (Paterson i wsp., 2020) podaje młodszy wiek tego wydarzenia, tj. pomiędzy 17 a 10 mln lat temu (uśredniona „data” to ok. 13,5 mln lat temu).



Ryc. 11. *Acrophoca longirostris* (Monachinae, Phocidae) – ok. 8-5 mln lat temu – Rekonstrukcja szkieletu. [Zdj.](#) Ryan Somma ([CC BY-SA 2.0](#)).

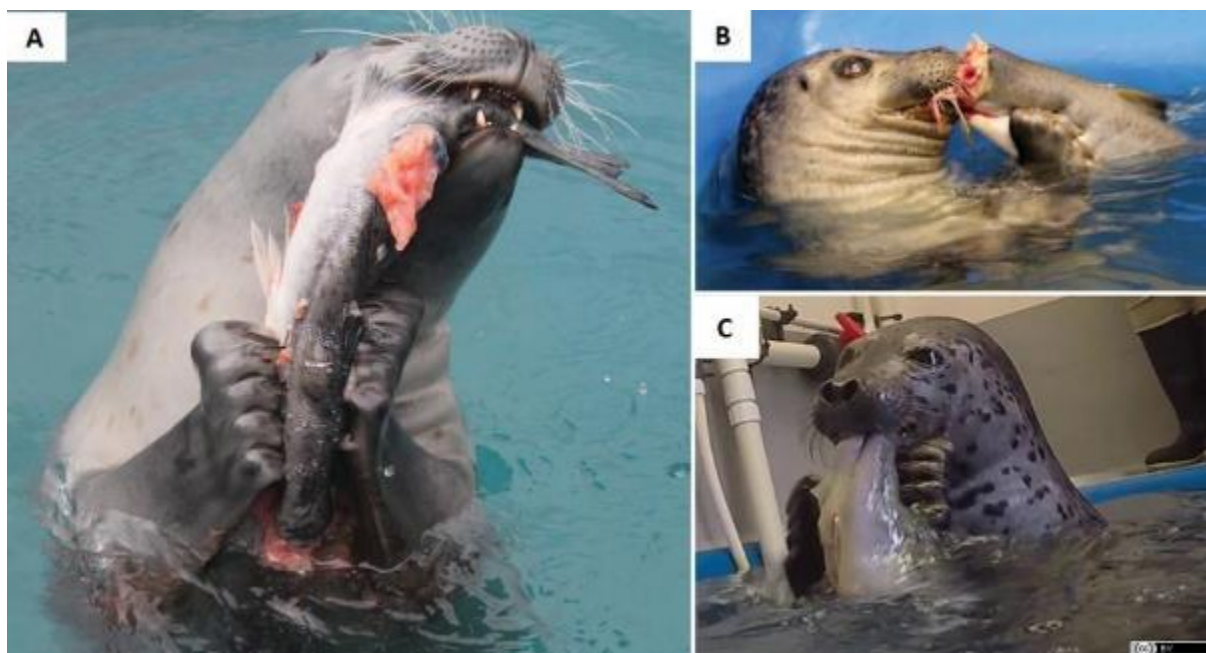
Stawia to pod znakiem zapytania przynależność systematyczną *Leptophoca*, *Monotherium* i paru innych fok, które nie zostały uwzględnione w tym badaniu. Oznaczałoby to, że mogą one być zarówno najwcześniejszymi reprezentantkami swoich podrodzin (odpowiednio Phocinae i Monachinae), jak i bardziej bazalnymi odgałęzieniami foczej linii ewolucyjnej.

Prócz formuły zębowej, Phocinae i Monachinae różnią się od siebie m.in. anatomią przednich płetw oraz obecnym rozprzestrzenieniem geograficznym. Phocinae żyją współcześnie przede wszystkim w Holarktyce, czyli uogólniając, w wodach półkuli północnej. Są wśród nich gatunki żyjące w cieplejszych rejonach, ale większość można określić raczej jako zimnolubne.



Ryc. 12. Foka pospolita (*Phoca vitulina*, Phocinae, Phocidae). **A.** Zewnętrzna anatomia przedniej płetwy, **B.** Zdjęcie rentgenowskie przedniej płetwy. **C.** Zdjęcie zwierzęcia pod wodą, uwidaczniające cienką błonę pławną pomiędzy palcami.

[Ryc.](#) Hocking i wsp., 2018 ([CC BY 4.0](#)). Ilustracja zmieniona przez Michała Łobę, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY 4.0](#)).



Ryc. 13. Współczesne foki z podrodziny Phocinae używające swoich przednich płetw do przytrzymywania zdobyczy. **A.** Samica foki pospolitej (*Phoca vitulina*), **B.** Samiec foki pospolitej (*Phoca vitulina*), **C.** Foka plamista (*Phoca largha*). [Ryc.](#) Hocking i wsp., 2018 ([CC BY 4.0](#)). Ilustracja zmieniona przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY 4.0](#)).

Ich przednie płetwy uległy znacznej modyfikacji w stosunku do lądowych przodków, jak i wczesnych Pinnipedimorpha. Jednocześnie zachowały też pewne cechy pierwotne. Są zaopatrzone w długie, mocne pazury. Palce mogą się zginać i zwierzęta mogą wykorzystywać przednie płetwy tak, jak łapy, do przytrzymywania większej zdobyczy, której nie są w stanie połknąć w całości. Trzymając pokarm w łapach, mogą odgryzać mniejsze fragmenty ofiary tak, jak, robią to np. wydry. Kiedy płetwy są używane do napędzania się, zwierzęta rozpościerają palce szeroko, uwidaczniając rozpiętą pomiędzy nimi cienką błonę pławną. W tym momencie płetwa funkcjonuje analogicznie do wiosła. Jednocześnie Phocinae mają bardziej wyspecjalizowaną miednicę i tylne kończyny w porównaniu z Monachinae. W podrodzinie Phocinae ewolucja ewidentnie faworyzowała całkowite przeniesienie „napędu” na tył, zwalniając z tego zadania płetwy przednie, które wobec tego mogły swobodnie ewoluować w innym kierunku.

Monachinae współcześnie występują głównie w wodach półkuli południowej, a także w Morzu Śródziemnym, na Hawajach i północno-wschodnim Pacyfiku. W obrębie Monachinae występuje większe zróżnicowanie, jeśli chodzi o wykształcenie przednich płetw. Są one generalnie dłuższe i bardziej opływowe niż u Phocinae. Palce są bardziej usztywnione i nie mogą się tak łatwo zginać, a przestrzeń pomiędzy nimi są przynajmniej częściowo



Ryc. 14. Lampart morski (*Hydrurga leptonyx*, Monachinae, Phocidae) reprezentuje skrajny wśród Monachinae wariant modyfikacji przednich kończyn w duże płetwy o hydrodynamicznym kształcie. W trakcie pływania, Monachinae używają swoich przednich płetw aktywniej niż Phocinae. [Zdj. ravas51](#) ([CC BY-SA 2.0](#)).

wypełnione tkanką łączną (a nie cienką błoną), co właśnie nadaje płetwom hydrodynamiczny kształt. Skrajnym przykładem tych zmian jest lampart morski (*Hydrurga leptonyx*; ryc. 14). Foka ta, tak jak inne fokowate, napędza się głównie z użyciem kończyn tylnych, ale ma o wiele większy niż Phocinae pożytek ze swoich przednich płetw w trakcie wykonywania ostrych zakrętów, czy też gdy potrzebuje gwałtownie przyspieszyć lub wyhamować itp. Ceną za to jest utrata chwytnych właściwości łap.

Doroste foki spędzają większą część swojego życia w morzu, poszukując pokarmu i polując. Spośród współcześnie żyjących płetwonogich, są też najlepiej przystosowane do schodzenia na duże głębokości. Nurkując, zwierzęta są w stanie znacząco spowolnić tempo metabolizmu, przez co zużywają mniej tlenu. Dysponują też naturalnym systemem zapobiegającym chorobie kasetonowej, a także wyrównującym zmiany ciśnienia w uchu środkowym.

Zwierzęta wracają na ląd aby odpocząć, a także w celach rozrodczych – w okresie godowym. U większości gatunków obydwie płcie tworzą tymczasowe pary (przy czym w całym okresie godowym, samiec może kopulować z wieloma samicami). Samce nie tworzą swoich haremów, wobec czego rzadko konkurują ze sobą bezpośrednio. Wyjątkiem od tej reguły są słonie morskie (rodzaj *Mirounga*), których samce agresywnie ze sobą konkurują o władzę nad plażą i haremem samic.



Ryc. 15. Foka brodata (*Erignathus barbatus*, Phocinae, Phocidae) zawdzięcza swoją nazwę zwyczajową wyjątkowo długim i sztywnym wibrysom. W przeciwieństwie do większości fokowatych, które są oportunistkami żywieniowymi, wyspecjalizowała się w konsumpcji małży i innych oskorupionych mięczaków. Zwierzę ich jednak nie gryzie, a wysysa wprost z muszli, co umożliwia jej adaptację w budowie czaszki i tkanek miękkich. Foka brodata może się żywić również rybami, ale łapie je zasysając zdobycz wraz z wodą do pyska, bez chwytania zębami. [Zdj. kerryinlondon](#) ([CC BY-ND 2.0](#)).

Samice wracają na ląd, aby urodzić młode (zwykle pojedyncze) i odkarmić je mlekiem. U większości gatunków młode rodzą się dobrze rozwinięte i są w stanie pływać i nurkować w kilka godzin po narodzinach. Większość okresu karmienia samice poszczą, korzystając ze zgromadzonych rezerw tłuszczowych. Po stosunkowo krótkim okresie karmienia mlekiem (różnie u poszczególnych gatunków, ale generalnie ok. miesiąca), matka zostawia młode, wracając do morza. Młodociany osobnik musi sam się nauczyć sztuki życia w oceanie. Wiąże się to często z postnym okresem adaptacyjnym. Dla dorosłych zwierząt, kolejny dłuższy okres pobytu na lądzie wiąże się z linieniem, czyli wymianą okrywy włosowej, która następuje stosunkowo niedługo po okresie rozrodczym.

Foki są generalnie oportunistami żywieniowymi i odżywiają się bardzo różnymi morskimi zwierzętami. Większość z nich preferuje ryby, które są łapane przez kombinację zasysania zdobyczy do pyska wraz z wodą, a następnie szybkiego kłapnięcia szczęk. W ten sposób ofiara jest nadziewana na ostre, zakończone stożkowato zęby policzkowe, co zapobiega jej ucieczce. Drugim ulubionym typem ofiar są głowonogi (ośmiornice, kalmary, sepie). Zęby policzkowe większości fok uległy znaczącemu ujednoliceniu, tak że wszystkie wyglądają podobnie (łącznie z łamaczami). Zęby mają zwykle kilka guzków, ale jeden centralny guzek jest zwykle wyraźnie



Ryc. 16. Południowy słoń morski (*Mirounga leonina*, Monachinae, Phocidae) zawdzięcza swoją nazwę zwyczajową przypominającym trąbę nosom, które wykształcają się u dojrzałych samców. Południowy gatunek słonia morskiego osiąga największe rozmiary wśród wszystkich współczesnych płetwonogich – byki dochodzą do 6 m długości i ważą niekiedy ponad 3000 kg. W okresie rozrodczym krwawo ze sobą konkurują o najlepsze miejsce na plaży i dostęp do samic, które są parokrotnie mniejsze od nich. [Zdj.](#) Brendan Ryan ([CC BY-NC-SA 2.0](#)).

dłuższy i stożkowy. Chwytane ryby są najczęściej na tyle małe, że mogą być połykane w całości. Tym niemniej, foki polują też na większą zdobycz.

Wśród fokowatych istnieją jednak stosunkowo liczne wyjątki od opisanej wyżej techniki łowieckiej. Dla przykładu, foka brodata (*Erignathus barbatus*, Phocinae) ma stosunkowo krótki, szeroki pysk (ryc. 15) oraz zredukowane, kołkowate zęby policzkowe. Podobnie, jak morsy, odżywia się głównie miękkociałymi (głównie żyjącymi na dnie) organizmami morskimi, takimi jak mięczaki (np. ślimaki i małże). Drapieżnik wysysa miękkie ciała swych ofiar wprost z ich muszli i połyka w całości (bez gryzienia). Foki te polują też czasem na mniejsze ryby, ale chwytają je w ten sam sposób – poprzez zassanie, bez wykorzystania zębów. Do grona fok polujących przez „zasysanie” można też najpewniej zaliczyć kaptownika morskiego (*Cystophora cristata*, Phocinae).

Warto zauważyć, że sama technika łowiecka nie przesądza o typie ofiary. Podobną technikę stosują również słonie morskie (rodzaj *Mirounga*, Monachinae; ryc. 16), ale ich ulubioną



Ryc. 17. Północny słoń morski (*Mirounga angustirostris*, Monachinae, Phocidae) – samica wraz z młodym. Samice słoń morskich należą do rekordzistek, jeśli chodzi o głębokość zanurzenia. Badania nad północnym gatunkiem potwierdzają, że mogą schodzić na ponad 1500 m głębokości.
[Zdj.](#) Jerry Kirkhart ([CC BY 2.0](#)).

zdobyczą są ryby oraz głowonogi, a nie mięczaki. Słonie morskie są jednocześnie największymi współcześnie żyjącymi płetwonogimi. W rodzaju *Mirounga* występuje dość wyraźny dymorfizm płciowy. Samce są nawet dziesięciokrotnie większe od samic i zaopatrzone w charakterystyczny, rozdęty nos przypominający trąbę (cesze tej zwierzęta zawdzięczają swoją nazwę zwyczajową). Dorosłe byki południowego słonia morskiego (*Mirounga leonina*; ryc. 16), który zamieszkuje wody Oceanu Południowego, mogą osiągać długość 6 metrów i masę przekraczającą 3000 kg. Północny gatunek (*Mirounga angustirostris*) jest nieco mniejszy – byki osiągają przeciętnie około 2000 kg. Samice północnego słonia morskiego (ryc. 17) ważą przeciętnie około 350 kg. Poza okresem rozrodczym i okresem linienia, większość swojego życia spędzają w otwartych wodach oceanicznych północno-wschodniego Pacyfiku. Badania naukowe potwierdzają ich status rekordzistek, jeśli chodzi o maksymalną głębokość nurkowania, która przekracza 1500 m. Zazwyczaj zwierzęta nurkują jednak płycej, na ok. 400 – 600 m, gdzie polują na bardzo licznie tam występujące drobne ryby. Aby po postnym okresie rozrodczym uzyskać dodatni bilans energetyczny i zregenerować rezerwy tłuszczu, samice polują niemal przez okrągłą dobę, śpiąc co najwyżej półtorej godziny w ciągu dnia. Samice wykorzystują w ten sposób bardzo specyficzną niszę ekologiczną. Większość innych morskich drapieżników, które nurkują na tak duże głębokości, osiąga też znacznie większe rozmiary i mimo mnogości drobnych ryb, poluje raczej na duże ofiary, jak gigantyczne kałamarnice. Robią tak m.in. kaszaloty. Znalezienie stosunkowo nielicznej, ale dużej zdobyczy, ułatwia im echolokacja. Foki nie dysponują takim atutem, zdają się więc na to, czego jest pod dostatkiem



Ryc. 18. Krabojad (*Lobodon carcinophaga*, Monachinae, Phocidae) jest jedna z kilku fok z plemienia Lobodontini, które zamieszkują wody Oceanu Południowego (wokół Antarktydy). Krabojad wyspecjalizował się w pożywianiu się krylem, który odfiltruje z wody z pomocą zmodyfikowanych zębów. [Zdj.](#) Liam Quinn ([CC BY-SA 2.0](#)).

i najwyraźniej nikt inny się tym nie interesuje – poza sobą nawzajem, nie mają więc zbyt wielkiej konkurencji. Jednocześnie unikają zagrożenia ze strony dużych drapieżników, jak żarłacz biały, czy orki, które nie schodzą na tak duże głębokości.

Samce słoni morskich nie byłyby jednak w stanie wyżywić się w ten sam sposób. Ze względu na swoją masę mają w prawdzie niższe tempo metabolizmu niż samice, ale jednocześnie potrzebują większych, całkowitych ilości pożywienia, żeby przetrwać. Gdyby miały zdobywać pokarm tak, jak samice, musiałyby na to poświęcać ponad 300% doby, co oczywiście jest niemożliwe. W związku z tym, samce trzymają się raczej płytszych wód przybrzeżnych, gdzie polują na większą zdobycz, ponosząc ryzyko spotkania z drapieżnikami takimi jak orki i rekiny. Większy, południowy gatunek wykazuje się nawet większymi zdolnościami nurkowymi oraz podobnym podziałem środowiska i diety pomiędzy obydwoma płciami. Dymorfizm płciowy występuje jeszcze u paru gatunków fok, ale nie jest aż tak wyraźnie wyrażony, jak u słoni morskich. Większość fok nie wykazuje jednak dostrzegalnych różnic pomiędzy obydwoma płciami.

W kategoriach diety, inne odstępstwo od reguły reprezentuje krabojad (*Lobodon carcinophaga*; ryc. 18) z plemienia Lobodontini w obrębie podrodziny Monachinae. Foka ta ma zmodyfikowane zęby policzkowe (ryc. 19) w taki sposób, że ich korony podzielone są na liczne, płaskie płyty („loby”, stąd nazwa naukowa rodzaju i plemienia). Po zamknięciu



Ryc. 19. Krabojad (*Lobodon carcinophaga*, Monachinae, Phocidae) ma zęby policzkowe zmodyfikowane tak, że po zamknięciu szczęk tworzą one efektywne sito, przez które usuwana jest z pyska woda, podczas gdy wewnątrz pozostaje pożywny kryl.

[Zdj.](#) David F. Schmidt ([CC0 1.0](#)); zmieniono.

pyska, górne i dolne zęby spotykają się tak, że tworzą razem efektywne sito, poprzez które usuwana jest z pyska woda, a wewnątrz pozostaje pożywny kryl. Krabojad jest wobec tego filtratorem, podobnie jak fiszbinowce wśród wielorybów. Prócz kryla, który dla krabojada



Ryc. 20. Lampart morski (*Hydrurga leptonyx*, Monachinae, Phocidae) jest jedyną foką, która wyspecjalizowała się w polowaniu na duże kręgowce. Jej ofiarą padają głównie pingwiny, ale drapieżnik nie gardzi również swoimi mniejszymi kuzynami spośród płetwonogich.

[Zdj.](#) Gregory "Slobirdr" Smith ([CC BY-SA 2.0](#)).



Ryc. 21. Foka szara (*Halichoerus grypus*, Phocinae, Phocidae) – samce (po prawej) są większe od samic (po lewej), ciemniej i bardziej jednolicie umaszczone. Mają też masywniejsze kufy, a profil pyska bywa nieco garbaty. [Zdj.](#) Martha de Jong-Lantink ([CC BY-NC-ND 2.0](#)).

stanowi nawet 96% diety, w ten sam sposób może on chwycić też inne gatunki wchodzące w skład zooplanktonu, jak również mniejsze ryby.

Paradoksalnie, również zaliczane do Lobodontini, foka Rossa (*Ommatophoca rossii*) i foka Weddela (*Leptonychotes weddellii*), mają mniej wyspecjalizowane zęby, a jako swój pokarm preferują głowonogi. Do Lobodontini należy również lampart morski (*Hydrurga leptonyx*; ryc. 14, 20). Ten duży drapieżnik może żywić się kryłem, jak krabojad, ale przede wszystkim jest jedyną foką wyspecjalizowaną w polowaniu na duże kręgowce. Lampart morski poluje zaciekle na pingwiny, ale nie pogardzi też swoimi mniejszymi kuzynami spośród płetwonogich. W celu chwytania dużej zdobyczy, powiększeniu uległy u niego kły oraz siekacze. Foka chwytą nimi zdobycz, a następnie rozszarpuje ją gwałtownymi ruchami głowy. Wszystkie Lobodontini żyją w Oceanie Południowym (w wodach okalających Antarktydę).

Występująca w Bałtyku, w tym w wodach przybrzeżnych Polski, foka szara (*Halichoerus grypus*, Phocinae; ryc. 21-22) jest jedną z większych przedstawicielek rodziny. Forma bałtycka jest traktowana jako oddzielny podgatunek (na chwilę obecną uznany za nominatywny: *H. grypus grypus*). Niegdyś występowała ona wzdłuż całego południowego wybrzeża. Obecnie tworzy izolowane populacje. Drugi, atlantycki podgatunek (*H. grypus atlantica*)



Ryc. 22. Foka szara (*Halichoerus grypus*, Phocinae, Phocidae) – młode rodzą się pokryte jasnym futrem, które chroni je przed wyziębieniem dopóki nie zbudują podskórnych rezerw tłuszczowych. Futro nie nadaje się jednak do pływania. Futro noworodka – lanugo, jest wymieniane stopniowo na nowe w przeciągu kilku tygodni od przyjścia na świat. [Zdj.](#) Vince O'Sullivan ([CC BY-NC 2.0](#)).

występuje w wodach przybrzeżnych Norwegii, wokół Wysp Brytyjskich, w kanale La Manche i dalej na wschód aż po Danię. Oddzielne populacje występują również wzdłuż południowego wybrzeża Islandii oraz w wodach przybrzeżnych północno-wschodniej Ameryki Północnej. Przedstawiciele amerykańskiej populacji są przeciętnie więksi i odrębni genetycznie – niewykluczone więc, że populacja ta zostanie w przyszłości rozpoznana, jako oddzielny podgatunek.

Fokę szarą można rozpoznać po jej długim pysku (ryc. 21) i szeroko rozstawionych nozdrzach. Gatunek ten charakteryzuje się występowaniem dymorfizmu płciowego (ryc. 21). Samice foki szarej mają pysk raczej prosty z profilu, bez przetłumienia pomiędzy czołem, a kufą. Samce są wyraźnie większe od samic i mają tendencję do posiadania „rzymskiego” nosa, tj. z profilu pysk jest nieco garbaty. Samce są zwykle ciemniej i bardziej jednolicie ubarwione niż samice. Europejskie byki osiągają około 1,95 – 2,3 m długości oraz wagę 170 – 310 kg. Samice mierzą zwykle 1,6 – 1,95 m długości i ważą 100 – 190 kg.

W okresie rozrodczym, który w Bałtyku przypada na luty i marzec, samce aktywnie konkurują ze sobą o dostęp do samic, które zbierają się na brzegu tworząc kolonie. Samice przystępują do kopulacji niedługo po wydaniu na świat młodego z poprzedniej ciąży. Jak u większości fok, małe foki szare rodzą się z charakterystycznym białym futrem - lanugo (ryc. 22), które stanowi

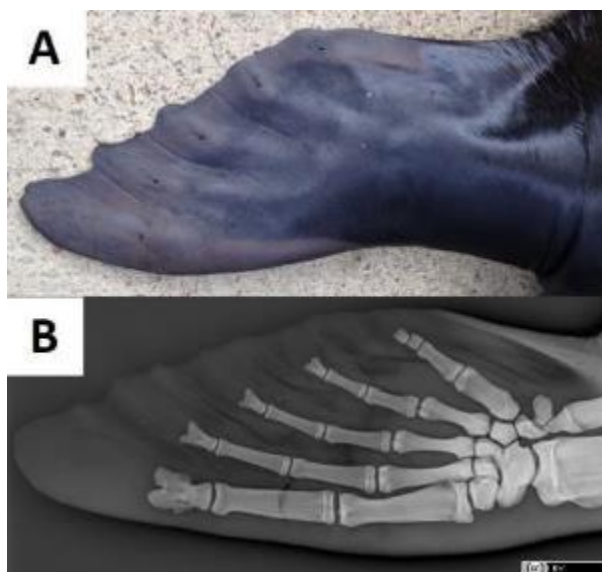
dobrą ochronę termiczną na lądzie, ale zupełnie nie nadaje się do pływania. W miarę, jak młode ssie mleko matki i buduje swoją własną warstwę podskórnego tłuszczu chroniącego przed wyziębieniem, jasny puch przestaje być potrzebny. Noworodkowe futerko zaczyna linieć po okresie około dwóch tygodni, ale całkowicie znika dopiero po okresie około miesiąca. Karmienie mlekiem trwa około trzech tygodni, po czym (jak u innych fok) matka pozostawia młode bez opieki. Młodociane foki pozostają na lądzie. Mija okres kolejnych, postnych tygodni zanim młode zdecyduje się wreszcie wejść do wody, gdzie samo musi się nauczyć pływać, nurkować i polować.

Zarówno samce, jak i samice poszczą w trakcie okresu rozrodczego, a także w czasie linienia, które przypada na przełom maja i czerwca. W przeciwieństwie np. do słoni morskich, które poza tym spędzają większość czasu w otwartym morzu, foki szare są zwierzętami przybrzeżnymi. W poszukiwaniu pokarmu mogą oddalać się od lądu na ok. 20 km i nurkować głęboko (w Atlantyku odnotowano najgłębsze nurkowanie na ok. 300 metrów), ale w Bałtyku zwykle schodzą na ok. 25 m. W przerwach między żerowaniem wracają często na ląd, żeby odpocząć i wygrzać się w słońcu. Jeśli chodzi o preferencje żywieniowe – są typowymi płetwonogimi – zjedzą wszystko, co się nada, przede wszystkim ryby.

2.2.2. Uchatkowate (Otariidae)



Ryc. 23. Uchatka kalifornijska (*Zalophus californianus*, Otariidae) – uchatki zachowały w swojej ewolucji zredukowane małżowiny uszne, które uległy całkowitemu zanikowi u fok i morsów. Pod wodą są one dociskane ściśle do ciała, co chroni ucho przed zalaniem, jak i ogranicza opory wody w czasie ruchu. [Zdj.](#) Gregory "Slobirdr" Smith ([CC BY-SA 2.0](#)).

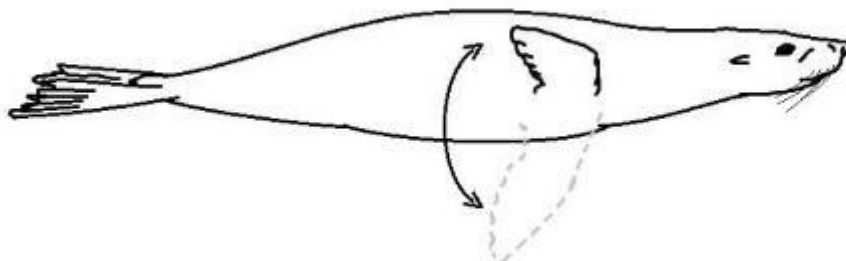


Ryc. 24. Uchatka australijska (*Neophoca cinerea*, Otariidae). **A.** Zewnętrzna anatomia przedniej płetwy, **B.** Zdjęcie rentgenowskie przedniej płetwy.

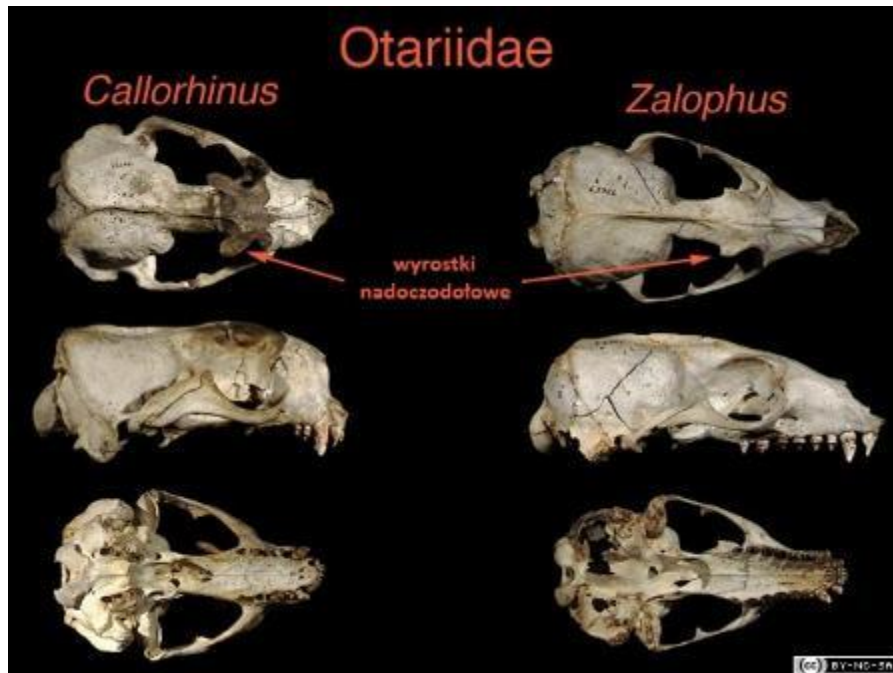
[Ryc.](#) Hocking i wsp., 2018 ([CC BY 4.0](#)). Ilustracja zmieniona przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY 4.0](#)).

Uchatkowate (Otariidae) są powierzchownie bardzo podobne do fok, ale w gruncie rzeczy różnią się od nich zasadniczo. Nie chodzi tu tylko o zachowane, szczątkowe małżowiny uszne, które zanikły całkowicie u fokowatych (ryc. 23).

Zewnętrznie, przednie płetwy uchatków (ryc. 24) są nieco podobne do tych lamparta morskiego (*Hydrurga leptonyx*, Monachinae, Phocidae; ryc.14). Są jednak jeszcze bardziej opływowe. Pazury zostały tu zredukowane do malutkich paznokci, przez co nie zakłócają opływu wody

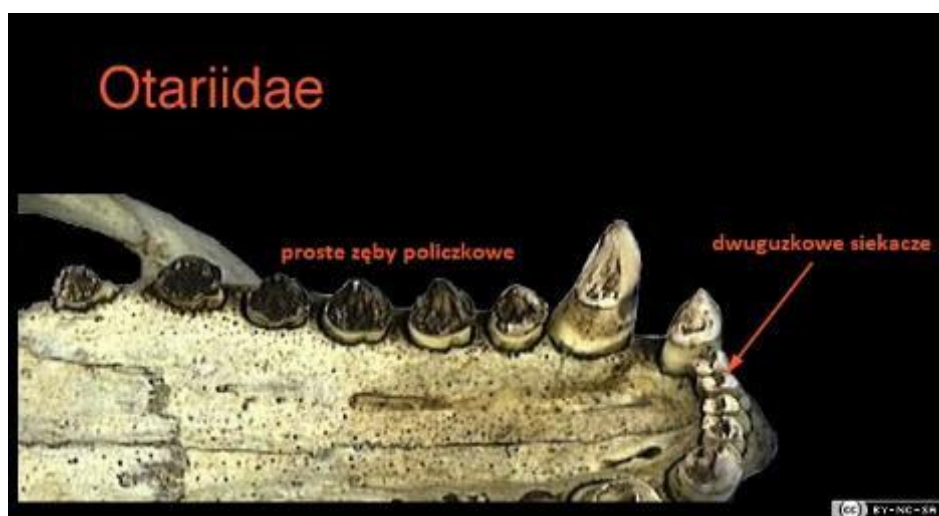


Ryc. 25. Schematyczny szkic pływającej uchatki (Otariidae) widzianej z boku. Uchatki praktykują tzw. podwodny lot – napędzają się za pomocą przednich płetw, wykonując ruchy analogiczne do ruchu ptasich skrzydeł w powietrzu. Tylne płetwy służą przede wszystkim do sterowania i jedynie sporadycznie biorą udział w generacji napędu. Ryc. Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-SA 4.0](#)).



Ryc. 26. Charakterystyczne cechy współczesnych uchatkowatych (Otariidae) na przykładzie kotika zwyczajnego (*Callorhinus ursinus*, po lewej) i uchatki kalifornijskiej (*Zalophus californianus*, po prawej). [Ryc.](#) Phil Myers, Animal Diversity Web ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmieniona przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).

wokół płetwy. Kości śródręcza i palców są płaskie i połączone ze sobą na sztywno. Końcowe paliczki są przedłużone chrzęstnymi, elastycznymi promieniami, a przestrzenie międzypalcowe są dokładnie wypełnione tkanką łączną. W przeciwieństwie do fokowatych, dalsza powierzchnia płetw jest pozbawiona owłosienia. Zasadniczą różnicą w stosunku do fok



Ryc. 27. Charakterystyczne cechy współczesnych uchatkowatych (Otariidae) na przykładzie uchatki kalifornijskiej (*Zalophus californianus*). Szczękowa część czaszki widziana od spodu. [Ryc.](#) Phil Myers, Animal Diversity Web ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmieniona przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).



Ryc. 28. *Callorhinus gilmorei* (Otariidae) – 5,33-0,781 mln lat temu – A - C. prawa gałąź żuchwy (holotyp) w widoku od strony językowej wewnętrznej (A), od góry (B) i od strony zewnętrznej (C). D. Prawy trzeci przedtrzonowiec widziany od strony wewnętrznej (językowej). Skale: 1 cm. [Ryc.](#) Berta i Demere, 1986 - zaczerpnięto z Biodiversity Heritage Library ([CC BY-NC 2.5](#)); zmieniono.

jest jednak to, że właśnie przednie płetwy są podstawowym źródłem napędu pod wodą. Uchatki praktykują tzw. [podwodny lot](#) (ryc. 25) - zwierzęta poruszają przednimi płetwami analogicznie do skrzydeł ptaków i w ten sposób generują napęd. Na tej zasadzie pływają też np. pingwiny.

Długie tylne płetwy są trzymane rozpostarte w poprzek ciała i spełniają rolę steru w czasie wykonywania zakrętów. Zdarza się, że zwierzęta używają ich również do generacji napędu – robią to wówczas analogicznie do fok. Są to jednak rzadkie sytuacje, ograniczające się do paru szybkich ruchów. W przeciwieństwie do fokowatych, konstrukcja anatomiczna tylnych kończyn pozwala na podciąganie ich pod tułów, wobec czego zwierzęta mogą je wykorzystywać w czasie poruszania się po lądzie (ryc. 29). Uchatki nie poruszają się na lądzie zbyt zgrabnie, ale robią to na czterech łapach, a więc dużo bardziej efektywnie niż foki.

Uchatki nie mają specyficznych dla fok cech budowy czaszki i komory ucha środkowego. Nie oznacza to, że nie zmieniły się pod tym względem w stosunku do lądowych przodków, ale w większym stopniu niż foki przypominają pod tym względem pozostałych przedstawicieli Arctoidea. Obszar czaszki (ryc. 26) pomiędzy oczodołami jest stosunkowo szeroki w porównaniu z fokami. Na kościach czołowych występują spłaszczone, tarczowate wyrostki,



Ryc. 29. Koticzak niedźwiedziowaty (*Callorhinus ursinus*, Otariidae) – samiec na tle haremu samic. Rodzaj *Callorhinus* stanowi najprawdopodobniej najwcześniejsze odgałęzienie drzewa ewolucyjnego żyjących współcześnie uchatkowatych. Tak, jak jego odlegli przodkowie, żyje w wodach północnego Pacyfiku. [Zdj.](#) M. Boylan (domena publiczna).

nazywane tu wyrostkami nadoczodołowymi (*supraorbital process*, ang.). Charakterystyczna dla uchatkowatych jest również obecność poprzecznej bruzdy na koronach siekaczy, która nadaje tym zębom dwu-guzkowy charakter (ryc. 27). Zęby policzkowe uchatek uległy daleko idącemu uproszczeniu – proces ten zaszedł o wiele dalej, niż w przypadku fokowatych, które mają zęby z wyraźnie wyodrębnionymi guzkami, niekiedy o złożonej formie (np. plemię Lobodontini w obrębie podrodziny Monachinae).

Najstarszą opisaną uchatką jest *Eotaria crypta* z najwcześniejszego środkowego miocenu (ok. 16 mln lat temu) Kalifornii (USA). Zwierzę jest znane jedynie z fragmentu żuchwy z zachowanym uzębieniem. Cechy zębów są pośrednie pomiędzy pierwotniejszymi Pinnipedimorpha, a współczesnymi uchatkami. Przed opisaniem *Eotaria crypta*, tytuł najstarszej uchatki należał do osobnika prawdopodobnie należącego do kopalnego rodzaju *Pithanotaria*. Jego skamieniałości liczą sobie ok. 13 mln lat i również pochodzą z Kalifornii. Kolejne kopalne uchatki są już wyraźnie młodsze – pochodzą z późnego miocenu oraz wczesnego pliocenu Japonii, Kalifornii i Meksyku (ok. 8 – 5 mln lat temu). Zwierzęta te są



Ryc. 30. Uchatka patagońska (*Otaria flavescens*, Otariidae) – samiec (z tyłu) otoczony haremem samic. [Zdj.](#) Nestor Galina ([CC BY 2.0](#)); zmieniono.

zaliczane do rodzajów *Pithanotaria* oraz *Thalassoleon*. Warty wspomnienia jest również plejstocénski *Hydrarctos* z Peru (Ameryka Południowa). Jest to najstarsza opisana uchatka z półkuli południowej. Z zapisu kopalnego znani są również wymarli przedstawiciele wciąż istniejących rodzajów. Najstarszym tego typu zwierzęciem jest *Callorhinus gilmorei* (ryc. 28) z pliocenu i plejstocenu Kalifornii, Meksyku i Japonii – wymarły kuzyn współczesnego koticzaka niedźwiedziowatego (*Callorhinus ursinus*; ryc. 29).

Poza wymienionymi przykładami, zapis kopalny uchatek jest niestety bardzo fragmentaryczny i ubogi. Szczątki niektórych ze współczesnych gatunków pojawiają się tu i ówdzie w osadach plejstocénских. Sugeruje to, że znaczne, współczesne zróżnicowanie uchatek (16 gatunków, z czego 11 występuje obecnie na półkuli południowej) może być wynikiem stosunkowo niedawnej radiacji. Gałęzią ewolucyjną współczesnych uchatek, która oddzieliła się od pozostałych najwcześniej była najpewniej ta rodzaju *Callorhinus* (ryc. 29), który wciąż bytuje w północnym Pacyfiku. Ewolucyjne pokrewieństwa pozostałych rodzajów wciąż są tematem analiz i dociekań.

Uchatkowate są tradycyjnie dzielone na dwie podrodziny – uchutki („Otariinae”) i kotiki („Arctocephalinae”). Uchatki cechują się posiadaniem jedynie włosów okrywowych, podczas gdy kotiki mają również gęsty podszerstek. W obydwu grupach dalsze części płetw są nagie. Kotiki są generalnie mniejsze od uchatek i posiadają bardziej spiczasto zakończone nosy,

podczas gdy pysk uchatek jest z przodu bardziej płaski. Kotiki obejmują rodzaje *Arctocephalus* oraz *Callorhinus*. Wszystkie pozostałe rodzaje to uchutki. Badania genetyczne wykazują jednak, że obydwie podrodziny są parafiletyczne, wobec czego nieważne. Sam rodzaj *Arctocephalus* jest prawdopodobnie również parafiletyczny. Na chwilę obecną nie ma jednak konsensusu, co do realnych pokrewieństw ewolucyjnych w obrębie uchatkowatych. W związku z powyższym, w niniejszym tekście pisząc o uchatkach mamy na myśli wszystkie uchatkowate i używamy tych dwóch nazw zamiennie.

Uchatkowate różnią się pomiędzy sobą rozmiarami, kształtem czaszki i pyska, czy proporcjami kończyn. Generalnie są jednak dość konserwatywne pod względem budowy anatomicznej i trybu życia. Wszystkie mają jednolite umaszczenie, najczęściej w jakimś odcieniu brązu. W zasadzie wszystkie są oportunistkami żywieniowymi, polującymi na ryby, głowonogi i skorupiaki (w tym kryl). Niemal wszystkie gatunki praktykują (przypuszczalnie pierwotną dla płetwonogich) technikę łączącą zassanie zdobyczy do pyska z szybkim kłapnięciem szczękami i nadzianiem ofiary na stożkowate zęby. Jedynie uchątka patagońska (*Otaria flavescens*; ryc. 30) wykazuje dalej posunięte adaptacje anatomiczne do polowania przez „zasysanie”. Jak do tej pory, nie wykazano jednak, żeby jej technika łowiecka rzeczywiście różniła się od innych uchatek. Dieta uchutki patagońskiej jest podobna do pozostałych przedstawicieli rodziny.

U wszystkich uchatkowatych występuje silny dymorfizm płciowy. Samce niektórych gatunków mogą być nawet czterokrotnie większe od samic i mają bardziej masywną budowę. To właśnie u samców można zaobserwować najwyraźniejsze różnice międzygatunkowe. Samice uchatek tworzą w okresie rozrodczym mniejsze bądź większe kolonie (ryc. 30, 31), zawłaszczając dla siebie powierzchnie nadmorskich plaż. Samce przybywają na plażę wcześniej i ustalają swoje terytoria. W tym czasie, a także po przybyciu samic, zaciekle rywalizują między sobą, atakując m.in. głowę przeciwnika. Uważa się, że duże, płaskie wyrostki nadoczodołowe kości czołowych (ryc. 27) chronią wówczas ich oczy przed uszkodzeniami. Kiedy samice znajdują się już na plaży, samce starają się zmonopolizować dostęp do tyłu z nich, ilu potrafią. Zwykle jest to od kilku do kilkunastu samic. Różne gatunki stosują różne taktyki, a czasami zmieniają się one w obrębie pojedynczego gatunku, zależnie od warunków. Czasem samce skupiają się raczej na obronie danego obszaru plaży, ale pozwalają na swobodne przemieszczanie się samic pomiędzy terytoriami. W innych przypadkach, samce pilnują raczej samic, nie dając im opuścić swojego terytorium – w zabiegach tych potrafią być nawet dość agresywne.

W przeciwieństwie do fok, samice nie poszczą tak intensywnie i kiedy nie karmią młodych mlekiem, odbywają nawet kilkudniowe wyprawy łowieckie. Z drugiej strony, okres karmienia trwa u uchatek zwykle dłużej niż u większości fok. W skrajnych przypadkach, jak u kotika galapagoskiego (*Arctocephalus galapagoensis*), może on trwać nawet 18 miesięcy. Ponieważ sezon rozrodczy u uchatek jest schynchronizowany pomiędzy samicami i powtarza się co 12 miesięcy, kolejny potomek przychodzi na świat jeszcze w trakcie karmienia mlekiem starszego osobnika. Podobnie długi okres laktacji ma uchotka australijska (*Neophoca cinerea*). W przypadku tej uchutki, sezon rozrodczy nie powtarza się jednak co 12 miesięcy, ale właśnie co około 18 miesięcy i nie jest zsynchronizowany pomiędzy samicami, tak jak u innych gatunków. Młode zaczynają przechodzić na pokarm stały i aktywnie polować na krótko przed odstawieniem od mleka matki.

Uchatki potrafią oczywiście nurkować, ale generalnie nie są w tym aż tak dobre, jak foki i zazwyczaj polują w stosunkowo płytkich, szelfowych wodach. Nie znajdziemy wśród nich rekordzistek na miarę słoń morskich (rodzaj *Mirounga*, Monachinae, Phocidae). Tym niemniej, samice niektórych gatunków są zdolne schodzić nawet na ok. 400 m głębokości. Dzięki swojej technice pływackiej, uchutki są bardzo szybkie i zwinne. Dzięki temu są w stanie polować na ryby, które sprawiłyby trudności niejednej focie.

Skamieniałości wskazują, że uchatkowate pojawiły się najprawdopodobniej w północnym Pacyfiku i również dzisiaj występują tam licznie w wodach pomiędzy Ameryką Północną i Azją. Przede wszystkim, zwierzęta rozprzestrzeniły się wzdłuż południowych (zarówno zachodnich, jak i wschodnich) wybrzeży Ameryki Południowej, na Galapagos oraz żyją w wodach wokół Antarktydy, a także w najbardziej południowej części Afryki, wzdłuż południowych wybrzeży Australii, wokół Tasmanii i Nowej Zelandii. Obecnie większość gatunków jest związanych z półkulą południową. Uchatkowate nie występują w północnym Atlantyku. W Oceanie Arktycznym nigdy nie stwierdzono ani kopalnych, ani współczesnych uchatkowatych.

2.2.3. Morsowate (Odobenidae)

Współcześnie, morsowate (Odobenidae) są reprezentowane tylko przez jeden gatunek arktycznego morsa (*Odobenus rosmarus*; ryc. 31), który wyraźnie różni się zarówno od fok, jak i uchatek. Zwierzę jest łatwo rozpoznawalne po swoim krótkim, szerokim pysku, z którego wystają długie górne kły. Występują one u obydwu płci i służą między innymi do wyrąbywania i utrzymywania dziur w lodzie. Zwierzęta używają ich też niekiedy jak haków, którymi



Ryc. 31. Mors arktyczny (*Odobenus rosmarus*, Odobeninae, Odobenidae) – samiec. Współczesny mors jest wyspecjalizowany w żywieniu się mięczakami, które wysysa wprost z ich muszli i połyka w całości. Charakterystyczne, długie kły służą zwierzętom na pokaz, ale są również używane do wyrąbywania dziur w lodzie, a także spełniają rolę czekanów, kiedy morsy wychodzą z wody na lód. Samce używają ich również w trakcie walk o dominację. [Zdj.](#) Joel Garlich-Miller, U.S. Fish and Wildlife Service (domena publiczna).

przytrzymują się wychodząc z wody na krę lodu. Kły samców są zwykle nieco grubsze i dłuższe. Prócz wymienionych wcześniej zadań, samce wykorzystują je również do walk o dominację.

Pozostałe uzębienie morsów również uległo znaczącej modyfikacji – przede wszystkim redukcji. Poszczególne osobniki mogą posiadać odmienną liczbę zębów, ale najczęściej (poza kłami) występują u nich jedynie szerokie, kołkowate zęby przedtrzonowe o pojedynczym korzeniu (ryc. 33). Morsy odżywiają się przede wszystkim morskimi mięczakami, głównie małżami. Miękkie ciało ofiary jest po prostu wysysane z muszli do pyska i połykane w całości, bez gryzienia. Za ścieranie się przedtrzonowców odpowiada prawdopodobnie głównie osad pobierany do pyska wraz z pokarmem, a nie gryzienie zdobyczy. W skład diety morsów mogą wchodzić też liczne inne miękkociągłe organizmy zasiedlające dno morskie. Niektóre wyjątkowo rosłe samce wyspecjalizowały się również w polowaniach na foki i odżywiają się ich tłuszczem (ich zęby nie nadają się do cięcia, czy przeżuwania mięsa). Nie jest to jednak typowe źródło pożywienia dla większości przedstawicieli gatunku – zachowania takie wykazano u ok. 10% populacji pacyficznego podgatunku morsa.

Przednie płetwy morsów mają wewnętrzną budowę zbliżoną do uchatek. Są jednak proporcjonalnie mniejsze w stosunku do reszty ciała i nie stanowią głównego źródła napędu. Pod tym względem, morsy bardziej przypominają foki – napędzają się głównie z użyciem bocznych wygięć lędźwiowego odcinka kręgosłupa oraz tylnych płetw. Nie są jednak tak wyspecjalizowane w tym kierunku, jak foki, a ich tylne kończyny mogą być podciągane pod tułów na lądzie, tak jak kończyny uchatek. Ten brak specjalizacji objawia się też w częstszym wykorzystywaniu przednich płetw do generacji napędu niż w przypadku fok – szczególnie przy powolnym pływaniu i manewrowaniu przy dnie, gdzie zwierzęta żerują.

Ciąża u morsów trwa bardzo długo. Podobnie, jak u wielu innych płetwonogich, po zapłodnieniu dochodzi do czasowego zahamowania rozwoju zarodka, który zagnieżdża się w ścianie macicy i zaczyna rozwijać dalej po około 3-4 miesiącach. Właściwa ciąża trwa kolejne 11 miesięcy. Łącznie daje to około 15 miesięcy i w praktyce wyklucza samicę z udziału w kolejnym sezonie godowym. Co więcej, w przeciwieństwie do większości płetwonogich, po narodzinach potomka samica zachowuje ograniczoną płodność do puki nie odkarmi go mlekiem, co może zajmować ponad rok. W ten sposób, samice morsów rodzą młode średnio co trzy lata.

Morsowate nie zawsze jednak wyglądały i żywiły się tak, jak ich jedyny współczesny reprezentant. Pierwsze morsowate pojawiły się pod koniec wczesnego miocenu, ok. 18-16 mln lat temu. Są reprezentowane przez rodzaje *Prototaria* (Japonia) i *Proneotherium* (Oregon, USA). Zwierzęta te nie miały powiększonych kłów, a ich zęby policzkowe miały typowy, stożkowaty charakter i dwa korzenie. Zwierzęta najpewniej cechowały się różnorodną dietą charakterystyczną dla większości płetwonogich – łączącą w sobie ryby, głowonogi i inne morskie stworzenia. Na tym wczesnym etapie ewolucji, morsowate odróżniały się od pozostałych rodzin płetwonogich jedynie szczegółami budowy czaszki i uzębienia. Już najwcześniejsze formy miały charakterystyczne wyrostki obrzeżające po bokach nozdrza wewnętrzne (z tyłu podniebienia). Paradoksalnie, jest to cecha, która zanikła u form zaawansowanych. Inną cechą jest obecność wyrostków przedczołowych współtworzonych przez kości czołowe i szczękowe. Ponadto, w czasie gdy wszystkie inne płetwonogie upraszczały swoje zęby policzkowe, przedtrzonowce wczesnych morsów ulegały raczej komplikacji, zyskując np. nowe guzki. Poza takimi specyficznymi cechami anatomii, pierwotne morsowate były bardzo podobne do wcześniejszych, bazalnych Pinnipedimorpha, jak np. *Enaliarctos*.

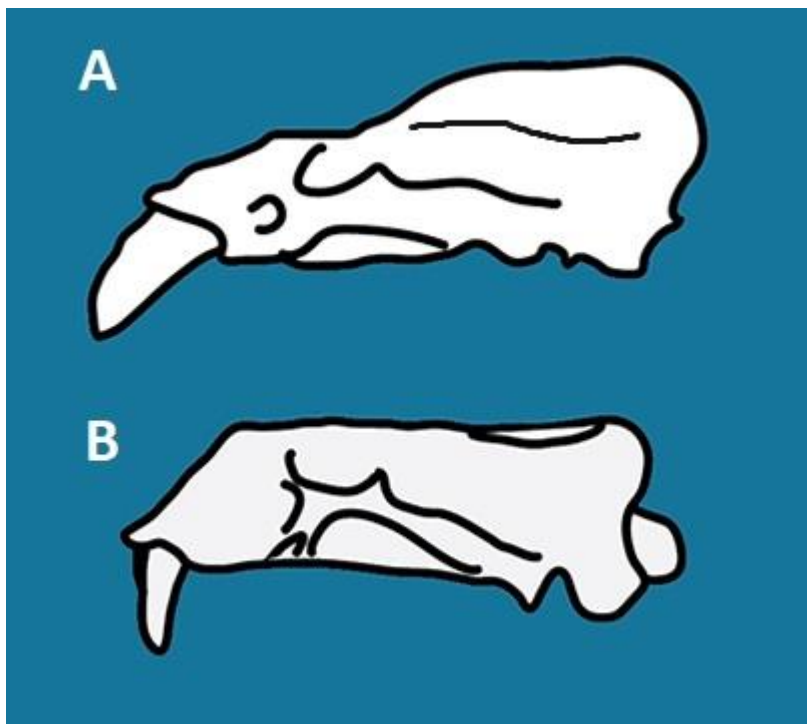


Ryc. 32. *Titanotaria orangensis* (Odobenidae) – 6,6-5,8 mln lat temu. *Titanotaria* jest przedstawicielką bazalnych morsowatych, które nie miały zaawansowanych cech anatomicznych dzisiejszych morsów, jak np. powiększone górne kły. Zwierzęta te żyły i polowały zapewne podobnie do wcześniejszych, bazalnych Pinnipedimorpha. [Ryc. Magallanes i wsp., 2018 \(CC BY 4.0\)](#); zmieniono.

Odobenidae szybko się różnicowały i wkrótce do *Prototaria* i *Proneotherium* dołączyło wiele nowych rodzajów i gatunków. Na tą chwilę wyróżnia się przynajmniej 21 gatunków zaliczanych do 18 rodzajów (wiele z nich jest jedno-gatunkowych). Niemal wszystkie znane formy związane są bądź ze wschodnim (Ameryka Północna), bądź z zachodnim (Japonia) wybrzeżem północnego Pacyfiku.

Bazalne, anatomicznie pierwotne morsowate (ryc. 32) rozwijały się i różnicowały w przybliżeniu do późnego miocenu, ok. 7 mln lat temu. Mniej więcej w tym czasie dołączyły do nich bardziej zaawansowane formy (Neodobenia), takie jak np. *Gomphotaria* (ryc. 33 A). Wraz z rodzajem *Dusingnathus* (ryc. 33 B) i być może również *Pontolis*, jest ona zwykle włączana do podrodziny Dusingnathinae. Znamienna dla tej grupy jest tendencja do powiększania zarówno górnych, jak i dolnych kłów, które są pochylone do przodu. Skala zjawiska jest jednak zróżnicowana pomiędzy gatunkami. Ekstremum reprezentuje *Gomphotartia pugnax* (ryc. 33 A). Zarówno kły, jak i zęby policzkowe ulegały intensywnemu ścieraniu w ciągu życia tych zwierząt. Spekuluje się, że mogły one odżywiać się mięczakami, tak jak współczesne morsy, ale w przeciwieństwie do nich, nie wysysały ofiar z ich muszli, ale po prostu miażdżyły je zębami. Hipoteza ta nie została dotychczas potwierdzona dodatkowymi badaniami.

Nowsze analizy sugerują parafiletyczność podrodziny. W rzeczywistości, może ona reprezentować raczej „poziom ewolucyjny” (*grade*, ang.) i łączy różne ze sobą spokrewnione



Ryc. 33. Schematyczne szkice czaszek reprezentantów podrodziny Dusignathinae (Neodobenia, Odobenidae). **A.** *Gomphotaria pugnax*, **B.** *Dusignathus seftoni*. [Ryc.](#) Magallanes i wsp., 2018 ([CC BY 4.0](#)); zmieniono.

formy bazalne względem rzeczywiście monofiletycznej podrodziny Odobeninae (do której należy m.in. współczesny mors).

Najprzewodniejszym członkiem podrodziny Odobeninae był *Aivukus* (późny miocen, ok. 7,5 – 5,4 mln lat temu; ryc. 34), który paradoksalnie nie posiadał powiększonych kłów. Zwierzę cechowało się zapewne pierwotną, zróżnicowaną dietą. Stosunkowo bliskie pokrewieństwo *Aivukus* ze współczesnym morsem zdradzają jednak zaawansowane cechy budowy czaszki.

W zasadzie wszystkie pozostałe formy zaliczane do Odobeninae (tworzące razem mniejszy kład - plemię Odobenini), cechowały się już mniej lub bardziej rozwiniętymi adaptacjami do pozyskiwania pokarmu poprzez zasysanie go do pyska bez udziału zębów. Zęby, zwolnione z odpowiedzialności za obróbkę pokarmu, mogły zacząć swobodnie ewoluować w innym kierunku. Wszystkie Odobenini posiadały powiększone górne kły, wewnętrznie budowane przez tzw. globularną zębinę – charakterystyczną tylko dla tego plemienia. Główną rolą kłów była i pozostaje rola „pokazowa”, a w ostateczności rola „bojowa”. Im lepiej odżywiony i silniejszy osobnik, tym jego kły są dłuższe i mocniejsze. Współczesne morsy rozwiązują swoje dysputy prezentując sobie nawzajem kły. Odchylają głowę do tyłu, tak aby końce kłów celowały

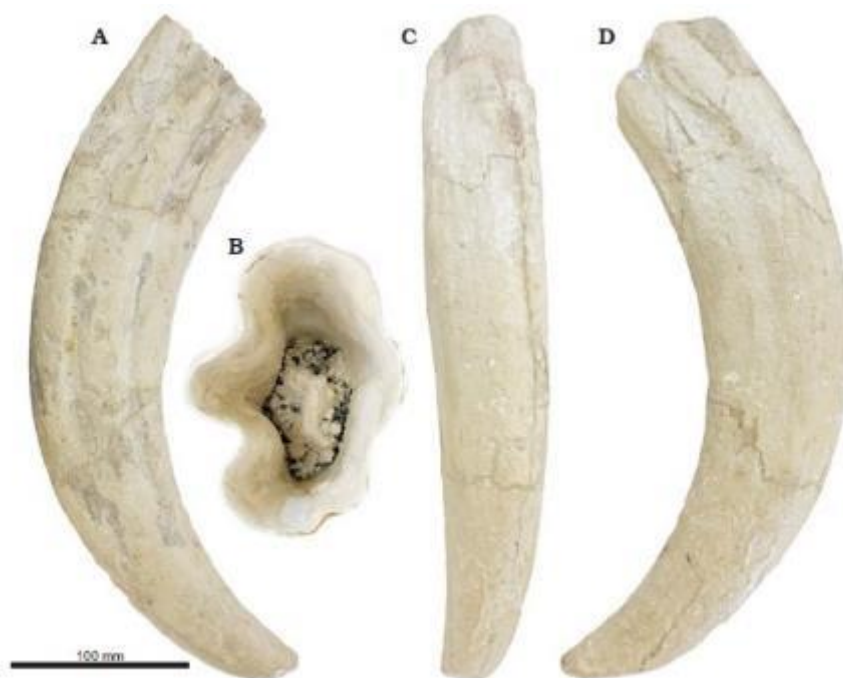


Ryc. 34. Schematyczny szkic czaszki *Aivukus cedrocensis* (Odobeninae, Neodobenia, Odobenidae). [Ryc.](#) Magallanes i wsp., 2018 ([CC BY 4.0](#)); zmieniono.

w przeciwnika. Jeśli taka perswazja nie wystarcza, dochodzi do walki, której efektem mogą być krwawe rany na głowach, a przede wszystkim na karkach obydwu rywali. O ile rany są krwawe, to uważa się, że podobnie jak w przypadku słoni morskich (rodzaj *Mirounga*, Monachinae, Phocidae), na ogół są niegroźne dla życia zwierząt. Samice również mogą „dyskutować” ze sobą w ten sposób, ale taki rodzaj perswazji jest szczególnie użyteczny dla samców w okresie godowym, kiedy konkurują ze sobą o dostęp do samic. Możliwość wyrąbywania i utrzymywania otworów w pokrywie lodowej, czy też wspomaganie się łkami przy wychodzeniu z wody, są to jedynie pożyteczne skutki uboczne posiadania tak imponującego oręża – wiele spośród kopalnych Odobenini żyło w całkiem ciepłych wodach, gdzie kier lodowych najzwyczajniej w świecie nie było. Mimo to, dysponowały okazałymi łkami.

Mors arktyczny (*Odobenus rosmarus*) nie jest najbardziej zaawansowanym anatomicznie przedstawicielem Odobenini. Wymarły z początkiem plejstocenu rodzaj *Valenictus* całkowicie utracił zęby policzkowe. W ten sposób odbiegł dalej od anatomii swoich przodków, niż uczynił to obecnie żyjący gatunek. Zwierzę cechowało się też większymi rozmiarami i bardzo masywnym szkieletem. Tą ostatnią cechą interpretuje się jako formę balastu, który pomagał zwierzęciu pozostawać w zanurzeniu w ciepłych, przesyconych solą wodach płoceńskiego Morza Temblor (obecnie Temblor Range w Kalifornii, USA) i Zatoki San Diego (Kalifornia, USA).

Skamieniałości Odobenini znane są również z Atlantyku. Są to gł. izolowane kły, a także fragmenty czaszek bądź żuchw znajdujące na Florydzie, wzdłuż wschodniego wybrzeża Ameryki Północnej, a także w Belgii, Holandii, Anglii, a nawet w Maroku. Pierwotnie były one zaliczane do kilku różnych gatunków, które obecnie traktuje się jako pojedynczy – *Ontocetus emmonsii*. Najstarsze skamieniałości tego zwierzęcia mają około 5,8 mln lat (najpóźniejszy miocen). Najmłodsze z kolei mają około 1,8-1,1 mln lat. *Ontocetus* był



Ryc. 35. *Ontocetus emmonsii* (Odobenini, Odobeninae, Odobenidae) – 5,8-1,1 mln lat temu – górny prawy kieł zwierzęcia. **A.** w widoku językowym (od strony wewnętrznej), **B.** widok od góry, uwidaczniający charakterystyczną dla Odobenini strukturę wewnętrzną, **C.** w widoku od przodu, **D.** w widoku wargowym (od strony zewnętrznej).
[Ryc.](#) Boessenecker i wsp., 2018 ([CC BY 4.0](#)).

nieznacznie większy od współczesnego morsa i różnił się od niego m.in. sposobem wykształcenia [kłów](#) (ryc. 35), które były proporcjonalnie krótsze, bardziej zagięte, masywniejsze i silniej boczenie spłaszczone. Miały też wyraźne, stosunkowo głębokie bruzdy biegnące po wewnętrznej (językowej) stronie korony.

Obecność *Ontocetus* w Japonii na początku pliocenu sugeruje, że gatunek wyodrębnił się jeszcze w Pacyfiku. Do Atlantyku zwierzęta przedostały się bądź przez Arktykę (Cieśnina Beringa otworzyła się ok. 5,5 mln lat temu) bądź przez Przesmyk Panamski, tak jak wcześniej domniemani protoplaści fokowatych. Przy obecnym stanie wiedzy, droga północna wydaje się jednak prawdopodobniejsza. Przesmyk Panamski uległ ostatecznemu zamknięciu w środkowym pliocenie, ok. 3,7 – 3,1 mln lat temu.

W czasie swojego rozprzestrzeniania się w późnym plejstocenie, współczesny mors (*Odobenus rosmarus*) korzystał już niewątpliwie z drogi północnej - przez Cieśninę Beringa. Najstarsze skamieniałości *Odobenus rosmarus* nie są starsze niż ok. 244 tys. lat. Część z nich pochodzi ze stanowisk położonych wyraźnie na południe od współczesnego zasięgu. Być może

ma to związek ze zmieniającym się w plejstocenie zasięgiem morskiego lodu, który w czasie glacjałów (zlodowaceń) mógł sięgać o wiele dalej na południe.

Zasięg współczesnego morsa jest ograniczony do zimnych wód Oceanu Arktycznego, rozlewających się wokół bieguna północnego. Wyróżnia się dwa podgatunki. Mors pacyficzny zamieszkuje wody Morza Beringa i Morza Czukockiego – migrując pomiędzy nimi wraz ze zmieniającym się w ciągu roku maksymalnym zasięgiem morskiego lodu. Izolowana populacja występuje również w Morzu Łaptiewów (północne wybrzeże Rosji). Mors atlantycki występuje w Morzu Karskim oraz w Morzu Barentsa, aż po wybrzeża Swalbardu. Kolejna populacja zamieszkuje wody u wybrzeży Grenlandii, Morze Baffina i wody na południe od Ziemi Baffina, po północne wybrzeża Ameryki Północnej (z wyłączeniem Zatoki Hudsona). Wiele spośród kopalnych form, w tym *Valenictus*, żyło również w cieplejszych rejonach Pacyfiku, m.in. u wybrzeży Kalifornii.

Nagły spadek zróżnicowania morsowatych nastąpił w plejstocenie. Przyczyna tego zjawiska nie jest całkiem jasna. Niewykluczone, że miało to jakiś związek z ówczesnym, intensywnym różnicowaniem się współczesnych gatunków fok i uchatek, które wyparły morsy z większej części obszaru Pacyfiku.

W przeszłości, pozycja systematyczna morsów często się zmieniała. Część badaczy uważała je za bliżej spokrewnione z fokowatymi, niż z uchatkowatymi. Obecnie, większość badań molekularnych potwierdza bliższe pokrewieństwo z tymi ostatnimi. Wraz z uchatkowatymi, morsowate tworzą nadrodzinę Otarioidea. Drogi ewolucyjne morsowatych i uchatkowatych rozeszły się prawdopodobnie ok. 22,76 mln lat temu.

2.2.4. Desmatophocidae

Rodzina Desmatophocidae stanowi grupę łączącą w sobie wyłącznie kopalne formy płetwonogich. Pozycja systematyczna tych zwierząt do dzisiaj pozostaje tematem sporów i badań. Historycznie, grupa ta była traktowana jako podrodzina uchatek (Otariidae). Po tym, jak wykazano monofiletyczność wszystkich współczesnych płetwonogich, Desmatophocidae zaczęto łączyć bliskim pokrewieństwem z fokowatymi (Phocidae). Wówczas, na podstawie cech anatomicznych, z fokowatymi łączono też morsowate (Odobenidae). Razem, te trzy rodziny tworzyły kład Phocomorpha. Tym niemniej, wszystkie badania genetyczne, jakie do tej pory



Ryc. 36. *Allodesmus* sp. (Desmatophocidae) – 16-9 mln lat temu – zrekonstruowany szkielet. [Zdj.](#) Momotarou2012 ([CC BY-SA 3.0](#)).

przeprowadzono, wykazują bliższe pokrewieństwo morsowatych z uchatkami niż z fokami. W przypadku wymarłej rodziny Desmatophocidae nie możemy się niestety posilić genami – pozostają nam tylko cechy anatomiczne. O ile obecnie morsowate łączy się bliskim pokrewieństwem z uchatkowatymi, utartym schematem pozostaje łączenie Desmatophocidae z fokowatymi. Niektóre, nowsze badania (ryc. 3), w tym Patersona i wsp. (2020), wskazują jednak ponownie na przynależność do Otarioidea, czyli kladu zawierającego poza tym uchatkowate (Otariidae) i morsowate (Odobenidae). W tym scenariuszu, linia ewolucyjna Desmatophocidae oddzieliła się od tej wiodącej do kladu Otariidae-Odobenidae ok. 25 mln lat temu.

Skamieniałości Desmatophocidae należą do najstarszych znanych spośród wszystkich koronnych płetwonogich. Rodzaj *Desmatophoca* pojawia się w zapisie kopalnym w skałach wczesno-miocenowych, mających około 23 mln lat. Około 16 mln lat temu, w środkowym miocenie, został on zastąpiony rodzajem *Allodesmus* (ryc. 36; przez moment obydwa rodzaje występowały równolegle). W obrębie tego ostatniego wyróżnia się szereg gatunków, których szczyt zróżnicowania przypada właśnie na środkowy miocen. W późnym miocenie nastąpił spadek liczebności tych zwierząt i ostatni przedstawiciele *Allodesmus* wyginęli prawdopodobnie ok. 9 mln lat temu. Część badaczy rozбивa *Allodesmus* na kilka różnych

rodzajów. Wszystkie Desmatophocidae znane są z wybrzeży północnego Pacyfiku (z Ameryki Północnej oraz z Japonii).

Desmatophocidae posiadały cechy anatomiczne pośrednie pomiędzy uchatkami i fokami. Wydaje się, że zarówno ich przednie, jak i tylne płetwy były dość dobrze przystosowane do generowania napędu pod wodą. Kilka niemal kompletnych szkieletów rodzaju *Allodesmus* sugeruje, że zwierzęta te miały bardzo dobrze unerwiony tułów oraz kończyny. Cecha ta nie występuje u uchatki, za to zbliża Desmatophocidae do morsowatych. Pomimo bliższego pokrewieństwa z uchatkami niż z fokami, współczesny mors pływa z użyciem głównie „tylnego napędu” (a płetw przednich używa akcesorycznie). Skłania to część badaczy do interpretowania *Allodesmus*, jako również wykorzystującego przede wszystkim tylne płetwy do napędzania się pod wodą. Z kolei dokładna analiza proporcji pomiędzy poszczególnymi elementami szkieletu prowadzi do odmiennych wniosków. Sugeruje ona raczej, że *Allodesmus* (a także niektóre kopalne morsowate) wpisuje się w plan budowy charakterystyczny dla zwierząt napędzających się w wodzie za pomocą przednich kończyn, w tym uchatki. Budowa kręgosłupa wskazuje z kolei na hybrydowy typ lokomocji, jak u morsa, ale w przeciwieństwie do niego, z dominacją płetw przednich.

Desmatophocidae posiadały ponadto stosunkowo długie czaszki, zaopatrzone w proporcjonalnie duże oczodoły. Połączenie pomiędzy kością łuskową i jarzmową (tworzącymi łuk jarzmowy) było bardzo masywne (podobnie, jak u fokowatych). W szczękach tych zwierząt tkwiły bardzo masywne zęby policzkowe. Dość duże były też kły i upodobnione do kłów siekacze. Towarzyszyły temu masywne i głębokie żuchwy, z dużymi polami przyczepu dla mięśni. Cechy te sugerują, że przedstawiciele rodziny mogli charakteryzować się dość imponującą siłą zgryzu. Nie jest jednak jasne, jak ta siła była wykorzystywana. Badacze proponują dla tych zwierząt strategię łowiecką przypuszczalnie pierwotną dla płetwonogich, polegającą na zassaniu ofiary z wodą do pyska, a następnie nadzianiu jej na kołkowate zęby policzkowe przez szybkie zamknięcie szczęk.

Szczyt rozwoju Desmatophocidae, przypadający na środkowy miocen, pokrywa się z występującym w tym okresie optimum klimatycznym. Innymi słowy, na świecie było wówczas stosunkowo ciepło. W późnym miocenie, kiedy wyginęli ostatni przedstawiciele rodziny, klimat zaczął się już wyraźnie ochładzać, a w Pacyfiku pojawiły się morsowate, które były być może lepiej przystosowane do takich warunków.

3. Wodne adaptacje płetwonogich

Przyglądając się płetwonogim łatwo dostrzeżemy, że nie przystosowały się one do wodnego życia tak dalece, jak współczesne walenie (Cetacea), czy syreny (Sirenia). Przedstawiciele tych grup spędzają całe życie w wodzie. Wiele spośród płetwonogich spędza jednak znaczną część czasu na lądzie – czy to w przerwach pomiędzy wyprawami łowieckimi, czy to w okresie wymiany futra, czy wreszcie w okresie rozrodczym. Stąd też czasami traktuje się je, jako zwierzęta prowadzące „pół-wodny” tryb życia. Jest to jednak bardzo szeroka kategoria, do której wrzuca się wszystkie zwierzęta, których tryb życia w jakiś sposób obejmuje zarówno środowisko lądowe, jak i wodne. W tej samej kategorii można umieścić współczesne wydry, krokodyle, czy nawet niektóre, polujące na ryby koty. W tym kontekście, płetwonogie jawią się jednak jako wysoce wyspecjalizowane do życia w środowisku wodnym.

Najbardziej oczywiste są zmiany w anatomii ich kończyn, którym zawdzięczają swoją nazwę. Nawet o uchatkach i morsach trudno jest powiedzieć, żeby poruszały się zgrabnie po lądzie, pomimo tego, że zachowały zdolność podciągania kończyn pod tułów. Nie ma wątpliwości, że w swojej ewolucji, łapy płetwonogich zostały podporządkowane zadaniom związanym ze sprawnym poruszaniem się w toni wodnej. Otwartym pozostaje pytanie, jaki był pierwotny „styl pływacki” płetwonogich, z którego wyewoluowały te obserwowane u form współczesnych. Wygląda na to, że pierwotne płetwonogie, takie jak *Enaliarctos* (ryc. 5), nie były szczególnie wyspecjalizowane ani w kierunku „napędu na tył”, ani „na przód”, jeśli porównamy je ze współczesnymi kuzynami. Tym niemniej zwykło się przyjmować, że przednie płetwy *Enaliarctos* odgrywały nieco większą rolę w napędzaniu się pod wodą, niż tylne. Nowsze badania, zarówno nad kopalnymi, jak i współczesnymi płetwonogimi, sugerują jednak odwrotny scenariusz, w którym to tylne kończyny stanowiły dominujące źródło napędu. Ma to sens również ze względu na fakt, że *Enaliarctos* wciąż posiadał chwytne przednie łapy, zakończone pazurami, których mógł używać do łapania i przytrzymywania ofiary, podobnie jak współczesne foki z podrodziny Phocinae.

Jednocześnie, współczesne płetwonogie nie różnią się pod względem „stylu pływackiego” aż tak bardzo, jak zwykło się o tym sądzić. W gruncie rzeczy, foki, morsy i uchatki dysponują bardzo podobnym zestawem ruchów. Foki jak najbardziej mogą napędzać się pod wodą przednimi płetwami – zarówno Phocinae, jak i Monachinae. Robiąc to, wykonują ruchy analogiczne do uchatek. Z kolei uchatki, o ile robią to tylko sporadycznie, mogą napędzać się

tylnymi kończynami analogicznie do fok. Jaki by więc nie był pierwotny „styl pływacki” *Enaliarctos*, wyprowadzenie z niego obydwu współczesnych specjalizacji wydaje się być równie łatwe.

Z drugiej strony, nie można zaprzeczyć, że foki zdecydowanie wyspecjalizowały się w „napędzie na tył”, zaś ucharki w „napędzie na przód”. Najmniej w stosunku do *Enaliarctos* zmienił się pod tym względem współczesny mors, który faworyzuje po prawdzie kończyny tylne, ale bardzo często używa też przednich płetw. Trudno jest ocenić, co pierwotnie „napędzało” specjalizację u fok i uchatek. U lądowych i wielu „pół-wodnych” drapieżników, przednie kończyny często odgrywają istotną rolę zarówno przy chwytaniu, jak i późniejszej obróbce zdobyczy. Być może w ewolucji wczesnych fok istniała presja na zachowanie tych właściwości, która utrzymała się do dzisiaj w podrodzinie Phocinae, ale zanikła u Monachinae. Tym niemniej, dla tych ostatnich było już za późno – ich tylne kończyny na tyle wyspecjalizowały się w generacji napędu, że przestawianie się na wersję alternatywną zapewne nie miało już sensu. Z drugiej strony, zwolnione z funkcji manipulacyjnych przednie łapy mogły przybrać bardziej opływowy kształt, usprawniający pełnienie funkcji sterów, hamulców, a także akcesorycznego napędu.

W ewolucji ucharkowatych, presja na zachowanie chwytanych i manipulacyjnych funkcji przednich łap musiała zaniknąć wcześniej. Z kolei ich silniejsze (niż w przypadku fok) związki z wybrzeżem, hamowały być może specjalizację kończyn tylnych tak, żeby mogły one wciąż pełnić funkcje lokomotoryczne na lądzie.

Poza tym, żaden z obydwu wariantów nie wydaje się lepszy niż drugi. Badania na ten temat są stosunkowo nieliczne, ale obydwie formy „napędu” dają w rezultacie zbliżone koszty energetyczne (tzw. koszt transportu). Po dodaniu jednak innych cech, które występują u fok i uchatek, okazuje się jednak, że istnieją pewne różnice.

Upraszczając, foki są „skonstruowane” raczej z myślą o efektywności i długotrwałym nurkowaniu. Zaadaptowały się lepiej do pełnomorskich warunków niż ucharki. Nurkując, foki ograniczają cyrkulację krwi tak, że dociera ona tylko do mózgu, najważniejszych organów i tych mięśni, które zużywają najmniej energii. W czasie naprawdę długich i głębokich eskapad, właściwie tylko mózg jest zaopatrywany w krew. Krew fok zawiera bardzo dużo czerwonych krwinek i hemoglobiny, co daje jej możliwość gromadzenia dużej rezerwy tlenowej, z której korzysta mózg w czasie zanurzenia. Pracujące mięśnie korzystają z dużych rezerw tlenowych zmagazynowanych przez występującą w ich budowie mioglobinę. Duża zawartość mioglobiny

nadaje foczemu mięsu bardzo ciemną, czasem niemal czarną barwę. Jeśli zachodzi taka potrzeba, po wyczerpaniu się rezerw mioglobiny, przechodzą na spalanie beztlenowe. Ograniczenie cyrkulacji powinno powodować wzrost ciśnienia krwi, ale foki zapobiegają temu spowalniając pracę serca – nawet do 4-6 uderzeń na minutę. Samo w sobie jest to zaletą, bo ogranicza obciążenie mięśnia sercowego, które w ten sposób zużywa mniej energii. Dzięki tym adaptacjom, niektóre gatunki fok, jak południowe słonie morskie (*Mirounga leonina*, Monachinae) mogą schodzić nawet na 2000 metrów głębokości i pozostawać w zanurzeniu przez 120 minut. Są to jednak wartości rekordowe. Większość zejść pod wodę jest krótsza (ok. 25 minut) i na mniejsze głębokości. Zazwyczaj foki starają się nie przechodzić na spalanie beztlenowe, jeśli nie ma takiej potrzeby. Przekraczanie tej bariery powoduje gromadzenie się kwasu mlekowego w tkankach, co powoduje spadek efektywności pracy mięśni, jak i wymusza dłuższe odpoczynki pomiędzy zanurzeniami. Nie wszystkie gatunki fok dysponują takimi zdolnościami nurkowymi, jak słonie morskie. Niektóre żyją i polują w wodach przybrzeżnych, których głębokość nie przekracza 300 – 400 m. Tym niemniej, o wszystkich fokach można powiedzieć, że to właśnie adaptacje do przedłużonego pozostawania pod wodą są ich głównym atutem.

Foki nurkują na wydechu. Pozbycie się powietrza z płuc zmniejsza ich wyporność i ułatwia zanurzanie. Tak, czy inaczej, na dużych głębokościach ciśnienie powoduje zapadnięcie się płuc. Płuca fok są tak skonstruowane, że mogą się bezpiecznie zapadać pod wpływem ciśnienia, nie doznając przy tym uszkodzeń. Co ważniejsze, ich budowa pozwala im się również ponownie wypełnić po wynurzeniu. Ponieważ pęcherzyki płucne zapadają się jako pierwsze, chroni to organizm przed przedostawaniem się azotu do krwi i zapobiega chorobie kasetonowej podczas późniejszego wynurzenia.

Gruba warstwa podskórnego tłuszczu nie tylko chroni przed wyziębieniem, ale również wpływa na pływerność oraz nadaje opływowy kształt ciała. Brak małżowin usznych również przyczynia się do bardziej opływowego kształtu ciała. Błona bębenkowa jest chroniona przed rozerwaniem pod wpływem ciśnienia dzięki tkance łącznej, która ma zdolność wypełniania jamy ucha środkowego, chroniąc je przed uszkodzeniami.

Uchatki nie dysponują tak grubą warstwą tłuszczu, jak foki. Tłuszcz jest wykorzystywany jako warstwa izolacyjna w większym stopniu przez „Otariinae”. „Arctocephalinae” polegają raczej na bąbelkach powietrza uwięzionych w ich gęstym futrze. Takie rozwiązanie ma tę istotną wadę,

że uwięzione powietrze zwiększa wyporność zwierząt pod wodą, utrudniając zanurzenie. Ponadto, uchatki nurkują na wdechu, co dodatkowo przyczynia się do efektu zwiększonej wyporności.

Uchatki dzielą z fokami część metabolicznych adaptacji, jak spowolniona praca serca, czy ograniczona cyrkulacja krwi. Zdolności te nie są u nich jednak tak zaawansowane, jak u fok, wobec czego nie mogą wstrzymywać oddechu aż tak długo. Maksymalny czas zanurzenia najlepiej nurkujących gatunków uchatek waha się w okolicach 20 minut, ale zwykle powietrze jest zaczerpywane co parę minut. Maksymalne głębokości to około 300 – 400 m.

Zazwyczaj jednak, uchatki nie potrzebują nurkować tak głęboko. Jeśli foki są „zaprojektowane” z myślą o wytrzymałości, to uchatki są „demonami prędkości”. Kręgosłup uchatek jest elastyczny na całej swojej długości, dając tym zwierzętom niezwykłą manewrowość. O ile fokom nie można odmówić podwodnej gracji, to ze względu na swój sztywny piersiowy odcinek kręgosłupa, nie mogą się pod tym względem mierzyć z uchatkami. Uchatki regularnie osiągają też znacznie wyższe prędkości niż foki. Takie pływanie jest oczywiście bardziej wymagające energetycznie, ale wraz ze zwinnością, pozwala tym zwierzętom polować na szybkie ryby zamieszkujące wody przybrzeżne.

O ile więc foki i uchatki mogą się wydawać powierzchownie dość do siebie podobne, w obydwu tych grupach ewolucja faworyzowała odmienne rozwiązania związane z różnymi strategiami życiowymi. W przypadku fok, natura faworyzowała „wytrzymałość”, a w przypadku uchatek „zwinność”. Współczesne morsy odziedziczyły część swoich adaptacji po wspólnym przodku z uchatkami i fokami. Są jednak wysoce wyspecjalizowanymi zwierzętami, jeśli chodzi o źródło pożywienia. Ich zdobycz (małże) zwykle nie ucieka, nie muszą być więc szybkie, tak jak uchatki. Jednocześnie żerują raczej w płytkich wodach szelfowych – nie muszą więc też być doskonałymi nurkami, jak foki. Trudno powiedzieć, jak się miały sprawy z kopalnymi morsowatymi. Niewykluczone, że formy bazalne prowadziły tryb życia zbliżony do współczesnych uchatek. Być może niektóre gatunki, tak jak uchatki, przestawiły się na „przedni napęd” i zwiększyły swoją prędkość. Nie dysponujemy jednak wystarczającymi informacjami, aby móc wyciągać pewne wnioski. Wiele aspektów ewolucji płetwonogich wciąż pozostaje dla nas enigmatycznymi, dając pole do popisu kolejnym pokoleniom badaczy.

Dr Michał Loba

Literatura źródłowa i ilustracje:

Strony internetowe:

[Aquarium of the Pacific \(kanał YouTube\)](#)

[Boessenecker R. The evolutionary history of walruses \(części 1-5\). *The coastal paleontologist, atlantic edition – perspectives on the paleontology of marine vertebrates* \(blog\). Ostatnio odwiedzono: 06.07.2021 r.](#)

[Creative Commons Search](#)

[Flickr](#)

[Jill Heinerth \(kanał YouTube\)](#)

[Karel Mestdagh \(kanał YouTube\)](#)

[Pacific walrus. U. S. Fish and Wildlife Service, Alaska Region. Ostatnio odwiedzono: 07.07.2021](#)

[Wikipedia](#)

Literatura naukowa:

Adachi T., Takahashi A., Costa D. P., Robinson P. W., Hückstädt L. A., Peterson S. H., Holser R. R., Beltran R. S., Keates Th. i Naito Y., 2021. Forced into an ecological corner: Round-the-clock deep foraging on small prey by elephant seals. *Science Advances*, tom 7, nr 20, artykuł nr eabg3628 (10 stron). [DOI: 10.1126/sciadv.abg3628](https://doi.org/10.1126/sciadv.abg3628)

Adam P. J. i Berta A., 2001. Evolution of prey capture strategies and diet in Pinnipedimorpha (Mammalia, Carnivora). *ORYCTOS*, tom 4, nr 3-8, str. 3 – 27 ([link](#)).

Bebej R. M., 2009. Swimming Mode inferred from skeletal proportions in the fossil Pinnipeds *Enaliarctos* and *Allodesmus* (Mammalia, Carnivora). *Journal of Mammalian Evolution*, nr 16, str. 77 – 97. [DOI: 10.1007/s10914-008-9099-1](https://doi.org/10.1007/s10914-008-9099-1)

Berta A. i Deméré T. A., 1986. *Callorhinus gilmorei* n. sp., (Carnivora: Otariidae) from the San Diego FORMation (Blancan) and its implications for otariid phylogeny. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, tom 21, nr 7, str. 111 – 126 ([link](#)).

Berta A., Adam P. J., 2001. Evolutionary biology of pinnipeds. W: Mazin J-M. i de Buffrénil V. (red.). *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. Verlag Dr Friedrich Pfeil, München, pp 233 – 260.

Berta A., 1994. New specimen of the Pinnipediform Pteronarctos from the Miocene of Oregon. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, numer 78, str. 1 – 30. [DOI: 10.5479/si.00810266.78.1](https://doi.org/10.5479/si.00810266.78.1)

Berta A., 2009. Pinniped Evolution. Rozdział w: *Encyclopedia of Marine Mammals (second edition)*, pod redakcją Perrin W. F., Würsig B. i Thewissen J. G. M., str. 861 – 868. [DOI: 10.1016/B978-0-12-373553-9.00199-1](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00199-1)

Blix A. S., 2018. Adaptations to deep and prolonged diving in phocid seals. *Journal of Experimental Biology*, nr 221, artykuł nr jeb182972 (13 stron). [DOI: 10.1242/jeb.182972](https://doi.org/10.1242/jeb.182972)

Boessenecker R. W. i Churchill M., 2013. A reevaluation of the morphology, paleoecology, and phylogenetic relationships of the enigmatic walrus *Pelagiarctos*. *PLoS ONE*, tom 8, nr 1, artykuł nr e54311 (17 stron). [DOI: 10.1371/journal.pone.0054311](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054311)

Boessenecker R. W. i Churchill M., 2015. The oldest known fur seal. *Biology Letters*, nr 11, artykuł nr 20140835 (4 strony). DOI: [10.1098/rsbl.2014.0835](https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0835)

Boessenecker R. W. i Churchill M., 2018. The last of the desmatophocid seals: a new species of *Allodesmus* from the upper Miocene of Washington, USA, and a revision of the taxonomy of Desmatophocidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, nr 184, str. 211 – 235. DOI: [10.1093/zoolinnean/zlx098](https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx098)

Boessenecker S. J., Boessenecker R. W. i Geisler J. H., 2018. Youngest record of the extinct walrus *Ontocetus emmonsii* from the Early Pleistocene of South Carolina and a review of Northern Atlantic walrus biochronology. *Acta Palaeontologica Polonica*, tom 63, nr 2, str. 279 – 286. DOI: [10.4202/app.00454.2018](https://doi.org/10.4202/app.00454.2018)

Deméré T. A. i Berta A., 2001. A reevaluation of *Proneotherium repenningi* from the Miocene Astoria Formation of Oregon and its position as a basal Odobenid (Pinnipedia: Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, tom 21, nr 2, str. 279 – 310 ([link](#)).

Deméré T. A. i Berta A., 2005. New skeletal material of *Thalassoleon* (Otariidae: Pinnipedia) from the Late Miocene - Early Pliocene (Hemphillian) of California. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, tom 45, nr 4, str. 379 – 411 ([link](#)).

Deméré T. A., Berta A. i Adam P. J., 2003. Pinnipedimorph Evolutionary Biogeography. Rozdział w: *Vertebrate fossils and their context : contributions in honor of Richard H. Tedford*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, nr 279, str. 32 – 76 ([link](#)).

Dewaele L., Amson E., Lambert O. i Louwye S., 2017a. Reappraisal of the extinct seal „*Phoca*” *vitulinoides* from the Neogene of the North Sea Basin, with bearing on its geological age, phylogenetic affinities, and locomotion. *PeerJ*, nr 5, artykuł nr e3316 (79 stron). DOI: [10.7717/peerj.3316](https://doi.org/10.7717/peerj.3316)

Dewaele L., Lambert O. i Louwye S., 2017b. On *Prophoca* and *Leptophoca* (Pinnipedia, Phocidae) from the Miocene of the North Atlantic realm: redescription, phylogenetic affinities and paleobiogeographic implications. *PeerJ*, nr 5, artykuł nr e3024 (56 stron).

[DOI: 10.7717/peerj.3024](https://doi.org/10.7717/peerj.3024)

Dewaele L., Lambert O. i Louwye S., 2018. A critical revision of the fossil record, stratigraphy and diversity of the Neogene seal genus *Monotherium* (Carnivora, Phocidae). *Royal Society Open Science*, nr 5, artykuł nr 171669 (31 stron). [DOI: 10.1098/rsos.171669](https://doi.org/10.1098/rsos.171669)

[10.1098/rsos.171669](https://doi.org/10.1098/rsos.171669)

Dewaele L., Lambert O. i Louwye S., 2018. A late surviving Pliocene seal from high latitudes of the North Atlantic realm: the latest monachine seal on the southern margin of the North Sea. *PeerJ*, nr 6, artykuł nr e5734 (21 stron). [DOI: 10.7717/peerj.5734](https://doi.org/10.7717/peerj.5734)

Fay F. H., 1982. Ecology and biology of the Pacific Walrus, *Odobenus rosmarus divergens* Illiger. *United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, North American Fauna*, nr 74 (279 stron) ([link](#)).

Gójska A. (red.), Pawliczka I. i Pawlaczyk P., 2012. *Program ochrony foki szarej – projekt (19.12.2012). Infrastruktura i środowisko – Narodowa Strategia Spójności* ([link](#)).

Hafed A. B., Koretsky I. A. i Rahmat S. J., 2020. Current status of pinnipeds phylogeny based on molecular and morphological data. *Historical Biology. An international Journal of Paleobiology* (15 stron). [DOI: 10.1080/08912963.2020.1795649](https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1795649)

Hocking D. P., Marx F. G., Sattler R., Harris R. N., Pollock T. I., Sorrell K. J., Fitzgerald E. M. G., McCurry M. R. i Evans A. R., 2018. Clawed forelimbs allow northern seals to eat like their ancient ancestors. *Royal Society Open Science*, nr 5, artykuł nr 172393 (12 stron). [DOI: 10.1098/rsos.172393](https://doi.org/10.1098/rsos.172393)

Hocking D. P., Marx F. G., Wang Sh., Burton D., Thompson M., Park T., Burville B., Richards H. L., Sattler R., Robbins J., Miguez R. P., Fitzgerald E. M. G., Slip D. J. i Evans A. R., 2021. Convergent evolution of forelimb-propelled swimming in seals. *Current Biology*, tom 31, nr 11, str. 2404 – 2409. [DOI: 10.1016/j.cub.2021.03.019](https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.019)

Jeanniard-du-Dot T., Trites A. W., Anrould J. P. Y., Speakman J. R. i Guinet Ch., 2016. Flipper strokes can predict Energy expenditure and locomotion costs in free-ranging northern and Antarctic fur seals. *Scientific Reports*, nr 6, artykuł nr 33912 (12 stron). [DOI: 10.1038/srep33912](https://doi.org/10.1038/srep33912)

Kienle S. S. i Berta A., 2016. The better to eat you with: the comparative feeding morphology of phocid seals (Pinnipedia, Phocidae). *Journal of Anatomy*, tom 228, nr 3, str. 396 – 413. [DOI: 10.1111/joa.12410](https://doi.org/10.1111/joa.12410)

Kohn N., Tomida Y., Hasegawa Y. i Furusawa H., 1995. Pliocene Tusked Odobenids (Mammalia: Carnivora) in the Western North Pacific, and their Paleobiogeography. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Tokyo, seria C*, tom 21, nr 3-4, str. 111 – 113 ([link](#)).

Koretsky I. A., Barnes L. G. i Rahmat S. J., 2016. Re-evaluation of morphological characters questions current views of Pinniped origins. *Vestnik Zoologii*, tom 50, nr 4, str. 327 – 354. [DOI: 10.1515/vzoo-2016-0040](https://doi.org/10.1515/vzoo-2016-0040)

Magallanes I., Parham J. F., Santos G-Ph. i Velez-Juarbe J., 2018. A new tuskless walrus from the Miocene of Orange County, California, with comments on the diversity and taxonomy of odobenids. *PeerJ*, nr 6, artykuł nr e5708. [DOI: 10.7717/peerj.5708](https://doi.org/10.7717/peerj.5708)

Mottishaw P. D., 1997. *The diving physiology of pinnipeds: An evolutionary enquiry*. Praca magisterska (133 strony), University of British Columbia.

Nyakatura K. i Bininda-Emonds O. R., 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology*, tom 10, artykuł nr 12 (31 stron). DOI: [10.1186/1741-7007-10-12](https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-12)

Paterson R. S., Rybczynski N., Kohno N. i Maddin H. C., 2020. A total evidence phylogenetic analysis of Pinniped phylogeny and the possibility of parallel evolution within a monophyletic framework. *Frontiers in Ecology and Evolution*, nr 7, artykuł nr 457 (16 stron). DOI: [10.3389/fevo.2019.00457](https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00457)

Pierce S. E., Clack J. A. i Hutchinson J. R., 2011. Comparative axial morphology in pinnipeds and its correlation with aquatic locomotory behaviour. *Journal of Anatomy*, tom 219, nr 4, str. 502 – 514. DOI: [10.1111/j.1469-7580.2011.01406.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2011.01406.x)

Poust A.W. i Boessenecker R.W., 2018. Expanding the geographic and geochronologic range of early pinnipeds: New specimens of *Enaliarctos* from Northern California and Oregon. *Acta Palaeontologica Polonica*, tom 63, nr 1, str. 25 – 40. DOI: [10.4202/app.00399.2017](https://doi.org/10.4202/app.00399.2017)

Rahmat S. J. i Koretsky I. A., 2016. First record of postcranial bones in *Devinophoca emryi* (Carnivora, Phocidae, Devinophocinae). *Vestnik Zoologii*, tom 50, nr 1, str. 71 – 84. DOI: [10.1515/vzoo-2016-0009](https://doi.org/10.1515/vzoo-2016-0009)

Rahmat S. J. i Koretsky I. A., 2018. Mandibular morphology of the mid-miocene seal *Devinophoca claytoni* (Carnivora, Phocidae, Devinophocinae). *Vestnik Zoologii*, tom 52, nr 6, str. 509 – 520. DOI: [10.2478/vzoo-2018-0052](https://doi.org/10.2478/vzoo-2018-0052)

Rybczynski N., Dawson M. R. i Tedford R. H., 2009. A semi-aquatic Arctic mamalian carnivore from the Miocene epoch and origin of Pinnipedia. *Nature*, nr 458, str. 1021 – 1024. DOI: [10.1038/nature07985](https://doi.org/10.1038/nature07985)

Tonomori W., Sawamura H., Sato T. i Kohno N., 2018. A new Miocene pinniped *Allodesmus* (Mammalia: Carnivora) from Hokkaido, northern Japan. *Royal Society Open Science*, nr 5, artykuł nr 172440 (22 strony). [DOI: 10.1098/rsos.172440](https://doi.org/10.1098/rsos.172440)

Tseng Z. J., Grohé C. i Flynn J. J., 2016. A unique feeding strategy of the extinct marine mammal *Kolponomos*: convergence on sabertooths and sea otters. *Proceedings of the Royal Society B*, nr 283, artykuł nr 2016044 (8 stron). [DOI: 10.1098/rspb.2016.0044](https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0044)

Yonezawa T., Kohno N. i Hasegawa M., 2009. The monophyletic origin of sea lions and fur seals (Carnivora; Otariidae) in the Southern Hemisphere. *Gene*, tom 441, nr 1-2, str. 89 – 99. [DOI: 10.1016/j.gene.2009.01.022](https://doi.org/10.1016/j.gene.2009.01.022)