

# Nehasnoucí hvězda – tetřívka obecný (*Tetrao tetrix*)

## *Undying star – the Black Grouse (Tetrao tetrix)*

**Jana Svobodová**

Fakulta lesnická a enviromentální ČZU, katedra ekologie a životního prostředí, Kamýčká 957, CZ-165 21 Praha 6; email: svobodovajana@fle.czu.cz

Svobodová J. 2005: Nehasnoucí hvězda – tetřívka obecný (*Tetrao tetrix*). *Sylvia* 41: 17–33.

Literární rešerše je zaměřena na silně ohrožených ptačí druh, tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*; Vyhl. MŽP č. 395/1992 Sb.). Ačkoliv bylo mnoho prací zaměřeno především na jeho neobvyklý párovací systém, kromě obsáhlé podkapitoly o lekování a kopulační úspěšnosti samců jsou zde shrnuty údaje o prostorové distribuci, početnosti, preferenci prostředí, potravě a hnízdění. Na závěr jsou uvedeny hlavní příčiny poklesu populace a existující a navrhovaná managementová opatření.

*The review focuses on a strongly endangered bird species, the Black Grouse (Tetrao tetrix; Regulation No. 395/1992 of the Ministry of the Environment of the Czech Republic). Numerous papers have dealt especially with its uncommon mating system. However, besides an extensive chapter about lekking and mating success of males, information on distribution, numbers, habitat preferences, food, and breeding is summarised. Finally, the main causes of population decline and existing as well as proposed management implications are mentioned.*

**Keywords:** Black Grouse, *Tetrao tetrix*, distribution, population size, food, habitat preferences, mating system, breeding, threat, management implications

### ÚVOD

Literární rešerše je zaměřena na jedinečný ptačí druh, tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*), který má obrovskou ekonomickou i kulturní hodnotu. Předvádění tetřívčích kohoutů na tokaništích fascinovalo lidstvo už od nepaměti, takže dokonce některé prvky projevů tokajících samců jsou napodobovány v tradičních alpských folklórních tancích. Dnes na tokaniště zavítají především ornitologové a fotografové (Storch 2000). V celém svém areálu má tetřívka obecný za sebou dlouhou historii jako lovný pták, tudíž nejstarší prameny pocházejí z mysliveckých statistik.

Rešerši jsem rozdělila do pěti tematických bloků, v nichž jsem propojila do-

sud publikované poznatky o ekologii tohoto ohroženého druhu. V mnoha případech se informace ze studií na tetřívku obecném staly předlohou pro řadu teoretických prací (např. ke studiu evoluce a důsledků lekovacích párovacích systémů) nebo naopak podpořily obecné teoretické hypotézy, z nichž některé jsem alespoň nastínila (např. hypotéza příbuzenského výběru, *kin-selection hypothesis*). Rešerše může poskytnout čtenáři nejen souhrnné informace o ekologii tetřívky, ale rovněž by mohla přispět ke zlepšení ochrany tohoto i dalších druhů s podobnými ekologickými nároky v České republice.

Pozn.: V textu operuji se slovem *lek* (a odvozeninami jako lekování, lekující). Jedná se o zkráceninu ze švédského *lek-*

*ställe* (tokaniště), která se běžně používá v anglosaské odborné literatuře.

### Rozšíření a početnost

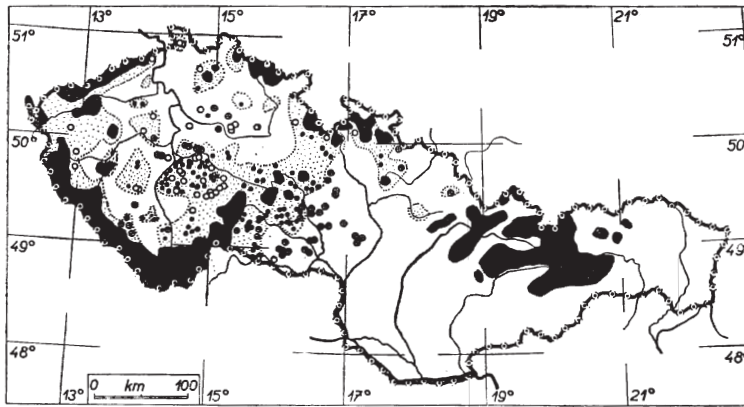
Lesní kurové čeledi Tetraonidae jsou monofyletickou skupinou zahrnující 17 žijících druhů (Hjorth 1970, Lucchini et al. 2001). Tetřívěk obecný patří k druhům s palearktickým rozšířením. Zatímco v minulosti byl souvisle rozšířen v celé západní a střední Evropě, dnes jsou tyto populace fragmentované do mnoha menších populací a pravděpodobně izolované od hlavní části areálu ve Fénoskandinávii a Rusku (Caizergues et al. 2003). Rapidní pokles početnosti, který začal více než před 100 lety, byl provázen úplným vymizením tetřívků především z nížinných lokalit. Dnešní populace jsou odhadovány na 70–100 000 tokajících samců v západní a střední Evropě a nejméně na 1 000 000 „párů“ ve východní části areálu (Fénoskandinávie, Rusko, Bělorusko, Pobaltí), kde však vládne obrovská nejistota v počtu hnízdících ptáků díky absenci spolehlivých odhadů v Rusku (Schmitz 1997).

Na území ČR tetřívěk dosáhl nejvyšší početnosti pravděpodobně kolem roku 1910, kdy bylo v Čechách zastřeleno téměř 8 800 kusů (Sekera 1938). Od té doby neustále ubývá, nejvíce však v posledních čtyřech desetiletích. Pouze v 80. letech byl zaznamenán dočasný vzestup v imisemi poškozených lesích pohraničních pohoří (Flousek & Gramsz 1999, Šímová et al. 2000, Dostál 2001) a ve vojenských cvičkových prostorech (Pykal et al. 1990, Džubera 2000, Tejrovský 2000), kde situace připomínala nárůst početnosti tetřívků na holinách vzniklých po mniškových kalamitách po první světové válce (Komárek 1945). Nicméně během 10–20 let i v těchto oblastech následovalo opět snižování početnosti patrně v důsledku odrůstání vý-

sadeb a zarůstání holin náletovými dřevinami. V roce 2000 byl výskyt tetřívků soustředěn převážně do pohraničních pohoří v počtech 800–1000 tokajících samců (Šťastný et al. 2000; obr. 1 a 2).

V případech lekujících druhů s výrazným pohlavním dimorfismem, jako je tetřívěk obecný, může stanovení počtu hnízdících párů nebo tokajících samců na určitém území představovat závažný metodický problém, protože poměr pohlaví v populaci se může měnit v závislosti na hnízdní úspěšnosti v jednotlivých letech. Kuřata samčího pohlaví, která jsou větší, a tudíž mají větší energetické požadavky než mladé samičky, při špatném počasí mnohem více trpí nedostatkem potravy (Hörnfeldt et al. 2001). Za těchto podmínek jsou samci náchylnější k predaci i nemocem a v populacích tak může dojít k vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samic. Proto nepochybně vhodnějším vyjádřením velikosti populace pro určité území je počet jedinců na jednotku plochy s údajem o poměru pohlaví. Na intenzivních pastvinách severní Anglie se populační denzita pohybovala od 0,1–2,5 ex./km<sup>2</sup> (Baines 1996), avšak v optimálním prostředí severských lesů ve Finsku převyšovala hodnoty až 10 ex./km<sup>2</sup> (Lindström 1994).

Změny v početnosti a synchronizace v početních výkyvech tetřevovitých jsou velice dobře zdokumentovány u skandinávských populací, jež se navíc vyznačují pravidelnou cyklickou dynamikou (Marcström et al. 1988, Ranta et al. 1995a, 1995b, Selås 2003). Naproti tomu v italských populacích je signál cykličnosti relativně slabý, zřejmě díky vyšší heterogenitě prostředí (Lindén 1989, Cattadori & Hudson 1999) a strukturovanějším společenstvům, v nichž se nemusí projevat důsledky cyklů predátorů a jejich hlavní a alternativní kořisti (Begon et al. 1997). Synchronizace početních výkyvů

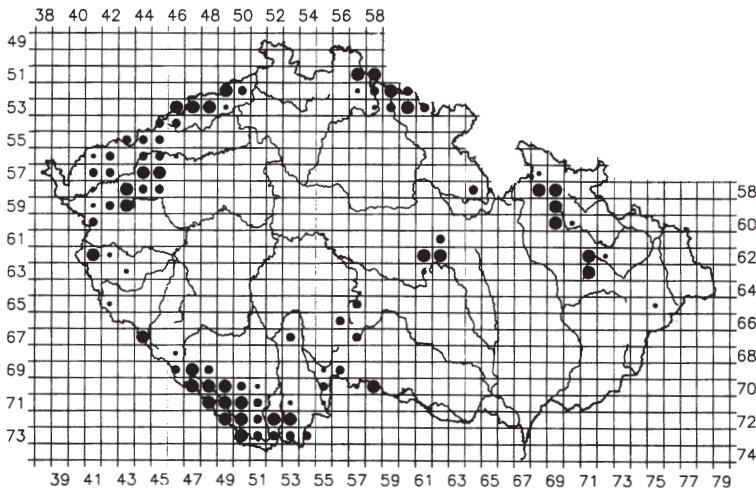


**Obr. 1.** Mapa rozšíření tetřívka obecného na území ČSSR v letech 1935–1960 (Hudec, Černý, Kux, Matoušek, Mošanský, Kokeš a mapovatelé in Hudec 1983).

**Fig. 1.** Black Grouse distribution on the territory of the former Czechoslovakia in 1935–1960 (Hudec, Černý, Kux, Matoušek, Mošanský, Kokeš, and collaborators in Hudec 1983).

Vysvětlivky / Explanations

- rozšíření v r. 1960 / distribution in 1960
- ::: rozšíření v r. 1935 / distribution in 1935
- ⊕ hnízdní výskyt před r. 1930 / breeding occurrence before 1930
- doložené hnízdní v období 1941–1960 / confirmed breeding 1941–1960
- pozorované hnízdní v období 1941–1960 / observed breeding 1941–1960



**Obr. 2.** Mapa rozšíření tetřívka obecného na území ČR v období 1935–1960 (Štátný et al. 1997).

Vysvětlivky / Explanations

- prokázané hnízdní / confirmed breeding
- pravděpodobné hnízdní / probable breeding
- možné hnízdní / possible breeding

predátorů a jejich kořisti byla opakovaně zjištěna zejména v severních oblastech Skandinávie (Moss & Watson 2001). Změny v predáčním tlaku se zde projevovaly prostřednictvím nomádních predátorů nebo zvýšeným podílem alternativní kořisti během úbytku hlavního druhu kořisti (Hörnfeldt et al. 1986, Ydenberg 1987, Marcström et al. 1988, Wegge & Storaas 1990). Dalšími možnými mechanismy zodpovědnými za souběžné fluktuace populací jsou disperze a vnější faktory prostředí. Působení vnějších faktorů, jako jsou např. červnové deště, se označuje jako Moranův efekt (Ranta et al. 1997, Cattadori et al. 2000).

V porovnání s ostatními tetřevovitými se tetřívěk obecný vyznačuje vysokou mírou disperze (Caizergues & Ellison 2002). Zatímco průměrná vzdálenost usídlení (natální disperze - vzdálenost od místa narození k místu prvního rozmnožování) slepic činí 10–20 km, pro samce je tato vzdálenost téměř nulová, což znamená, že kohouti se od svého rodiště vůbec nevzdalují (Willebrand 1988, Caizergues & Ellison 2002, Warren & Baines 2002). Hypotéza vysvětlující evoluci vyšší disperze samic u ptáků je postavena na samčí teritorialitě (Greenwood 1980, Dale 2001). Samci obvykle obhajují životně důležité zdroje pro výchovu potomků, zatímco samice se snaží z co nejšířší nabídky vybrat partnera s nejkvalitnějším okrskem. Díky tolerantnímu chování příbuzných mohou samci snáze získat kvalitní okrsek právě v blízkosti svého rodiště. Avšak u tetřívka právě naopak samice brání hnízdní a potravní teritoria (Angelstam et al. 1985) a rovněž mohou zvýšit svou šanci na získání kvalitního teritoria tím, že zůstanou v blízkosti svých příbuzných. Proto vyšší natální disperze slepic v tomto případě představuje spíše prostředek snižující riziko příbuzenského párování (Martin & Hannon 1987).

Již tradičně ekologové vyzdvihují mezidruhové potravní interakce, jako je predace či parazitace, které způsobují změny v denzitě populací a jsou tedy považovány za nezbytné mechanismy k zajištění cykličnosti. U tetřevovitých však tyto vztahy zřejmě nepůsobí kompletně u všech populací, protože některé rovněž cyklují i při nízké hladině parazitace a predáčního tlaku. Potom tedy musí výskyt cyklů zaručovat sociální a vnitřní mechanismy (Stenseth & Ims 1993). Mountford et al. (1990) vytvořili ilustrativní koncepční model, jak mohou změny v početnosti fungovat uvnitř příbuzenských skupin bělokurů rousných (*Lagopus lagopus scoticus*) na vřesovištích v severovýchodním Skotsku. Mladí kohouti mnohem snadněji obhajují svá teritoria, nezbytná k přežití a reprodukci, již ze známých důvodů v příbuzenských skupinách a při nízké populační denzitě. Tyto pozitivní vazby v následujících letech způsobí růst početnosti příbuzenské skupiny, což znamená, že denzita populace roste. Při dosažení nosné kapacity vřesoviště pocho-pitelně úmrtnost stoupá a denzita klesá a teprve když počet držitelů teritorií klesne, cyklus se obnovuje. Tento proces je však možný jen tehdy, pokud je zajištěna dostatečná výše molekulárního polymorfismu (Piertney et al. 1999), protože pouze při vysoké genetické variabilitě (tj. v přítomnosti vzácné alely a jejich neobvyklých kombinací) mohou populace reagovat na změny prostředí, jako je znečištění, nové nemoci nebo změna klimatu (Beebee & Rowe 2004).

### Prostředí a potrava

Tetřívěk obecný bývá nejvíce spojován s porosty raných sukcesních stadií s převahou brusnicovitých (Vacciniaceae) a/nebo vřesem obecným (*Calluna vulgaris*) v bylinném patře, protože poskytují dostatečnou potravní nabídku a zároveň

úkryt před predátory (např. Børset 1973, Brittas & Willebrand 1991, Baines 1994, Caizergues & Ellison 2002). Ve fragmentované krajině západní a střední Evropy však využívá i dalších typů prostředí, jako jsou louky, pastviny (Baines 1994, Starling-Westerberg 2001), listnaté, jehličnaté a smíšené lesy prostoupené pasekami (Glutz von Blotzheim et al. 1981, Storaas & Wegge 1987, Klaus et al. 1990).

Brusnice a vřes obecný tvoří důležitou složku potravy tetřívka téměř po celý rok díky svému vysokému energetickému obsahu a bílkovinám (Ponce 1985, Baines 1994). V zimě je potrava doplňována listy, jehlicemi, jehnědami a pupeny různých druhů dřevin (Picozzi & Hepburn 1984, Ponce 1987), naopak v letní potravě převládají semena a vegetativní části trav (Starling-Westerberg 2001). Kuřata se v prvních dvou týdnech života živí různými bezobratlými, přičemž nejvíce jsou zastoupeni mravenci (Formicidae), housenky motýlů (Lepidoptera) a larvy širopasých (Symphyta, Tenthredinidae; Picozzi & Hepburn 1984, Starling-Westerberg 2001).

Velikost domovských okrsků tetřívka kolísá mezi populacemi i v rámci nich v rozsahu 4–800 ha v závislosti na mnoha faktorech. Pomocí telemetrie bylo zjištěno, že velikost okrsku se mění v souvislosti se stářím jedince (Robel 1969, Francechi & Mattedi 1995), lidskými aktivitami na lokalitě (Houard & Mure 1987), nabídkou vhodného prostředí (Francechi & Mattedi 1995) a ročním obdobím (Svobodová 2005).

Ve shodě s ostatními evropskými populacemi tetřívka v ČR přednostně využívá lesní porosty mladších sukcesních stadií a rašeliniště (Šťastný et al. 1997). V Krušných horách jsou to především porosty tvořené smrkem pichlavým (*Picea pungens*) a břízou bělokorou (*Betula pendula*) s pokryvností keřového patra 60–70 % (Šimová 1996), kde

jeho hlavní potravu tvoří části listnatých dřevin (hlavně břízy), trávy (Poaceae) a borůvka *Vaccinium myrtillus* (Málková 1996).

### Výběr partnera

Hlavním důvodem obrovského zájmu o studium tohoto ptačího druhu je jeho neobvyklý rozmnožovací systém, tzv. lekování (Höglund & Alatalo 1995). V dubnu a květnu, během časného rána, se kohouti ve svatebním šatě shromažďují na tradičních tokaništích (lecích, arénách), kde se prezentují ve snaze získat přízeň samic. Zde obhajují malá teritoria, která neobsahují žádné očividné zdroje kromě samců samotných. Samice přicházejí na tokaniště v polovině období toku tři až čtyři po sobě následující rána s cílem vybrat si vhodného samce k páření. Páří se však pouze jednou, přičemž většina páření se uskuteční v krátkém časovém úseku během jednoho až dvou týdnů (Alatalo et al. 1992). Poté slepice přebírají veškerou další zodpovědnost za inkubaci snůšky a péči o mláďata, zatímco kohouti zůstávají na tokaništích a snaží se získat další slepice. Znamená to tedy, že samice ze své volby z páření nemohou získat přímé výhody, jako je dobré teritorium nebo pečující samec. Primární zisky plynoucí z volby nejlepšího samce mohou být tedy považovány spíše za nepřímé, kdy kvalitní geny samce budou zděděny jeho potomky. Tento aspekt dělá systém lekování o to zajímavějším, jsou-li otázky zabývající se volbou partnera geneticky a ekologicky zaměřeny (Anderson 1994). V případě lekujících druhů se tedy může zdát, že samičí volba je klíčovým mechanismem pohlavního výběru, v němž samčí kompetice hraje druhořadou roli (Sæther et al. 1999).

Při absenci samic se představení samců na tokaništích skládá z vokálních (bublání, pšoukání, kdákání) a vizuálních projevů (kroužení, procházení,

probírání peří, stání, vyhledávání a požíráání potravy) a zápasení (Koivisto 1965). Pokud jsou však samice přítomny, předváděcí repertoár samců bývá redukován jen na tři typy chování: bublání, kroužení a zápasení, což naznačuje, že preference samic by se mohly odvíjet od chování samců při toku. Na druhou stranu hypotéza „*temporal spillover*“ („časový signál“, „*hot shot*“ nebo také „atraktivní samec“) předpokládá, že samice kopulují v historicky úspěšných teritoriích nebo lokalitách (Warner 1987, Gibson 1992). Úspěšní samci jsou nejčastěji dvou- až tříletí jedinci (Kruijt & de Vos 1988), kteří lépe přežívají v zimě (Alatalo et al. 1991) a jsou méně náchylní k některým druhům parazitů (Höglund et al. 1992). Rovněž velikost poušek, která pozitivně koreluje s množstvím testosteronu, má průkazný vliv při výběru partnerů (Rintamäki et al. 2000). Podle dalších studií však nejdůležitějšími faktory určujícími úspěšnost samců je dominantní chování, vysoká hladina testosteronu a relativně velké teritorium v centru tokaniště (Alatalo et al. 1991, Hovi et al. 1994, Rintamäki et al. 1995, Alatalo et al. 1996, Höglund et al. 1997, Rintamäki et al. 1998). Ornamenty (poušky, lyra, lesk) a projevy chování samců pak mají mít pouze doplňující efekt pro samičí volbu (Höglund et al. 1992, Höglund et al. 1994, Rintamäki et al. 2002). Na druhou stranu, aby znaky jako jsou dominance a vysoká hladina testosteronu mohly být vůbec přirozeně selektovány, musí se projevovat v rozdílech v chování jedinců. Proto je pohlavní výběr tetřívka obecného zřejmě komplexní souhrou mezi konkurencí samců a preferencemi samic, která podporuje prosazení zdravých a aktivních jedinců (Rintamäki et al. 2001). Kromě toho dominantní a atraktivní samci jsou vždy přítomni na leku, protože vzhledem k vysoké mortalitě teritoriálních samců (v důsledku vy-

čerpání; Angelstam 1984) může dojít k přeskupení jejich teritorií v pořadí na vytoužené místo v centru arény (Kokko et al. 1998, Rintamäki et al. 1999). Navíc bylo pomocí nejnovějších molekulárních metod zjištěno, že jedinci s vysokou genetickou variabilitou snáze obhájí svá teritoria, což vysvětluje i negativní vztah mezi kopulační úspěšností a příbuzenským párováním (inbreedingem; Höglund et al. 2002).

Na tokaništi má možnost kopulace pouze několik málo samců, zatímco většina z nich se nepáří vůbec (Höglund & Alatalo 1995). Do reprodukce však mohou zasáhnout i takoví samci, kteří obhájí svá teritoria v blízkosti nejatraktivnějšího samce (*spatial spillover hypothesis*, „hypotéza prostorového signálu“; Rintamäki et al. 1995). K podpoře této hypotézy může přispívat několik skutečností. V prvé řadě slepice se páří jen jednou, a to při své poslední návštěvě tokaniště (Alatalo et al. 1992), přičemž tento okamžik se zdá být vysoce synchronizován u všech samic na tokaništi. Mnoho samic pak kopuluje během jednoho rána, takže se v teritoriu nejlepšího samce může vytvořit celý zástup žádostivých samic, které dlouhé čekání donutí ke kopulaci se sousedními samci. Za druhé, pro samice může být velice obtížné rozpoznat nejlepšího samce, protože rozdíly mezi nimi mohou být natolik jemné, že samice raději kopírují volbu starších, a tedy i zkušenějších slescic (Höglund & Robertson 1990). Kopírování by rovněž mohlo představovat mechanismus umožňující volbu samce s bohatší a delší historií na tokaništi (Kokko et al. 1999). Avšak v terminologii přímého zisku (Kirkpatrick & Ryan 1991) není pro slepice nutné vyhledávat samce s nejvyšší zdatností (fitness), proto zrovna tak dobře mohou kopulovat s jeho sousedy.

„Prostorový signál“ může mít důležitý vliv na samotný vývoj situace na leku,

uvážíme-li, že samice preferují tokaniště s vyšší denzitou samců bez ohledu na jejich kvalitu (Alatalo et al. 1992, Hovi et al. 1994). Méně atraktivní samci pak mohou získat více přesunem na větší leky do blízkosti atraktivního samce, než když se budou předvádět izolovaně na malých tokaništích (Alatalo 1992). Höglund et al. (1999) však v souladu s hypotézou příbuzenského výběru (*kin-selection hypothesis*) potvrdili, že samci (včetně nejlepšího) tokající na společném leku jsou si blíže příbuzní (Kokko & Lindström 1996). Noví samci svým připojením k nejlepšímu samci tak zvýší nejen jeho atraktivnost, ale mohou se reprodukovat nepřímo přes "jeho" geny, protože s ním sdílí podstatnou část genomu. Potom tedy v pojetí sobeckého genu (Dawkins 1998) mohou mít neúspěšní samci stále nenulovou zdatnost, pokud jsou příbuzní s úspěšným samcem.

V každém případě je třeba poznamenat, že existují také nelekující populace (Krujtit & de Vos 1988, Šimová 1996) a pozorování kopulací solitérních samců (Krujtit et al. 1972, de Vos 1983). Vznik nelekujících populací může souviset se skladbou prostředí, věkovou a genetickou strukturou populace, avšak nejpravděpodobnějším vysvětlením se zdá být nízká populační hustota (Höglund & Stöhr 1997). Proto přítomnost nelekujících populací tak může být známkou kritické populační hustoty a rizika vymírání populace (Alleeho efekt, Begon et al. 1997).

Nezodpovězenou otázkou nadále zůstává, nakolik je pro tetřívčí slepice riskantní spoléhat pouze na jedinou krátkou kopulaci v sezóně, a to přesto, že jedna kopulace se zdá být dostačující k oplození celé snůšky (Alatalo et al. 1996), obdobně jako je tomu u mnoha nelekujících druhů (Birkhead & Møller 1993). Vysvětlením by mohla být cena za mnohonásobné páření v podobě rizika parazitace a predace, jež může být u le-

kujících druhů vyšší než potenciální výhody plynoucí z mnohonásobného páření (vyšší genetická diverzita a kvalita potomků; Alatalo et al. 1996). Na otevřených tokaništích jsou však tetřívci relativně chráněni před predací a úspěšné útoky predátorů (jestřáb lesní *Accipiter gentilis*) jsou výjimečné (Rintamäki et al. 1995). Nicméně v porovnání s druhy žijícími v párech mají všechny samice lelkujících druhů jedinečnou příležitost vybrat si samce nejlepších kvalit (Rintamäki et al. 1998). Jejich výběr však mnohdy bývá narušen agresivním chováním samic, kterým si slepice zřejmě pouze zabezpečují úspěšné páření pro sebe samotné v období inseminčního okna (tj. krátkého období po snesení vejce, kdy jsou vejcovody průchodné až k vaječnům, v jejichž blízkosti dochází k oplození, Karvonen et al. 2000), spíše než aby se snažily o vyloučení ostatních samic z vlastního aktu páření s nejkvalitnějším samcem nebo o zajištění dostatečného množství dostupného spermatu (Berglund et al. 1993).

Neméně zajímavé je, že dvouleté i starší samice se stále páří se stejným samcem jako v předchozích letech, pokud je stále ještě na živu (Rintamäki et al. 1995). Tuto skutečnost Höglund et al. (2002) interpretují jako možný mechanismus zabraňující příbuzenskému párování a nelze ani vyloučit, že dlouhodobá aktivní přítomnost samce na tokaništi je pro samice spolehlivým znakem kvality jeho genů (Kokko et al. 1999). Nároky slepic na lekování v dlouhodobém měřítku pak mohou být elegantním vysvětlením poctivých bojů kohoutů na tokaništích během podzimu (tzv. podzimní tok), kdy k žádným kopulacím nedochází (Rintamäki et al. 1999).

### Hnízdění

Hnízdo si samice staví na zemi jako malou kotlinku vystlanou suchým rostlin-

ným materiálem, nejčastěji umístěnou pod větvemi stromů (Glutz von Blotzheim et al. 1981, Storaas 1988). Slepice hnízdí několik let po sobě téměř na stejných místech (Angelstam et al. 1985). Pokud je však snůška predována, následující místo k hníždění slepice volí v mnohem větší vzdálenosti od předchozího než úspěšná slepice (Marjakangas & Törmälä 1997). Plná snůška má v průměru 7,9 vajec (Cramp & Simmons 1980), přičemž jednoleté samice snáší později v sezóně a mají menší snůšky než starší slepice a jejich kuřata mají rovněž nižší přežívání (Caizergues & Ellison 2000). Navíc není vyloučeno, že samice investují do snůšek odlišně v důsledku své volby při páření. Slepice v dobré kondici si vybírají výše postavené samce na leku a ty, které se skutečně páří s nejlepšími samci, pak kladou větší snůšky. Přímý vztah mezi samičí kondicí a velikostí snůšky však nebyl dosud potvrzen (Rintamäki et al. 1998), neboť vyžaduje promyšlený manipulační experiment.

Slepice inkubují snůšku v průměru 23–25 dní a líhnutí mláďat je spojeno s časem maximální nabídky housenek (Baines et al. 1996). Mláďata rostou velice rychle a již ve stáří dvou týdnů jsou schopna letu na delší vzdálenost. V rodinkách se zdržují do začátku zimy, kdy se přeskupují do hejek (Hudec 1983). Pouze samci patřící ke stejnému zimnímu hejnu jsou si blízce příbuzní, což by mohl být důsledek rozdílné disperze obou pohlaví se silnou věrností samců k rodišti (filopatrie; Höglund et al. 1999). Kohouti z jednoho hejna jsou však navíc geneticky strukturováni mezi jednotlivými leky. Tento fakt pravděpodobně potvrzuje existenci dalšího doposud neznámého mechanismu, než jakým je disperze.

### **Ohrožení a ochranná opatření**

Dramatický pokles populace tetřívka obecného na mnoha místech západní

a střední Evropy může být vysvětlen nadměrnou fragmentací jeho přirozeného prostředí (Storch 2000). Antropogenní fragmentace biotopů však nevede pouze k úbytku přirozeného prostředí a k rozšiřování nových biotopů, ale souběžně dochází i ke změně výsledné prostorové struktury krajinné mozaiky. Úroveň mozaikovitosti a prostorová struktura krajiny zásadně ovlivňují ekologické procesy, jako je chování živočichů, dynamika populací či celých společenstev a populační genetika (Primack 1993). Fragmentací přirozeného prostředí tetřívka skutečně došlo k redukci genetické variability v alpských populacích, která je v porovnání se „spojitými“ a početnějšími populacemi ve Švédsku a Rusku nižší (Caizergues et al. 2003).

Stejně tak mohou člověkem podmíněné změny ve struktuře krajiny ovlivňovat populační dynamiku ptáčích druhů nepřímo, prostřednictvím mezidruhových interakcí, přičemž nejdůležitějším faktorem zodpovědným za nízkou hnízdní úspěšnost ptáčích druhů bývá považována predace (Ricklefs 1969, Martin 1995). V prvé řadě může fragmentovaná krajina podporovat vyšší densitu i diverzitu predátorů generalistů, kteří na rozdíl od biotopových specialistů pronikají mnoha biotopy (Andrén 1992). Kromě toho s rostoucí fragmentací klesá velikost plošek a vzdálenost hnízd k okraji biotopů, kde hnízda mohou trpět vyšší predací než uvnitř biotopů (Storaas & Wegge 1987). Okraje pak lákají predátory vyšší potravní nabídkou nebo jsou jimi využívány jako cestovní koridory (Vickery et al. 1992). V tomto ohledu byly tři nedávné práce zaměřeny na fragmentaci lesů ve Finsku, která skutečně negativně ovlivnila velikost rodinek tetřívku obecného (Kurki & Lindén 1995, Kurki et al. 1997, 2000). Ačkoliv okrajový efekt na predaci zemních hnízd byl doložen spíše ve fragmentovaných krajinách obýva-



ných predátory generalisty jako je kuna či liška (Chalfoun et al. 2002, Stephens et al. 2004), jeho přímý vliv ve střední Evropě však zůstává stále nejasný (Storch 1991, Lahti 2001, Batáry & Báldi 2004, Svobodová et al. 2004). Proto se zdá být nejjednoznačnějším faktorem determinujícím přežívání zemních hnízd jejich ukrytí v závislosti na výšce a hustotě vegetace (Storaas 1988, Calladine et al. 2002, Svobodová et al. 2004).

Přirozená délka života tetřívka obecného patří k nejnižším mezi tetřevovitými (5 let; Cramp & Simmons 1980). Roční přežívání dospělých samců bývá nejnižší v období toku, zatímco samice mají nejvyšší mortalitu v době inkubace snůšek (Caizergues & Ellison 1997, Warren & Baines 2002). Jednoletí kohoutci nejhůře přežívají v zimním období (Angelstam 1984, Willebrand 1988, Warren & Baines 2002), i když ve studii z francouzských Alp rozdíl v přežívání mladých a adultních samců nebyly potvrzeny (Caizergues & Ellison 1997). Naopak je zřejmé, že zimní mortalita tetřívků klesá s možností nocování ve sněhu (*snow roosting*) a shlukováním do hejn (Marjakangas 1992). Nejčastější příčinou úmrtí adultních jedinců je opět predace (Caizergues & Ellison 1997; Warren & Baines 2002). Zatímco v severských lesích Skandinávie hlavními predátory tetřívčích snůšek i vzletných jedinců bývají shodně velcí savci (liška, kuna; Marcström et al. 1988, Kurki et al. 1997, Smedshaug et al. 1999), v kulturní krajině převládají spíše ptačí predátoři (jestřáb; Willebrand 1988, Andrén 1992, Caizergues & Ellison 1997, Spidsø et al. 1997, Summers et al. 2004). V tomto ohledu krajina Krušných hor s nejpočetnější populací tetřívků v ČR spíše připomíná chudé severské ekosystémy, s jedním až dvěma dominantními predátory (hlavně liška a kuna; Svobodová et al. 2004), jejichž predační tlak je silně ovliv-

něn početností drobných savců (Šálek et al. 2004).

Na ostrovech v severním Baltu a v severním Norsku se redukcí počtů predátorů docílilo vyšší velikosti snůšek, hnízdní úspěšnosti a populační denzity (Marcström et al. 1988, Kauhala et al. 2000). Avšak ve Velké Británii došlo po omezení regulačních opatření k velice rychlému poklesu tokajících samců (Baines et al. 2003). Ostatně jsou popsány i případy, kdy vliv regulace predátorů na hnízdní úspěšnost nebyl zaznamenán vůbec (Baines 1996).

Úspěšnost hnízdění ovlivňuje řada faktorů. Dlouhotrvající dubnové či červnové deště jsou nejžhavějším kandidátem na vysvětlení nízké produktivity tetřívků obecných ve Velké Británii (Moss 1986, Summers et al. 2004). Nelze však vyloučit, že v jiných oblastech budou hrát roli rovněž další faktory, jako je kondice samic nebo potravní nabídka. V severní Anglii na plochách s omezenou pastvou byl zjištěn vyšší podíl slepic s kuřaty a vyšší počet tokajících kohoutů než na místech s intenzivní pastvou (Baines 1996, Calladine et al. 2002), jelikož vyšší vegetace podporuje větší nabídku rostlinné potravy, denzitu bezobratlých (Baines et al. 1996) a také může poskytovat úkryt pro kuřata před nepříznivým počasím a ptačími predátory. Naopak příliš vysoká vegetace zvyšuje riziko podchlazení a snižuje možnost úniku před pozemními, čichem se orientujícími predátory. Proto by ochranná opatření měla tetřívkům obecným zaručovat dostatečnou diverzitu bylinného pokryvu (Calladine et al. 2002). V Krušných horách vhodnou mozaiku bylinného patra pravděpodobně poskytují bylinné porosty v mladých výsadbách smrků, kde byla biomasa i diverzita bezobratlých také nejvyšší v porovnání se vzrostlým lesem a loukou (J. Svobodová et al. nepubl.).

Významné ohrožení pro lesní kury rovněž představuje oplocení mladých výsadeb. Přitom lze fyzickým střetům velmi snadno předejít označením plotů barevnými praporky (Baines & Summers 1997, Baines & Andrew 2003). Neméně zajímavé je, že ani jedna z výše uvedených skotských studií nezjistila, že by oplocení představovalo potenciální ohrožení pro ostatní druhy ptáků.

V ČR dosud nebyla publikována práce, která by se exaktně zabývala analýzou faktorů přispívajících k úbytku tetřívka obecného na našem území. Jedná se spíše o teoretické úvahy o nepříznivých vlivech antropogenně podmíněných změn ve struktuře biotopů na počty tetřevovitých, které nejsou podloženy statisticky (Porkert 1982, 1989, Šťastný et al. 2000). Za povšimnutí však určitě stojí studie J. Andresky (1986) sledující vývoj populace tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) na základě historických mysliveckých pramenů, kde je za hlavní příčinu úbytku a na mnoha místech jeho úplného vymizení považován nepřiměřeně vysoký odstřel tokajících kohoutů. S nadměrným odstřelem se však zřejmě nedokázaly vyrovnat nejen populace tetřívku v Čechách (Šťastný in litt.), ale ani populace z řady dalších míst Evropy (Storch 2000).

## ZÁVĚR

I když o tetřívčích obecných toho bylo napsáno mnoho, v žádném případě nelze říci, že již byly všechny otázky vyčerpány a na všechny byla nalezena jednoznačná odpověď. S klidným svědomím si proto dovoluji tvrdit, že s tetřívčí tematikou se ve vědeckých a odborných časopisech budeme setkávat i nadále. Pokud však tetřívěk obecný z území ČR v příštích letech nevymizí úplně, budou v jeho případě aktuální především otázky týkající se důkladně propracované

koncepte záchranného programu a managementových návrhů v konkrétních oblastech výskytu, k čemuž by mohly napomoci i výsledky mé disertační práce (Svobodová 2005).

Výsledky ze studií tetřívků obecných v Krušných horách jasně ukazují, že postupující sukcese mladých porostů zde může mít zásadní význam pro budoucí vývoji populační dynamiky tohoto druhu. Mladé porosty s větvemi sahajícími až k zemi poskytují mnoho úkrytových možností i potravu pro hnízdící slepice, kuřata i dospělé ptáky. Proto by v cílových oblastech měla být zachována mozaika různých sukcesních stadií lesních porostů prostoupených pasekami či světlinami, které umožňují rozvoj brusnicovitých a vřesovcovitých v bylinném patře.

Uvážíme-li velice nízké přežívání kohoutů v Krušných horách (Svobodová 2005), redukce predátorů se může jevit jako nejefektivnější ochrana tohoto ptáčího druhu. Je však nezbytné si uvědomit finanční i časovou náročnost těchto zákroků a zároveň pozitivní roli predátorů v kulturní krajině zejména ve vztahu jejich potravní návaznosti na drobné savce. Proto snahy lesníků dramaticky snižovat počty hlodavců mohou snadno vést ke zvýšení predáčního tlaku velkých savců (liška, kuna) nejen na zemní hnízda, ale stejný vliv lze očekávat i na dospělé ptáky či kuřata.

## SUMMARY

*The review focuses on one bird species, the Black Grouse (Tetrao tetrix). It is divided into five thematic blocks discussing relevant papers on ecology of this endangered species in Europe.*

*Of 17 species of forest grouses (Tetraonidae), the Black Grouse is a polygamous species with Palearctic distribution. Its present population is estimat-*

ed at 70–100,000 displaying males in western and central Europe and at least at 1 million „pairs“ in the eastern part of its breeding range. In the Czech Republic it nowadays occurs especially in the borderland mountains in numbers of 800–1000 displaying males (Fig. 2).

Periodical fluctuations in numbers and synchronous cycles of forest grouses described mainly in Scandinavian populations were induced by variation of predation rate, external factors (Moran's effects; e.g., July rains), and dispersion. In comparison with other tetraonid species, the Black Grouse exhibits rather high dispersal. Whereas the average natal dispersal of males is almost zero, females disperse 10–20 km which is probably a mechanism of inbreeding avoidance.

In fragmented landscapes of western and central Europe, the Black Grouse use various types of habitats (meadows, pastures, deciduous, coniferous and mixed forests interspaced with clearings). However, similarly to situation in the Czech Republic it is most often bound to early successional stages of forest growths with ericaceous and vacciniaceous vegetation which constitute an important food component for the Black Grouse almost all year round.

The main reason of a special interest in this species is its uncommon mating system, lekking. Only a few males have the possibility of mating in one lek, most of them never achieving copulation. Dominant behaviour, high testosterone level and relatively large territory in the centre of lekking arena are supposed to be the most important factors predicting male mating success. Additionally, females also prefer leks with higher male density regardless of the quality of a male. According to kin-selection hypothesis, however, it was suggested that males displaying in the same lek are

closely related, including the top male. Therefore, new males may increase attractiveness of the top male by attaching to his lek but they also can reproduce indirectly through „his“ genes because they share with him essential part of its genome.

It should be noted, however, that observations of non-lekking populations and copulations of solitarily displaying cocks have been published. Factors such as habitat structure, age and genetic structure of population might be consequences of the non-lekking populations. Nevertheless, low population density seems to be the most probable explanation.

Interestingly, 2-year-old and older hens still mate with the same cock as in previous years which can be also a mechanism of inbreeding avoidance. Moreover, longstanding active presence of the male in the arena might be a reliable signal of quality of his genes for females.

Breeding hens build their nests almost every year in the same place. Mean clutch size is 7.9 eggs, yearling females lay eggs later in the breeding season, have smaller clutches and chicks with lower survival rate than older hens. Females usually incubate clutch for 23–25 days and chick hatching is timed to the peak abundance of caterpillars. Siblings remain in broods until the beginning of winter, and thereafter they aggregate into flocks. In winter flocks only males are closely related which might be a consequence of different sex dispersal with strong natal philopatry of males.

Dramatic decline of Black Grouse in western and central Europe was caused directly by degradation and fragmentation of its natural habitats and overhunting, or indirectly through demographic processes (reduction of effective popula-

tion size and restriction of gene flow) and interspecific interactions (predation). Moreover, numbers of forest grouses in Great Britain have been negatively influenced by overgrazing, fencing forest plantations and especially by long-standing April and June rains causing low breeding success.

Even if numerous papers about Black Grouse have been already published, it is not possible to say that clear answers were provided to all questions. In the case of the Czech Black Grouse, the questions should be focused on careful concept of national action plan and regional management plans.

## PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych poděkovala především M. E. Šálkovi a K. Štastnému za mnoho rad a postřehů k rukopisu. Dále děkuji V. Bejčkovi, který přečetl práci před rigorózní zkouškou. Můj dík rovněž patří členům katedry populační biologie Univerzity v Uppsale za skvělé prostředí, které mi vytvářeli během přípravy rukopisu, a dvěma anonymním recenzentům za další cenné připomínky.

---

## LITERATURA

- Alatalo R. V., Burke T., Dann J., Hannote O., Höglund J., Lundberg A., Moss R. & Rintamäki P. T. 1996: Paternity, copulation disturbance and female choice in lekking Black Grouse. *Anim. Behav.* 52: 861–873.
- Alatalo R. V., Höglund J. & Lundberg A. 1991: Lekking in Black Grouse: a test of male viability. *Nature* 352: 155–156.
- Alatalo R. V., Höglund J., Lundberg A., Rintamäki P. T. & Silverin B. 1996: Testosterone and male mating success on the Black Grouse leks. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1697–1702.
- Alatalo R. V., Höglund J., Lundberg A. & Sutherland W. J. 1992: Evolution of Black Grouse leks. Females preferences benefit males in larger leks. *Behav. Ecol.* 3: 53–59.
- Anderson M. 1994: Sexual Selection. *Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.*
- Andrén H. 1992: Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology* 73: 794–804.
- Andreska, J. 1986: Hospodaření s tetřevem hluščem (*Tetrao urogallus* L.) na panství Český Krumlov v letech 1858–1936. *Folia Venatoria* 16: 211–222.
- Angelstam P. 1984: Sexual and seasonal differences in mortality of the Black Grouse *Tetrao tetrix* in boreal Sweden. *Ornis Scand.* 15: 123–134.
- Angelstam P. K., Jaarola M. & Nordh N.-E. 1985: Are female Black Grouse territorial? *Ornis Fenn.* 62: 124–128.
- Baines D. 1994: Seasonal differences in habitat selection by Black Grouse *Tetrao tetrix* in the northern Pennines, England. *Ibis* 136: 39–43.
- Baines D. 1996: The implications of grazing and predation management on the habitats and breeding success of Black Grouse *Tetrao tetrix*. *J. Appl. Ecol.* 33: 54–62.
- Baines D. & Andrew M. 2003: Marking of deer fences to reduce frequency of collisions by woodland grouse. *Biol. Cons.* 110: 169–176.
- Baines D., Jones C., Staley P. & Warren P. 2003: Can the control of predators buffer against the impact of habitat fragmentation on Black Grouse? A review of data from the United Kingdom (Abstract). *Sylvia* 39: 104–105.
- Baines D. & Summers R. W. 1997: Assessment of bird collisions with deer fences in Scottish forests. *J. Appl. Ecol.* 34: 941–948.
- Baines D., Wilson I. A. & Beeley G. 1996: Timing of breeding in Black Grouse *Tetrao tetrix* and Capercaillie *Tetrao urogallus* and distribution of insect food for the chicks. *Ibis* 138: 181–187.
- Batáry P. & Báldi A. 2004: Evidence of an edge effect on avian nest success. *Cons. Biol.* 18: 389–400.
- Beebe T. & Rowe G. 2004: An Introduction to Molecular Ecology. *Oxford Univ. Press, New York.*

- Begon M., Harper J. L. & Townsend C. R. 1997: Ekologie, jedinci, populace a společenstva. *Univerzita Palackého, Olomouc*.
- Berglund A., Magnhagen C., Bisazza A., König B. & Huntingford F. 1993: Female-female competition over reproduction. *Behav. Ecol. 4: 184–187*.
- Birkhead T. R. & Møller A. P. 1993: Why do male birds stop copulating while their partners are still fertile? *Anim. Behav. 45: 105–118*.
- Børset E. 1973: Black Grouse *Lyrurus tetrix* and Capercaillie *Tetrao urogallus* brood habitats in Norwegian spruce forest. *Oikos 24: 1–7*.
- Brittas R. & Willebrand T. 1991: Nesting habits and egg predation in Swedish Black Grouse. *Ornis Scand. 22: 261–263*.
- Caizergues A. & Ellison L. N. 1997: Survival of Black Grouse *Tetrao tetrix* in French Alps. *Wildl. Biol. 3: 177–186*.
- Caizergues A. & Ellison L. N. 1998: Impact of radio-tracking on Black Grouse *Tetrao tetrix* reproductive success in the French Alps. *Wildl. Biol. 4: 205–212*.
- Caizergues A. & Ellison L. N. 2000: Age-specific reproductive performance of Black Grouse *Tetrao tetrix* female. *Bird Study 47: 344–351*.
- Caizergues A. & Ellison L. N. 2002: Natal dispersal and its consequences in Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Ibis 144: 478–487*.
- Caizergues A., Rätti O., Helle P., Rotelli L., Ellison L. & Rasplus J. 2003: Population genetic structure of male Black Grouse (*Tetrao tetrix* L.) in fragmented vs. continuous landscapes. *Mol. Ecol. 12: 2297–2305*.
- Calladine J., Baines D. & Warren P. 2002: Effects of reduced grazing on population density and breeding success of Black Grouse in Northern England. *J. Appl. Ecol. 39: 772–780*.
- Cattadori I. M. & Hudson P. J. 1999: Temporal dynamics of grouse populations at the southern edge of their distribution: The Dolomitic Alps. *Ecography 22: 374–384*.
- Cattadori I. M., Merler S. & Hudson P. J. 2000: Searching of synchrony in spatially structured gamebird populations. *J. Anim. Ecol. 69: 620–638*.
- Cramp S. & Simmons K. E. L. (eds) 1980: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 2. *Oxford Univ. Press, Oxford*.
- Dale S. 2001: Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos 92: 344–356*.
- Dawkins R. 1998: Sobecký gen. *Mladá fronta, Praha*.
- Dostál L. 2001: Jizerský tetřívka v pasti? *Svět myslivosti 2: 14–16*.
- Džubera P. 2000: Vývoj rozšíření a početnosti tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*) ve vojenském výcvikovém prostoru Libavá. In: Málková P. (ed.): *Sb. příspěvků mezinár. konf. Tetřevovití - Tetraonidae na přelomu tisíciletí. České Budějovice: 121–129*.
- Flousek J. & Gramsz B. 1999: Atlas hnízdního rozšíření ptáků Krkonoš (1991–1994). *Správa KRNAP, Vrchlabí*.
- de Francechi P. F. & Mattedi S. 1995: Home range of male Black Grouse *Tetrao tetrix* from summer to winter in the eastern Alps (Friuli, Italy). In: Jenkins D. (ed.): *Proc. 6 Int. Grouse Symp. World Pheasant Association. Italy, 59–62*.
- Gibson R. M. 1992: Lek formation in Sage Grouse: the effect of female choice on male territory settlement. *Anim. Behav. 43: 443–450*.
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M. & Bezzel E. 1981: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 5, Galliformes und Gruiformes. *Akad. Verlagsgesellschaft, Wiesbaden*.
- Greenwood P. J. 1980: Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav. 28: 1140–1162*.
- Hjorth I. 1970: Reproductive behaviour in Tetraonidae with special reference to males. *Viltrevy 4: 184–596*.
- Höglund J. & Alatalo R. V. 1995: Leks. *Princeton Univ. Press, Princeton*.
- Höglund J., Alatalo R. V. & Lundberg A. 1992: The effect of parasites on male ornaments and female choice in the lek-breeding Black Grouse (*Tetrao tetrix*). *Behav. Ecol. Sociobiol. 30: 71–76*.
- Höglund J., Alatalo R. V., Lundberg A. & Rätti O. 1994: Context-dependent effects tail-ornament damage on mating success of Black Grouse (*Tetrao tetrix*). *Behav. Ecol. 5: 182–187*.

- Höglund J., Alatalo R. V., Lundberg A., Rintamäki P. T. & Lindell J. 1999: Microsatellite markers reveal the potential for kin selection on Black Grouse leks. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 813–816.
- Höglund J., Johansson T. & Pelabon C. 1997: Behaviourally mediated sexual selection: characteristically successful male Black Grouse. *Anim. Behav.* 54: 255–264.
- Höglund J., Piertney S. B., Alatalo R. V., Lindell J., Lundberg A. & Rintamäki P. T. 2002: Inbreeding depression and male fitness in Black Grouse. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 711–715.
- Höglund J. & Robertson J. G. M. 1990: Female preferences, male decision rules, and the evolution of leks in the Great Snipe *Gallinago media*. *Anim. Behav.* 40: 15–22.
- Höglund J. & Stöhr S. 1997: A non-lekking population of Black Grouse *Tetrao tetrix*. *J. Avian Biol.* 28: 184–187.
- Hörnfeldt B., Hipkiss T. & Eklund U. 2001: Juvenile sex ratio to breeding success in Capercaillie *Tetrao urogallus* and Black Grouse *T. tetrix*. *Ibis* 143: 627–631.
- Hörnfeldt B., Löfgren O. & Carlsson B.-G. 1986: Cycles in voles and small game in relation to variations in plant production indices in Northern Sweden. *Oecologia* 68: 496–502.
- Hovi M., Alatalo R. V., Höglund J., Lundberg A. & Rintamäki P. T. 1994: Lek centre attracts Black Grouse females. *Proc. R. Soc. Lond. B* 258: 303–305.
- Houard T. & Mure M. 1987: Les Tétrás-lyres des vallons de Salèse et Molières, Parc National du Mercantour. Domaine vital et influence du tourisme. *Rev. Ecol. (Terre Vie), Suppl. 4*: 165–171.
- Hudec K. (ed.) 1983: Fauna ČSSR. Ptáci – Aves, Vol. III/2. *Academia, Praha*.
- Chalfoun A. D., Thompson, F. R. & Ratnaswamy M. J. 2002: Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Cons. Biol.* 16: 306–318.
- Karvonen E., Pekka T., Rintamäki P. T. & Alatalo R. V. 2000: Female-female aggression and female mate choice on Black Grouse leks. *Anim. Behav.* 59: 981–987.
- Kauhala K., Helle P. & Helle E. 2000: Predator control and density and reproductive success of grouse populations in Finland. *Ecography* 23: 161–168.
- Kirkpatrick M. & Ryan J. M. 1991: The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33–38.
- Klaus S., Bergmann H.-H., Marti C., Müller F., Vitovič A. O. & Wiesner J. 1990: Die Birkhühner. *Ziemen, Wittenberg Lutherstadt*.
- Koivisto I. 1965: Behavior of the Black Grouse, *Lyrurus tetrix* (L.), during the spring display. *Finn. Game Res.* 26: 5–60.
- Kokko H. & Lindström J. 1996: Kin selection and the evolution of leks: whose success do young males maximize? *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 919–923.
- Kokko H., Lindström J., Alatalo R. V. & Rintamäki P. T. 1998: Queuing for territory positions in the lekking Black Grouse (*Tetrao tetrix*). *Behav. Ecol.* 9: 376–383.
- Kokko H., Rintamäki P. T., Alatalo R. V., Höglund J., Karvonen E. & Lundberg A. 1999: Female choice selects for lifetime lekking performance in Black Grouse males. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 2109–2115.
- Komárek J. 1945: Myslivost v Českých zemích. *Praha*.
- Kruijt J. P., de Vos G. J. & Bossema I. 1972: The arena system of the Black Grouse. *Proc. XV Int. Ornithol. Congr.* 399–423.
- Kruijt J. P. & de Vos G. J. 1988: Individual variation in reproductive success in male XV, *Tetrao tetrix* L. In: Clutton-Brock T. H. (ed.): Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems *Univ. Chicago Press, Chicago*: 279–290.
- Kurki S., Helle P., Lindén H. & Nikula A. 1997: Breeding success of Black Grouse and Capercaillie in relation to mammalian predator densities on two spatial scales. *Oikos* 79: 301–310.
- Kurki S. & Lindén H. 1995: Forest fragmentation due to agriculture affects the reproductive success of the ground-nesting Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Ecography* 18: 109–113.
- Kurki S., Nikula A., Helle P. & Lindén H. 2000: Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology* 81: 1985–1997.
- Lahti D. C. 2001: The „edge effect on nest pre-

- dation" hypothesis after twenty years. *Biol. Cons.* 99: 365–374.
- Lindén E. 1989: Characteristics of tetraonid cycles in Finland. *Finnish Game Res.* 46: 34–42.
- Lindström J. 1994: Tetraonid population studies – state of the art. *Ann. Zool. Fenn.* 31: 347–364.
- Lucchini V., Höglund J., Klaus S., Swenson J. & Randi E. 2001: Historical biogeography and mitochondrial DNA phylogeny of grouse and ptarmigan. *Mol. Phyl. Evol.* 20: 149–162.
- Málková P. 1996: Potrava tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*) v imisních oblastech Krušných hor. *Sylvia* 32: 142–157.
- Marcström V., Kenward R. E. & Engren E. 1988: The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* 57: 859–872.
- Marjakangas A. 1992: Winter activity patterns of the Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Ornis Fenn.* 69: 184–192.
- Marjakangas A. & Törmälä L. 1997: Female age and breeding performance in cyclic population of Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Wildl. Biol.* 3: 195–203.
- Martin T. E. 1995: Avian life-history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.
- Martin K. & Hannon S. J. 1987: Natal philopatry and recruitment of Willow Ptarmigan in north central and north-western Canada. *Oecologia* 71: 518–524.
- Moss R. 1986: Rain, breeding success and distribution of Capercaillie *Tetrao urogallus* and Black Grouse *Tetrao tetrix* in Scotland. *Ibis* 128: 65–72.
- Moss R. & Watson A. 2001: Population cycles in birds of the grouse family (Tetraonidae). *Adv. Ecol. Res.* 32: 53–111.
- Mountford M. D., Watson A., Moss R., Parr R. & Rothery P. 1990: Land inheritance and population cycles of Red Grouse. In: Lance A. N. & Lawton J. H. (eds): Red Grouse Population Processes. *RSPB, Sandy, Beds*: 78–83.
- Picozzi N. & Hepburn L. V. 1984: A study of Black Grouse in north-east Scotland. *Proc. 3 Int. Symp. Grouse. World Pheasant Association, Reading & CIC, Paris*: 462–480.
- Piertney S. B., MacColl A. D. C., Lambin X., Moss R. & Dallas J. F. 1999: Spatial distribution of genetic relatedness in moorland population of Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 317–331.
- Ponce F. M. J. 1985: Régime alimentaire hivernal du Tétrás lyre (*Tetrao tetrix*) sur deux zones Alpes françaises. *Gibier Faune Sauvage* 3: 75–98.
- Ponce F. M. J. 1987: Le régime alimentaire du Tétrás-lyre. *Gibier Faune Sauvage* 4: 429–448.
- Porkert J. 1982: Ke strukturálním změnám biotopů tetřevovitých (Tetraonidae) v hřebenových partiích východních Sudet a jejich vztahu k imisím škodlivin transportovaných srážkovými vodami. *Opera Corcontica* 19: 165–182.
- Porkert J. 1989: K antropickým vlivům na populace tetřevovitých (Tetraonidae). *Opera Corcontica* 17: 31–43.
- Primack R. B. 1993: Essential of Conservation Biology. *Sinauer, Sunderland, Massachusetts*.
- Pykal J., Janda J. & Bürger P. 1990: Atlas hnízdního rozšíření ptáků jižních Čech 1985–1989. *Inf. zpr. SCHKO Třeboňsko*: 1–52.
- Ranta E., Kaitala V., Lindström J. & Helle E. 1997: The Moran effect and synchrony in population dynamics. *Oikos* 78: 136–142.
- Ranta E., Kaitala V., Lindström J. & Lindén H. 1995b: Synchrony in population dynamics. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262: 113–118.
- Ranta E., Lindström J. & Lindén H. 1995a: Synchrony in tetraonid population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 64: 767–776.
- Ricklefs R. E. 1969: An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contr. Zool.* 9: 1–48.
- Rintamäki P. T., Alatalo R. V., Höglund J. & Lundberg A. 1995: Male territoriality and female choice on Black Grouse leks. *Anim. Behav.* 49: 759–767.
- Rintamäki P. T., Hästad O., Ödeen A., Alatalo R. V., Höglund J. & Lundberg A. 2002: Sexual selection, colour perception and coloured leg rings in grouse (Tetraonidae). *Avian Science* 2: 145–152.

- Rintamäki P. T., Höglund J., Alatalo R. V. & Lundberg A. 2001: Correlates of male mating success on Black Grouse (*Tetrao tetrix* L.) leks. *Ann. Zool. Fenn.* 38: 99–109.
- Rintamäki P. T., Höglund J., Karvonen E., Alatalo R. V., Björklund N., Lundberg A., Rätti O. & Vouti J. 2000: Combs and sexual selection in Black Grouse (*Tetrao tetrix*). *Behav. Ecol.* 5: 465–471.
- Rintamäki P. T., Karvonen E., Alatalo R. V. & Lundberg A. 1999: Why do Black Grouse males perform on lek sites outside the breeding season? *J. Avian Biol.* 30: 359–366.
- Rintamäki P. T., Lundberg A., Alatalo R. V. & Höglund J. 1998: Assortative mating and female clutch investment in Black Grouse. *Anim. Behav.* 56: 1399–1403.
- Robel R. J. 1969: Movements and flock stratification within a population blocks in Scotland. *J. Anim. Ecol.* 38: 755–763.
- Sæther S. A., Fiske P. & Kålås J. A. 1999: Pushy males and choosy females: courtship disruption and mate choice in the lekking Great Snipe. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 1227–1234.
- Sekera J. 1938: Oblasti tetřívků v Československu. *Zvláštní otisk z časopisu Stráž myslivosti*, 7: 3–9.
- Selås V. 2003: Vulnerability of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) hens to Goshawk (*Accipiter gentilis*) predation in relation to vole cycles. *J. Ornithol.* 144: 186–196.
- Schmitz L. 1997: Black Grouse. In: Hagemeijer W. J. M. & Blair M. J. (eds): The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. *T. & A. D. Poyser, London.*
- Smedshaug C. A., Selås V., Lund S. V. & Sonerud G. A. 1999: The effect of natural reduction of Red Fox *Vulpes vulpes* on small game hunting bags in Norway. *Wildl. Biol.* 5: 157–166.
- Snow D. W. & Perrins C. M. 1998: The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1. Non-Passerines. *Oxford University Press, New York.*
- Spidsø T., Hjeljord O. & Dokk J. D. 1997: Seasonal mortality of Black Grouse *Tetrao tetrix* during a year with little snow. *Wildl. Biol.* 3: 205–209.
- Starling-Westerberg A. 2001: The habitat use and diet of Black Grouse *Tetrao tetrix* in the Pennine hills of northern England. *Bird Study* 48: 76–89.
- Stenseth N. C. & Ims R. A. 1993: Population dynamics of lemmings temporal and spatial variation – an introduction. In: Stenseth N. C. & Ims R. A. (eds): *The Biology of Lemmings. Linnean Society of London, London: 61–96.*
- Stephens S. E., Koons D. N., Rotella J. J. & Willey D. W. 2004: Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biol. Cons.* 115: 101–110.
- Storaas T. 1988: A comparison of losses in artificial and naturally occurring Capercaillie nests. *J. Wildl. Manage.* 52: 123–126.
- Storaas T. & Wegge P. 1987: Nesting habitats and nest predation in sympatric populations of Capercaillie and Black Grouse. *J. Wildl. Manage.* 51: 167–172.
- Storch I. 1991: Habitat fragmentation, nest site selection, and nest predation risk in Capercaillie. *Ornis Scand.* 22: 213–217.
- Storch I. (ed.) 2000: Grouse Status Survey and Conservation Action Plan 2000–2004. *WPA/BirdLife/SSC Grouse Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK & World Pheasant Association, Reading, UK.*
- Summers R. W., Green R. E., Proctor R., Dugan D., Lambie D., Moncrieff R., Moss R. & Baines D. 2004: An experimental study of the effects of predation on the breeding productivity of Capercaillie and Black Grouse. *J. Appl. Ecol.* 41: 513–525.
- Svobodová J. 2005: Topické nároky tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*) ve vybraných oblastech České republiky. *Disertační práce. ČZU, Praha.*
- Svobodová J., Albrecht T. & Šálek M. 2004: The relationship between predation risk and occurrence of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) in a highly fragmented landscape: An experiment based on artificial nests. *Ěcoscience* 11: 421–427.
- Šálek M., Svobodová J., Bejček V. & Albrecht T. 2004: Predation on artificial nests in relation to the numbers of small mammals in the Krušné hory Mts., the Czech Republic. *Folia Zool.* 53: 312–318.
- Šímová P. 1996: Topické nároky tetřívka



- obecného (*Tetrao tetrix*) v imisemi postižených partiích Krušných hor. *Sylvia* 32: 158–170.
- Šimová P., Málková P., Bejček V. & Šťastný K. 2000: Ekologické nároky tetřívka obecného v Krušných horách a jeho management. In: Málková P. (ed.): *Sb. příspěv. mezinár. konf. Tetřevovití - Tetraonidae na přelomu tisíciletí. České Budějovice: 90–99.*
- Šťastný K., Bejček V. & Hudec K. 1997: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 1985–1989. *H & H, Jinočany.*
- Šťastný K., Málková P. & Bejček V. 2000: Tetřívka obecná. *Sylvia* 36: 43–47.
- Tejrovský V. 2000: Současné rozšíření tetřívků v Doupovských horách. In: Málková P. (ed.): *Sb. příspěv. mezinár. konf. Tetřevovití - Tetraonidae na přelomu tisíciletí. České Budějovice, 106–109.*
- Thirgood S. J., Redpath S. M., Hudson P. J., Hurley M. M. & Aebischer N. J. 1995: Effects of necklace radio transmitters on survival and breeding success of Red Grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Wildl. Biol.* 1: 121–126.
- de Vos G. J. 1983: Social behaviour of Black Grouse: an observational and experimental field study. *Ardea* 71: 1–103.
- Vickery P. D., Hunter M. L. & Wells J. V. 1992: Evidence of incidental nest predation and its effects on nests of threatened grassland birds. *Oikos* 63: 281–288.
- Warner R. R. 1987: Female choice for sites versus mates in a coral reef fish *Thalassoma bifasciatum*. *Anim. Behav.* 35: 1470–1478.
- Warren P. K. & Baines D. 2002: Dispersal, survival and causes of mortality in Black Grouse *Tetrao tetrix* in northern England. *Wildl. Biol.* 8: 91–97.
- Wegge P. & Storaas T. 1990: Nest loss in Capercaillie and Black Grouse in relation to the small rodent cycle in southeast Norway. *Oecologia* 82: 527–530.
- Willebrand T. 1988: Demography and ecology of Black Grouse populations. *PhD thesis. Univ. Uppsala, Sweden.*
- Ydenberg R. C. 1987: Nomadic predators and geographical synchrony in microtine population cycles. *Oikos* 50: 270–272.

Došlo 19. července 2005, přijato 13. září 2005.

*Received July 19, 2005; accepted September 13, 2005.*