

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa



Diplomová práce

**Vliv struktury lesa na výskyt tetřeva
hlušce (*tetrao urogallus*) ve smrkových
(*picea abies*) pralesích Karpat**

Autor: Bc. Dominik Knot

Obor: LES

Vedoucí práce: Ing. Martin Mikoláš, Ph. D.

Konzultant: Ing. Radek Bače, Ph. D.

Praha 2020

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Dominik Knot

Lesní inženýrství

Lesní inženýrství

Název práce

Vliv struktury lesa na výskyt tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) ve smrkových (*Picea abies*) pralesích Karpat

Název anglicky

The effect of forest structure on capercaillie (*Tetrao urogallus*) occurrence in the primary mountain spruce (*Picea abies*) forest in the Carpathians

Cíle práce

- 1) Shrnutí znalostí o struktuře lesů a jejich managementu na výskyt tetřeva hlušce jako klíčového deštníkového druhu horských lesů Střední Evropy.
- 2) Zhodnocení výskytu tetřeva hlušce v pralesním společenství v Karpatech v závislosti na struktuře lesa.
- 3) Návrh vhodných lesnických managementových opatření pro podporu výskytu tetřeva hlušce.

Metodika

První cíl práce bude splněn na základě rozboru literatury (literární rešerše) – bude použita aktuální vědecká literatura. V rámci druhého cíle budou využity trvalé výzkumné plochy v pralesních společenstvích Karpat. Úkolem studenta bude sběr dat v terénu (sběr strukturálních parametru a pobytových znaků tetřeva hlušce na výzkumných plochách) a následná analýza a interpretace výsledků.

Harmonogram zpracování:

březen 2019 – zadání DP

duben – prosinec 2019 – studium literatury

léto 2019 – terénní odběr vzorků

podzim 2019 – zpracování dat

prosinec 2019 – odevzdání osnovy práce a kostry literárních zdrojů školiteli

zima 2019/2020 – příprava textu DP

březen 2020 – konzultace finální podoby práce se školitelem

duben 2020 – předložení práce

Doporučený rozsah práce

40 – 50 stran

Klíčová slova

ekologické lesnictví, management lesa, deštníkový druh, pralesy, struktura lesa

Doporučené zdroje informací

- Bollmann K., Graf R. F. & Suter W., 2011. Quantitative predictions for patch occupancy of capercaillie in fragmented habitats. *Ecography* 34, 276–286.
- Braunisch, V., Roder, S., Coppes, J., Froidevaux, J. S., Arlettaz, R., & Bollmann, K. (2019). Structural complexity in managed and strictly protected mountain forests: effects on the habitat suitability for indicator bird species. *Forest Ecology and Management*, 448, 139-149.
- Grimm V. & Storch I., 2000. Minimum viable population size of capercaillie *Tetrao urogallus*: results from a stochastic model. *Wildlife Biology* 6, 219–226.
- Kortmann, M., Heurich, M., Latifi, H., Rösner, S., Seidl, R., Müller, J., Thorn, S., 2018. Forest structure following natural disturbances and early succession provides habitat for two avian flagship species, capercaillie (*Tetrao urogallus*) and hazel grouse (*Tetrastes bonasia*). *Biol. Conserv.* 226, 81–91.
- Lakka J. & Kouki J., 2009. Patterns of field layer invertebrates in successional stages of managed boreal forest: Implications for the declining Capercaillie *Tetrao urogallus* L. population. *Forest Ecology and Management* 287, 600–607.
- Mikoláš, M., Svitok, M., Bollmann, K., Reif, J., Bače, R., Janda, P., Trotsiuk, V., Čada, V., Vitkova, L., Teodosiu, M., Coppes, J., Schurman, J.S., Morrissey, R.C., Mrhalova, H., Svoboda, M., 2017. Mixed-severity natural disturbances promote the occurrence of an endangered umbrella species in primary forests. *For. Ecol. Manage.* 405, 210–218.
- Mikoláš M., Svitok M., Tejkal M., Leitão P. J., Morrissey R. C., Svoboda M., Seedrem M. & Fontaine J. B., 2015. Evaluating forest management intensity on an umbrella species: Capercaillie persistence in central Europe. *Forest Ecology and Management* 354, 26–34.
- Rösner S., Brandl R., Segelbacher G., Lorenc T. & Müller, J., 2014. Noninvasive genetic sampling allows estimation of capercaillie numbers and population structure in the Bohemian Forest. *European Journal of Wildlife Research* 60, 789–801.
- Storch I., 1995. Annual home ranges and spacing patterns of capercaillie in central Europe. *Journal of Wildlife Management* 59, 392–400.
- Storch I., 2002. On Spatial Resolution in Habitat Models: Can Small-scale Forest Structure Explain Capercaillie Numbers? *Conservation Ecology* 6, 6.

Předběžný termín obhajoby

2019/20 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Martin Mikoláš, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Konzultant

Ing. Radek Bače, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 4. 9. 2019

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 22. 2. 2020

prof. Ing. Róbert Marušák, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 22. 03. 2020

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „Vliv struktury lesa na výskyt tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) ve smrkových (*Picea abies*) pralesích Karpat“ vypracoval samostatně pod vedením Ing. Martina Mikoláše Ph. D. a použil jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědom, že zveřejněním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Praze dne:

.....

Podpis autora

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěl poděkovat vedoucímu mé diplomové práce Ing. Martinu Mikolášovi Ph. D. za jeho čas, cenné rady a připomínky. Dále velmi děkuji konzultantovi Ing. Radkovi Bačemu Ph. D., který napomohl směřovat mé vědecké bádání a napomohl tak vzniku této práce.

Dále děkuji rodičům a babičce za výchovu ke vzdělání, podporu a velkou trpělivost. V neposlední řadě děkuji své milující přítelkyni za spolupráci, pevné nervy a péči.

Abstrakt

Tato diplomová práce se zabývá vlivem struktury lesa a její dynamiky na výskyt tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) v horských pralesích Karpat, jakožto původního biotopu tohoto ohroženého druhu. Tetřev hlušec je deštníkový druh a jeho ochranou zabezpečujeme ochranu množství jiných druhů živočichů a horských lesů. Tato činnost má velký význam pro ochranu současných a pochopení vhodné struktury jeho biotopu pro tvorbu budoucích biotopů.

Struktura, věk, disturbanční historie porostu a data o výskytu tetřeva hlušce získané v letech 2011 – 2014 na 287 plochách v rámci tří regionů Karpat (Slovensko, Ukrajina, Rumunsko). Výsledky zjištěné pomocí jednoduchých logistických regresních modelů naznačují, že nejdůležitějšími faktory pro výskyt tetřeva hlušce na studovaném území jsou: věk porostu (pozitivní efekt), počet stromů, severita a rok historické disturbance (negativní efekt). Analýzou smíšených logistických regresních modelů jsme identifikovali negativní vliv počtu stromů na výskyt tetřeva a signifikantně větší výskyt jsme pozorovali v ukrajinské části Karpat.

V závěru jsme identifikovali klíčové managementové opatření, které by měly dopomoci k zabezpečení příznivých stavů populace tetřeva hlušce. Mezi tato opatření patří například dostatečné množství vhodných území v bezzásahových oblastech a také jejich vzájemné propojení, snížení množství stromů, prosvětlení porostů, podpora přirozeného zmlazení a ponechávání mrtvého dřeva v porostu.

Klíčová slova: ekologické lesnictví, management lesa, deštníkový druh, pralesy, struktura lesa

Abstract

This thesis is focused on the effect of forest structure and dynamics on occurrence of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in mountain primary forests of Carpathian mountains, as this area compose the native habitat of this endangered species. Caperacillie is and umbrella species - its protection ensures the protection of numerous other species and mountain forests. For the conservation of the current habitats and creation of new ones is crucial to understand the structure of suitable habitats. Structure, age and historická disturbance history of the studied forests were collected in years 2011-2014 on 287 plots in 3 distinct regions of Carpathian Mountains (Slovakia, Ukraine, Romania). Results of simple logistic regression models shows that the most important factors of caperacillie occurrence are forest age (positive effect), numer of trees per plot, historická disturbance severity and year of the historická disturbance (negative effect). Analysis of mixed logistic regression model shows the negative effect of the number of trees per plot on the capercaillie occurrence and the occurrence was significantly higher in Ukrainian part of Carpathians. In the end we discuss key management practices which should be implemented to sustain viable caperacillie populations. Some of the most important management guidelines are, for instance: sufficient amount of strictly protected areas and their connection, lower numbers of trees with higher light availability, support of natural regeneration and retention of deadwood in the forest.

Key words: ecological forestry, forest management, umbrella species, primary forests, forest structure

OBSAH

1 Seznam tabulek, obrázků, grafů	9
2 Úvod	11
3 Cíle práce, vědecká hypotéza	12
4 Literární rešerše	13
4.1 Zařazení druhu a rozšíření.....	13
4.2 Biologické a ekologické nároky	14
4.2.1 Popis druhu	14
4.2.2 Biotopové nároky druhu	15
4.2.3 Potřebná velikosti biotopů.....	19
4.2.4 Příčiny ohrožení.....	20
4.3 Rozmnožování a význam struktury lesa pro úspěšnost reprodukce.....	22
4.3.1 Tok.....	22
4.3.2 Vývoj a potrava mláďat (kuřátek)	22
4.3.3 Biotop slepic s kuřátky	24
4.3.4 Mortalita kuřátek	25
4.3.5 Predace	27
4.4 Biotopy ve střední Evropě.....	28
4.5 Karpatské pralesy a přirozené historické disturbance	33
5 Metodika, charakteristika území	36
5.1 Shromažďování dat a průběh jejich shromažďování	37
5.2 Historie režimu disturbancí a věková struktura porostu	40
5.3 Analýza a příprava dat.....	42
6 Výsledky	44
7 Diskuse	55
7.1 Vhodné managementové opatření (podkapitola diskuse)	58
8 Závěr	60
9 Seznam literatury a použitých zdrojů	62

1 Seznam tabulek, obrázků, grafů

Obr. 1: Rozšíření tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) v Evropě (Coppes et al. 2016), str. 14.

Obr. 2: Tetřev hlušec, vlevo kohout, vpravo slepice (Foto: Grzegorz Zawadzki). (Převzato od Zawadzka 2014), str. 15.

Obr. 3: : Znázornění ideální struktury lesů pro tetřeva hlušce (Převzato od Mollet & Marti 2001), str. 16.

Obr. 4: Vhodná struktura porostů ve smrkovém vegetačním stupni. (Rumunsko), (Foto: autor), str. 18.

Obr. 5: Vhodná struktura porostů ve smrkovém vegetačním stupni.

(Ukrajina), (Foto: autor), str. 19.

Obr. 6: Vhodný biotop tetřeva hlušce: Západní Tatry (Miroslav Kaliský), str. 31.

Obr. č. 7: Biotop tetřeva hlušce zničený lesní těžbou: Nízké Tatry – Rovne (Miroslav Kaliský), str. 31.

Obr. 8: Národní park Bavorský les (Foto: autor), str. 32.

Obr. 9: Vhodný biotop ponechaný samovývoji po větrné a kůrovcové disturbanci v Národním parku Bavorský les (Foto: autor), str. 32.

Obr. č. 10: Biotop ponechaný samovývoji po větrné a kůrovcové disturbanci v Národním parku Šumava (Foto: autor), str. 33.

Obr. 11: Letokruhy znázorňující odlišné typy růstu indikující narušení okolních stromů. (Mikoláš 2016), str. 40.

Obr. 12: Vliv disturbancí na tetřeva hlušce podle Mikoláš et al. (2017), str. 55.

Tab. 1: Tabulka zobrazuje názvy studovaných charakteristik porostu, jejich definici, aritmetický průměr, medián a směrodatnou odchylku, str. 39.

Tab. 2: Tabulka zobrazuje názvy studovaných charakteristik porostu s výskytem a bez výskytu tetřeva, jejich aritmetický průměr, medián a směrodatnou odchylku, str. 42.

Tab. 3: Výsledky jednoduchých logistických regresních modelů pro všechny studované proměnné, str. 51.

Tab. 4: Výsledky smíšeného logistického regresního modelu pro 7 studovaných proměnných, str. 52.

Graf 1: Výskyt tetřeva hlušce na studovaném území podle jednotlivých regionů (ROM – Rumunsko, SLO – Slovensko, UKR – Ukrajina), str. 44.

Graf 2: Vliv průměrného věku stromů na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese, str. 45.

Graf 3: Vliv věku 5 nejstarších stromů na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese, str. 46.

Graf 4: Vliv mezikvartálového rozpětí věku stromů na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce, zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese, str. 47.

Graf 5: Vliv mediánu věku stromů na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce, zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese, str. 48.

Graf 6: Vliv severity historická disturbance na výskyt tetřeba hlušce zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese, str. 48.

Graf 7: Vliv roku historická disturbance na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese, str. 49.

Graf 8: Vliv počtu živých stromů (ha) na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese, str. 50.

Graf 9: Vliv počtu živých stromů (ha) na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce zjištěný pomocí smíšeného logistického regresního modelu, str. 53.

Graf 10: Vliv studovaného regionu na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce, zjištěný pomocí smíšeného logistického regresního modelu, str. 54.

2 Úvod

Ztráta biologické rozmanitosti kvůli ničení, nebo fragmentaci biotopů se dnes děje rychlostí, která není doposud známa ani z fosilních záznamů. Ochrana druhů a zachování jejich biotopů patří dnes v mnohých krajinách mezi priority národních, ale i mezinárodních environmentálních programů. Tetřev hlušec (*Tetrao urogallus*) je deštníkový druh horských lesů, u kterého jeho adekvátní ochranou zabezpečíme ochranu i dalším vzácným a ohroženým druhům živočichů. Karpaty představují nejrozsáhlejší území přírodních lesů a pralesů v Evropské unii, navíc hostí druhou nejpočetnější populaci tetřeva hlušce. Rapidní úbytek počtu tetřeva v posledních desetiletích je v Karpatech spojený zejména s nadměrnou těžbou dřeva v biotopech (ve kterých se vyskytuje), nevhodným managementem v hospodářských lesích, zpracování následků větrných a kůrovcových kalamit.

Horské lesy Karpat jsou charakteristické smíšeným disturbančním režimem, který se vyznačuje střídáním slabých, středně silných, ale také silných disturbancí. Historické disturbance formovaly biotop tetřeva hlušce po celá tisíciletí, ale zejména díky klimatické změně se dnes předpokládá, že disturbanční režimy se v budoucnosti změní. Tato změna může ovlivnit strukturu krajiny a tím také množství vhodných biotopů pro tetřeva hlušce, což může být na některých územích kritické, protože množství vhodných biotopů bylo ve velké míře zničených či ovlivněných lidskou činností.

Pochopení vlivu disturbancí a struktury porostu na výskyt tetřeva hlušce je důležité zejména z hlediska vhodného managementu chráněných území, ale také managementu hospodářských lesů. Poznání vlivu disturbancí nám může pomoci lépe pochopit širší krajinné souvislosti výskytu tetřeva hlušce a připravit se na případnou intenzifikaci přírodních disturbancí v nadcházejících letech. Důležitost poznání vhodných strukturálních prvků pro výskyt tetřeva hlušce nám může dopomoci například ke změně některých hospodářských postupů obhospodářování v lesním hospodářství a tím významně přispět k tvorbě vhodných biotopů.

3 Cíle práce, vědecká hypotéza

Cílem práce je v první řadě shrnutí znalostí o struktuře lesů a jejich managementu na výskyt tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) jako klíčového deštníkového druhu horských lesů střední Evropy. Za druhé zhodnocení výskytu tetřeva hlušce v pralesním společenství Karpat v závislosti na struktuře lesa. Za třetí navrhneme vhodná lesnická managementová opatření pro podporu výskytu tetřeva hlušce.

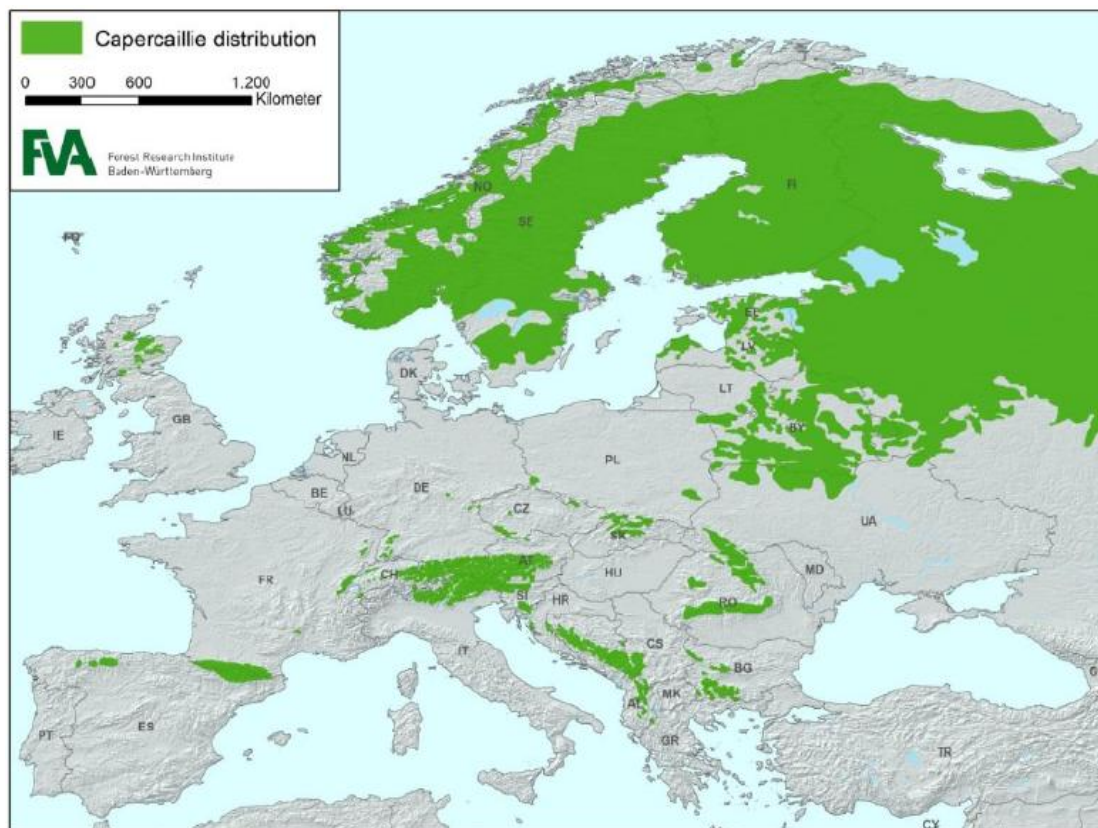
4 Literární rešerše

4.1 Zařazení druhu a rozšíření

Tetřev hlušec (*Tetrao urogallus*, Linnaeus 1758) patří podle taxonomické nomenklatury do třídy ptáci (*Aves*), řádu hrabaví (*Galliformes*), čeledi tetřevovití (*Tetraonidae*), je největší zástupce z této čeledi.

Na základě morfologických a behaviorálních charakteristik (morfometrie, variace v rámci barvy opeření, chování při rozmnožování) bylo doposud rozlišeno 12 poddruhů tetřeva hlušce (Dejuana 1994). V západní a jižní Evropě je dominantním druhem *T. u. major* (Alpy a střední Evropa), v izolovaných pohořích jižní Evropy se vyskytují další tři poddruhy: *T. u. aquitarius* v Pyrenejích, *T. u. cantabricus* v Kantabrijském pohoří a *T. u. rudolfi* ve východních Karpatech a na Balkáně. V severní Evropě se vyskytují 3 poddruhy: *T. u. urogallus* v jižní Skandinávii, *T. u. karelicus* ve Finsku a *T. u. lonnbergi* na poloostrově Kola. Ve východní Evropě a Asii je distribuce habitatů tetřeva hlušce poměrně souvislá, naproti tomu tu bývá rozlišováno 5 poddruhů: *T. u. pleskei* v Bělorusku a evropské části Ruska, *T. u. obsoletus* v severním Rusku a na Sibiři, *T. u. volgensis* v centrální a jihovýchodní části Ruska, *T. u. uralensis* na Uralu a jihovýchodní Sibiři a nakonec *T. u. taczanowskii* v centrální Sibiři až po Altaj.

Aktuální informace o velikosti populace tetřeva hlušce v evropských krajinách jsou uvedené v nejnovější publikaci IUCN Birdlife international (2015), *European Red List of Birds*, disponující oficiálními daty v rámci podávání zprávy EK podle článku 12 směrnice Evropského parlamentu a Rady 2009/147/ES z 30. listopadu 2009 o ochraně volně žijícího ptactva. Rozmístění populace tetřeva hlušce v Evropě není prostorově souvislé (Obr. 1). Těžiště výskytu je ve Skandinávii, Pobaltí, Bělorusku a Rusku.



Obr. 1: Rozšíření tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) v Evropě (převzato Coppes et al. 2016).

4.2 Biologické a ekologické nároky

(potravní nároky druhu, kvalita, kvantita potravy, způsob výživy, získávání potravy, vzdálenost přeletů)

4.2.1 Popis druhu

Tetřev hlušec se vyznačuje nápadným pohlavním dimorfismem ve zbarvení peří a velikosti. Kohout má hnědočernou barvu, peří na prsou se leskne do zelena. Při kořeni křídel má významnou bílou skvrnu a lysé poloměsíčkovité sytě červené „růže“ nad očima. Peří na břišní části i koncové části ocasních per bývají více méně bíle flekaté. V zaokrouhleném ocase je 18, někdy 20 až 22 per. Pod zobákem má prodloužená pera tvořící „bradu“. Slepice je nápadně menší, tmavě rezavě-hnědá s nápadně jasně rezavou skvrnou na prsou. Za letu se dá rozpoznat od podobné slepice tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*) podle zaokrouhleného ocasu. Kuřátka jsou rezavě-žlutá, na čele mají dva tmavohnědé podélné pruhy, nadoční proužek, proužek pod okem, záda hnědo až černo

skvrnitá, břicho bledě okrově žluté, oko namodrale šedé, zobák shora tmavý a zespondu světlé barvy, prsty se stojáky žluté (Kněžourek 1912).

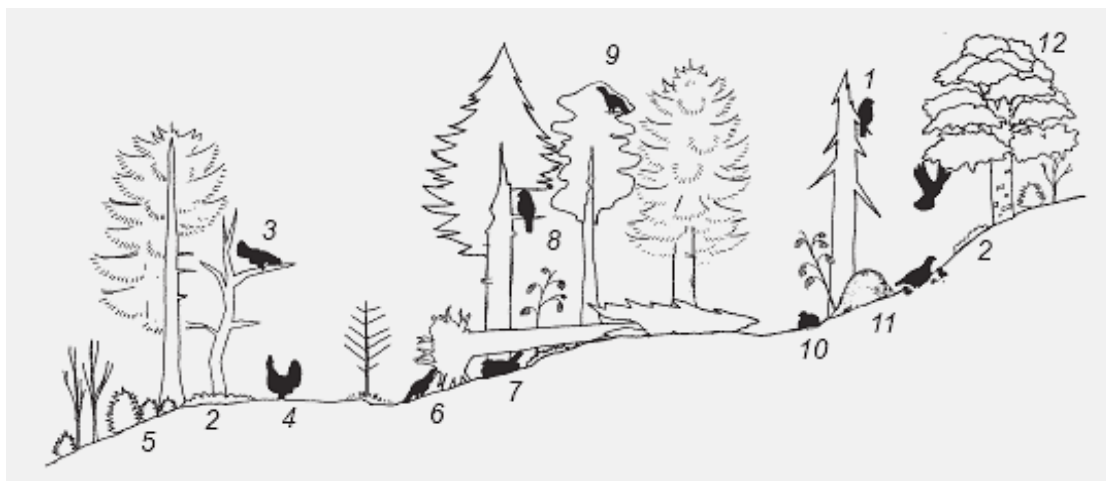
Kohout měří v rozpětí křídel asi 1,40 m, slepice jen 0,95 – 1,05 m. Hmotnost kohoutů kolísá od 3 do 6,5 kg (průměr 4,1 kg), hmotnost se před tokáním zvyšuje a během tokání může klesnout až o 0,5 kg. Slepice dosahuje hmotnosti 1,5 – 2,5 kg. Věk kohouta se odhaduje podle velikosti zobáku, rýhy na zobáku, případně velikosti ocasních per. Podle všeobecného měřítka považujeme kohouty do hmotnosti 3,5 kg za nedospělé (jednoleté) a s hmotností 4 – 4,2 kg jsou průměrné, 4,5 kg lze považovat za silné a přes 5 kilogramové za kapitální. Při druhém znaku se posuzuje délka ocasních per. Staří kohouti mají obvykle na horní části zobáku zjevnou rýhu, mladí kohouti mají zobák hladký a méně zahnutý. Tyto popisy jsou orientační a neplatí za každých podmínek (Hell 1988).



Obr. 2: Tetřev hlušec, vlevo kohout, vpravo slepice (foto: Grzegorz Zawadzki, převzato Zawadzka 2014).

4.2.2 Biotopové nároky druhu

Tetřev hlušec se vyskytuje hlavně v přirozených a rozvolněných lesích Evropy a Asie. Tyto lesy jsou charakteristické svou strukturální rozmanitostí a sukcesí v pozdních stádiích. Dále jsou tyto lesy specifické podrosty brusnice borůvky a jednotlivé etáže (Bollmann et al. 2005; Klaus et al. 1989; Storch 2002). Všeobecně platí, že se tetřevi vyhýbají mladým porostům. Vyskytují se ovšem v Národním parku Šumava a Bavorský les, kde struktura lesa a vegetace vyhovuje jeho nárokům, přestože se jedná o mladý porost (Rolstad & Wegge 1987).



Obr. 3: Znázornění ideální struktury lesů pro tetřeva hlušce (převzato Mollet & Marti 2001).

Popis obr. 3: 1. Ideální místo pro hřadování, 2. Borůvčí, 3. Strom vhodný pro tokání, 4. Tokaniště, 5. Mladé smrky (úkryt, zimní potrava), 6. Příjem kamínků z vývrátů, 7. Bezpečné místo pro hníždění, 8. Kryté místo na spaní, 9. Borovice a jedle (preferované stromy z hlediska potravních zdrojů), 10. Popeliště, 11. Mraveniště, 12. Buk (pupeny).

Obrázky (3,4,5) zobrazují typický biotop charakteristický pro tetřeva. Mezi nejdůležitější vlastnosti vhodných porostů patří rozvolněná struktura s otevřeným zápojem 50 – 60% a zavětvenými stromy až k zemi (vytváří přirozenou ochranu před predátory a slouží také jako zdroj potravy v zimních měsících). Nejvhodnější jsou porosty pralesovitého typu, nicméně postačuje jim také vhodně strukturovaný rozvolněný les s dostatečným počtem jehličnatých stromů zajišťující v zimních měsících potravu. Naopak v letních měsících slouží jako potrava podrost borůvek (*Vaccinium myrtillus*). Keře z čeledi vřesovcovitých (*Ericaceae*) poskytují úkryt před predátory (Storch 2002; Klaus 1989; Rolstad & Wegge 1989; Picozzi et al. 1992).

Hustý porost borůvky je ve vhodném biotopu tetřeva nepostradatelný. Dospělým jedincům zajišťuje zdroj potravy a pro kuřátka nabízí velké množství bezobratlých, kteří se v něm hojně vyskytují. Zároveň tvoří úkryt a

zlepšuje tepelný komfort (Storch 1995). Výzkumy prokázaly negativní vliv vysoké druhové rozmanitosti bylinné etáže v biotopech tetřeva na jeho přítomnost. Úbytek borůvky, která je pro tetřeva životně důležitá, má spojitost právě s druhovou rozmanitostí bylinné etáže (Rolstad 1988; Storch 1993).

Během zimy tetřevi vyhledávají porosty, které jim poskytnou dostatek potravy. V tomto období tvoří jeho potravu výhradně jehličí, jenž je ovšem chudé na energii. Proto šetří energií, téměř vůbec nelétá a dokonce i chůzi omezuje na nezbytně nutné krátké vzdálenosti. Zbytečná vyrušení pro něho znamenají významnou energetickou ztrátu. Tetřev přečkává zimu nejčastěji v malé skupince čítající 2 – 4 jedince, popř. zimuje úplně sám (Hell 1988).

Časně na jaře se tetřevi živí především mladými větvičkami a výhonky smrku (*Picea abies*), jakmile se v porostech vyskytují jedle (*Abies alba*) a borovice (*Pinus spp.*), tak upřednostňuje jehličí z těchto druhů, které je pro něj vhodnější oproti smrkovému (Saniga 1998). Biotopy v nižších vegetačních stupních (dnes velmi vzácných) ve kterých se vyskytuje také buk, postupně převládají v jeho potravě pupeny buku. Od května začíná být hlavní zdroj potravy borůvka (*Vaccinium myrtillus*). V létě konzumuje listy, pupeny, květy a bobule různých bylin a keřů. Převážně jde o borůvku a malinu (*Rubus idaeus*), ale i další vřesovcovité rostliny jako např. brusinka obecná (*Vaccinium vitis-idaea*). Tetřevi se neživí pouze rostlinnou potravou, ale v létě konzumují v hojném množství hmyz či jiné drobné živočichy, kteří žijou na přízemní vegetaci. Mnoho bezobratlých vyhrabávají z listů nebo hrabanky (Bakoš & Hell 1999). Během podzimu začíná převládat v potravě tetřeva ve vyšším podílu jehličí. Důležitou složkou potravy je také borůvka. Tetřevi sbírají gastrolity, kterých mají v žaludku asi 30 – 40g a ty jim pomáhají ke snadnějšímu mechanickému zpracování potravy (Saniga 2005).

Dříve byly biotopy spadající do zóny oblasti mírného pásma využívány během roku kohouty a slepicemi různě (Saniga 2004). V období jara (březen-květen) upřednostňovali kohouti i slepice smrkovo-bukovo-jedlový vegetační stupeň a smrkový vegetační stupeň. V období léta (červen – září) kohouti preferovali smrkový vegetační stupeň, zatímco slepice upřednostňovaly spíše

smrkovo-bukovo-jedlový vegetační stupeň. Na podzim kohouti upřednostňovali smrkové lesy, přičemž slepice byly stejně rozmístěny v smrkovém a smrkovo-bukovo-jedlovém vegetačním stupni. Vysoká dostupnost borůvky jako hlavní zdroj potravy během léta a podzimu byl důvod proč tetřevi preferovali v tomto období smrkový vegetační stupeň. V zimním období byl výběr preferovaného stanoviště velmi podobný podzimnímu. Preference jednotlivých stanovišť během roku byla zejména důsledek časové a prostorové dostupnosti potravy. Další hlavní faktor jsou měnící se klimatické podmínky a úkrytové možnosti a charakteristické chování během jarního a podzimního období toku. Slepice využívaly mýtiny zejména v období pozdějšího léta a během podzimu zejména kvůli dostupnosti potravy. V současnosti ve střední Evropě tetřev hlušec obývá téměř vždy smrkový vegetační stupeň, kvůli absenci vhodných biotopů v níže položených vegetačních stupních.



Obr. 4: Vhodná struktura porostů ve smrkovém pralese (Rumunsko, foto: autor).



Obr. 5: Vhodná struktura porostů ve smrkovém pralese (Ukrajina, foto: autor).

4.2.3 Potřebná velikosti biotopů

Tetřev hlušec je díky svým značným prostorovým nárokům mimořádně citlivý na fragmentaci lesa. Údaje získané na základě telemetrického pozorování jedinců v Bavorských Alpách ukázaly, že tetřevi během roku využívají plochu 132 – 1207 ha, průměrně 550 ha (Storch 1995). Propojená stanoviště tokanišť by neměla být menší než 1400 ha a takové "ostrovy" vhodných biotopů by neměly být od sebe vzdáleny více než 5-10 km (Bollmann et al. 2011). Pro minimální životaschopnou populaci o velikosti minimálně 500 jedinců by celková výměra takto propojených biotopů měla být 250 – 500 km² (Grimm & Storch 2000; Braunisch & Suchant 2013). Pokud jsou splněné tyto podmínky, další negativní faktory (například predace, vliv výkyvů počasí) neohroží dlouhodobé přežití populace. Pro udržení populace je důležitá migrace mezi jednotlivými ploškami výskytu, protože vzájemná propojenost biotopů je nevyhnutelná pro dynamiku v rámci metapopulací (Mikoláš et al. 2015).

4.2.4 Příčiny ohrožení

V červeném seznamu IUCN (IUCN 2016) je tetřev hlušec zařazený v kategorii nejméně ohrožených taxonů (LC – Least concern) a to z důvodu stále velmi početných populací ve Skandinávii a v Rusku (Birdlife international 2012). Naproti tomu na území střední, západní a jižní Evropy došlo v posledních desetiletích k úplnému vyhynutí nebo k výraznému poklesu lokálních populací tohoto druhu. Z tohoto důvodu je ve spoustě zemí zařazený do kategorie silně ohrožených taxonů.

V České republice je podle aktuálního červeného seznamu ptáků Česka zařazený v kategorii kriticky ohrožených druhů. Mezi zvláště chráněné druhy ptáků v Česku řadíme dle vyhlášky 395/1992 Sb. celkem 120 ptačích druhů a 2 poddruhy rozdělených v závislosti na stupni ohrožení do tří kategorií:

1. Druhy kriticky ohrožené – 34 druhů, 1 poddruh
2. Druhy silně ohrožené – 57 druhů, 1 poddruh
3. Druhy ohrožené – 29 druhů

Populaci tetřeva negativně ovlivňuje mnoho faktorů. Jsou to např. (kompletní ztráta vhodného biotopu, predční tlak, turistický ruch). Tyto vybrané faktory ovšem působí společně a na několika prostorových úrovních.

Několik vědeckých publikací (Wegge et al. 1992; Kurki et al. 2000; Sachot et al. 2003; Tesák et al. 2011; Saniga 2012; Mikoláš et al. 2015) prokázalo, že hlavní příčinou ohrožení tetřeva hlušce je ztráta vhodných biotopů a fragmentace. Během posledních desetiletí počty tetřeva rapidně klesly v celém areálu výskytu. Ně některých územích úplně vymizel. Podle všech informací za tuto skutečnost vdčíme hlavně primárním a sekundárním důsledkům plánované, ale také ilegální těžby (Storch 2000).

V Evropě se hlavní trend úbytku populací začal objevovat začátkem padesátých let 20. století. Zejména v důsledku nárůstu nepříznivých antropických vlivů a intenzifikaci lesního hospodářství docházelo k výraznému zmenšení vhodných biotopů, stále větší ztrátě propojení mezi jednotlivými

biotopy a jejich fragmentaci, což mělo za následek vyhynutí mnohých lokálních populací a celkové zmenšení areálu druhu (Storch 2000, 2007).

V případě intenzivní těžby v podobě holin, jsou vhodné blízké biotopy pro přežití tetřeva značně limitované. Pokud se propojenost jednotlivých stanovišť naruší velkoplošnou těžbou, migrace jedinců mezi jednotlivými populacemi může být omezena a tím pádem může být ohroženo její zachování, protože malé populace jen zřídka dlouhodobě přežívají (Segelbacher et al. 2003). V krajinném měřítku se rozloha vytěžených ploch v okolí tokanišť negativně podepisuje na množství tetřevích jedinců na daném území (Mikoláš et al. 2015), protože velkoplošná holosečná těžba způsobuje vznik biotopu dlouhodobě nevhodného pro přežívání tetřeva hlušce. Při snaze o záchranu klesajících počtu tetřeva se zdůrazňuje zejména důležitost zachování charakteristických prvků struktury porostu na dostatečně velkých plochách (tisíce hektarů).

Vliv člověka a jeho činnosti na populace tetřeva v době rozmnožování se pokoušeli zjistit v severozápadním Španělsku Suárez-Seoane & García-Rovéz (2004). Zjistili, že místa, která si tetřevi vybrali na tok, byly charakteristické většími plochami starého lesa s větší relativní druhovou rozmanitostí dřevin, větší nadmořskou výškou a vzdáleností od řek. Tyto vhodné plochy byly pod menším vlivem lidské činnosti, nacházely se ve větší vzdálenosti od silnic a domů.

Předpokládá se, že hlavní příčinou klesání populace je spíše úbytek vajec a kuřátek, nikoliv mortalita dospělých tetřevů (Kurki et al. 2000). Nedostatek vhodných biotopů a stanovišť způsobil pokles populace tetřeva hlušce a s tím souvisí také nižší reprodukční schopnost a vyšší mortalita juvenilních jedinců.

V mnoha evropských lokalitách výskytu tetřeva hlušce zánik populací pokračuje. Přes snahy o zlepšení podmínek pro přežití, je tetřev hlušec stále ohroženým druhem.

V některých státech jsou tetřeví populace uměle navyšovány pomocí projektů záchrany a speciálních pěstebních a managementových opatření (Storch 2000), o kterých napíšeme více v dalších kapitolách.

4.3 Rozmnožování a význam struktury lesa pro úspěšnost reprodukce

4.3.1 Tok

Tetřev hlušec je polygammní druh. Kohouti se zdržují v blízkosti slesc pouze v době tokání, jinak se vyskytují v menších hejnech. Během února a března se vytvořená hejna rozpadají a kohouti začínají navštěvovat staré tokaniště, které využívají po mnoho let, obvykle také tokají na stejném stromě. Tokání začíná obvykle v první polovině dubna, končí v druhé polovině května. V závislosti na nadmořské výšce a povětrnostních podmínkách může trvat až do konce května či začátku června. Tokání obvykle začíná velmi brzo z rána při úsvitu a představuje velmi charakteristický ceremoniál, který doprovází v jednotlivých fázích osobitými hlasovými projevy označovanými jako klepání, trylek, výlusk, broušení. Ve fázi broušení má tetřev hlušec na krátkou dobu (3 – 4 vteřiny) sníženou schopnost přijímat z okolí podněty, zejména zvukové. Během toho kohouti slétají na zem, kde pokračují v tokání a mezi blízkými jedinci dochází k soubojům. V době plného tokání se kompletní toková sloka opakuje 200 – 300 krát. Slepice vábí kohouty tichým kvokáním, které zní jako „bak“, „gok“. Po krátkém kroužení kolem slípky následuje páření, ke kterému dává podnět slepice charakteristickým zaujetím pózy přilepením k zemi. Slepice obvykle navštěvují několik tokanišť, kde se páří pouze s dominantním kohoutem. Tokaniště bývají v nenarušených podmínkách vzdálené průměrně 2 km od sebe. Po spáření opouštějí slepice tokaniště a upravují si hnízda, obvykle při kmeni stromu, případně pod vývratem. Koncem dubna snášejí průměrně 8 (5 – 12) žlutavých a tmavohnědě skvrnitých vajec, inkubace trvá 26 dní (Hell 1988).

4.3.2 Vývoj a potrava mlád'at (kuřátek)

Během prvního dne po vylíhnutí slescice odvádí kuřata z hnízda na lokality, kde je dostatečné množství potravy, kterou kuřátkům vyhledává a odkrývá ji hrabáním. Vhodná stanoviště slescice s kuřátky vybírá a vyhledává na základě dostatečného množství dostupné potravy a úkrytových možností (Hannon & Martin 2006). Krátce po vylíhnutí se kuřátka bez problému pohybují na dlouhé vzdálenosti. Proto slescice vyhledává v této fázi vhodný biotop, který je pro jejich přežití klíčový. Musí poskytovat dostatečné množství hmyzu, vhodnou

strukturu porostů, který jim poskytuje ochranu před možnými predátory, ale také je neomezuje v pohybu (Bergerud & Gratson 1988). Pokud je potravy nedostatek, mladí tetřevi aktivně hledají vhodnější stanoviště s dostatkem potravy v okolí. Zvýšený pohyb kvůli přesunům může způsobit, že se zpomalí růst mladých kuřátek (Erikstad 1985). Vývin mláďat je poměrně rychlý. Během deseti dní se začínají opeřovat, ale zcela opeření jsou až ve druhém měsíci. Přibližně za dva týdny už umějí poletovat, což jim usnadní pohyb. Navzdory všem okolnostem se drží u matky až do podzimu.

Prvních 28 – 29 dní převládá jako hlavní část v potravě kuřátek hmyz. V prvním týdnu života tvoří více než 50% potravy kuřátek bezobratlí. Vysoký obsah bílkoviny, které jsou velmi důležité pro růst a přežití je hlavní důvod, proč kuřátka preferují bezobratlé v prvních týdnech života (Spidsø & Stuen 1988). Jde zejména o housenky motýlů, které jsou nejdůležitější složkou potravy tetřevích kuřátek (Wegge et al. 2005). Dostupnost housenek závisí zejména na hustotě porostu a na pokryvu a výši bylinné vegetace (především borůvky). Pokud je les příliš tmavý, housenky (a další hmyz) se v něm nevyskytují. Pokud je les řídký s dostatkem dopadajícího světla na zem, avšak výška borůvek přesahuje 40 – 50 cm, housenky vylezou na vrchol borůvek a kuřátka na ně nedosáhnou a tím přicházejí o základní složku potravy potřebnou pro jejich přežití. Proto je ideální výška borůvkových keřů pro stanoviště tetřevích kuřátek 30 – 40 cm (Mikoláš et al. 2013). Dostatek mikrohabitátů ve formě vývrátů a mrtvého dřeva zvyšuje heterogenitu prostředí a tím i možnost získat potřebnou potravu na místech s příliš vysokým porostem borůvky.

Dostupnost bezobratlých může být nepřímo ovlivněna i lesní pastvou. Příliš intenzivní pastva může mít za následek snížení výšky borůvky do takové míry, že se na ní nenacházejí larvy hmyzu, tím pádem jsou kuřátka připravena o důležitou součást potravy. Naopak úplné vyloučení pastvy může způsobit nárůst výšky borůvek a tím kuřátka na vyskytující se larvy nedosáhnou. Pastva tedy může mít pozitivní vliv na přežití kuřátek, ale nesmí být příliš intenzivní (Klaus et al. 1989).

Dalšími zdroji potravy pro mladé tetřevy jsou mravenci a jejich kukly, rozličný hmyz žijící na zemi, jeho larvy a kukly, pavouci, sekáči, mnohonožky, menší měkkýši a jiné bezobratlé (Ferianc 1964). Picozzi et al. (1999) navíc zjistil, že larvy obecně jsou oblíbenou potravou kuřátek a také, že kuřátka, která jedla nejvíce larev přežívala lépe. S přibývajícím věkem kuřátka postupně stále více přecházejí na rostlinnou stravu a po 3 týdnech od vylíhnutí začíná v jejich jídelníčku rostlinná strava převažovat (Kastdalen 1986). Po sedmi týdnech života se živí téměř výhradně rostlinnou potravou, přičemž až 85% z toho tvoří borůvky. Další významnou složkou jejich potravy mohou být květiny, např. vřesovce čtyřřadého (*Erica tetralix*) a černýše lučního (*Melampyrum pratense*).

4.3.3 Biotop slepic s kuřátky

Storch (1994) prováděla telemetrické pozorování v letech 1988 – 1992 a zjišťovala, které biotopy slepice s kuřátky preferují v Bavorských Alpách – Teisenberg. Klíčový faktor pro výskyt hnízd a později také mlád'at byl na lokalitách, kde byl dostatek přízemní vegetace, která jim slouží jako úkryt. Jeden z hlavních faktorů pro úspěšné vyvedení snůšky, byl právě dobrý úkryt hnízda. Jedna samice s kuřátky využívala areál o průměrné rozloze 148ha od doby, kdy se kuřátka vylíhla až do pozdního léta. Preferují hlavně staré lesy pralesovitého typu s bohatou přízemní vegetací a s dostatečným výskytem bezobratlých, kteří slouží jako potrava. Jako jeden z dalších faktorů byl výskyt borůvky v dostatečném množství. Na základě výzkumu v Norsku Wegge (1992) odhaduje hnízdní plochu na 20 – 30 ha, a po vylíhnutí potřebuje tetřeví rodinka až 1000 ha vhodného biotopu kvůli pohybu v průběhu 4 – 6 týdnů.

V severozápadním Rusku z výsledků monitoringu 10 tetřevích hejnech se Wegge et al. (2005) snažili identifikovat klíčové prvky rozhodující ve výběru vhodného stanoviště slepic s kuřátky. Pomocí kontrolních ploch porovnali množství hmyzu a pokryvnost keřů. Tetřevi se obvykle vyskytovali na lokalitách, které byly mnohem bohatší na dostupnost hmyzu než kontrolní plochy. Nejvýznamnější rozdíl byl v množství housenek motýlů (*Lepidoptera*), které determinovaly výběr stanovišť slepic s kuřátky.

I když se v porovnání s distribucí hmyzu pokryvnost borůvky jevila jako méně důležitým faktorem při výběru biotopu rodinkou, byla na lokalitách výskytu rodinek vyšší. Keřiky borůvek poskytují tetřevům kromě potravy i úkryt před predátory.

Nároky jedinců na strukturu lesa se během jejich života liší, avšak vždy platí, že tetřevi se vyhýbají vytěženým plochám a mladým hospodářským lesům (Wegge et al. 1982; Rodem et al. 1984). Pokud je ale struktura a vegetace v mladých a rozvolněných porostech např. po disturbnaci vhodná, využívají i takové lesy (Rolstad & Wegge 1987). Wegge et al. (2007) při pozorování 4 rodinek s kuřátky v norském Varaldskogen zjistili, že pokud se hejko vyskytovalo v porostech pralesovitého typu, v hospodářském lese se prakticky nezdržovala. Rodinky se téměř vyhýbaly otevřeným porostům, a pokud se vyskytovaly v hospodářském lese, tak se pohybovaly a přesouvaly výrazně rychleji, než v porostech pralesovitého typu. S největší pravděpodobností to bylo zapříčiněno díky nedostatku úkrytových možností a nedostupnosti potravy v porostech hospodářského typu. Průměrná rychlost při přesunu jednoho hejníka je 83,2 m za hodinu.

4.3.4 Mortalita kuřátek

Za vysokou mortalitu u mladých jedinců se považuje jako hlavní důvod predace (Hannon & Martin 2006). Období krátce po vylíhnutí kuřátek je pro přežití nejvíce kritické. Kastadalen & Wegge (1991) během 3 leté studie zjistili, že povylíhnutí zemřelo do jednoho měsíce až 54% kuřátek. Predátoři (malí savci a plazi) na úmrtí krátce po vylíhnutí měli podíl až 90% z těchto ztrát. Z tohoto důvodu je velmi důležité, aby slepice s vylíhlymi kuřátky měly k dispozici vhodné lokality s dostatkem potravy a množstvím úkrytových možností, aby se dokázaly vyhnout predátorům. Storaas et al. (1999) tvrdí, že se snižujícím se množstvím vyhovujících biotopů pro mladá kuřátka se predace exponenciálně zvyšuje.

Mezi nejčastější predátory tetřeva hlušce patří lišky (*Vulpes vulpes*) a jiní menší savci. Dále pak plazi a také dravci jako orel (*Aquila sp.*) a jestřáb (*Accipiter sp.*). Pokud se biotopy výrazně fragmentují, může to zapříčinit, že se

vhodné biotopy stávají snadněji dostupné pro predátory (Storaas et al. 1999). Wegge et al. (1990) a Kurki et al. (2000) zjistili, že v porostech, které jsou významně fragmentované, je mortalita kuřátek mnohem vyšší než ve starých porostech o velké rozloze. Aby mohl tetřev hlušec přežít je proto klíčové ponechat vhodné biotopy, které slouží k zahnízdění a výchově mlád'at (Kvasnes & Storaas 2007).

Další z důležitých faktorů, které významně přispívají ke zvýšené mortalitě kuřátek, jsou extrémní výkyvy teplot způsobené klimatickou změnou (Schröder et al. 1982). Ty mohou mít během období líhnutí kuřátek výrazný vliv. Sníh a chladné počasí ovlivní zejména rychlost pohybu a díky tomu se stávají zranitelnější vůči predátorům. V této době se na základě 30 letého výzkumu v Alpách prokázal významný vliv dostupnosti potravy pro slepice během období kladení vajec jako zásadnější faktor, ovlivňující vitalitu a celkovou úspěšnost přežití kuřátek. Dostupnost potravy v období kladení snůšky je ovlivněna výškou sněhové pokrývky. Klimatické výkyvy v období druhé poloviny května – června jsou méně důležité pro přežití a proto dostupnost potravy ovlivní vývoj výrazněji. Z toho důvodu musí být porosty v nižších vegetačních stupních také chráněny, neboť je zde pravděpodobnost na sněhovou pokrývku v květnu – červnu nižší a díky tomu je v těch biotopech ve stejném období mnohem více hmyzu pro kuřátka (Mikoláš et al. 2015).

Jak tvrdí Mikoláš et al. (2013) jedním z dalších nebezpečných faktorů pro přežití kuřátek je používání pesticidů v lesním hospodářství. Pesticidy se používají ve velkém množství na boj se podkorním hmyzem a jsou založeny na bázi cyklických pyrethroidů. U používaných přípravků na ochranu lesa je to zejména chemická látka cypermetrin. Působí neselektivně a během několika týdnů, takže usmrcuje také ostatní žádoucí hmyz, který tvoří dostupnou potravu tetřeva hlušce, ale hlavně tetřevích kuřátek. Jelikož se pesticidy používají v boji proti kůrovcům (obvykle květen – srpen) vyplývá z toho, že jde o nejcitlivější část roku v ročním cyklu života tetřeva – vyvádění mlád'at.

4.3.5 Predace

Predace je důležitým faktorem pro přežití, který ohrožuje hlavně malé a izolované populace. Problematice predace se ve své práci věnoval Storch (2007). Predace představuje přirozený proces. Interakci mezi predátorem a jeho kořistí chápeme jako druh soutěže, kde inovace ze strany predátora vede k odpovědi ze strany kořisti. Mluvíme o koevoluci. Vlastnosti predátora a jeho kořisti nejsou izolované a mají smysl, jen pokud o nich uvažujeme jako o součásti jednoho systému. Tetřevi získali soubor morfologických, fyziologických a behavioralních adaptací, které jim umožňují vyrovnat se snáze s predací. Bez predátorů by se evoluce tetřeva odvíjela jinou cestou, a právě díky predaci jsou tím druhem, který známe. Ačkoliv se predace jeví jako přirozená součást života tetřevů, ve spoustě evropských krajín je pochopitelně chápána jako vážná hrozba ohrožující celé populace. Pokud odhadujeme relativní význam faktorů, které mohou ovlivnit velikost a dynamiku populace, je vhodné rozeznávat proximální (blízké) a ultimátní (konečné) příčiny.

Za poslední dobu populace predátorů vzrostly a právě predace může být jeden z hlavních faktorů vyhynutí menší a izolované populace. Velké množství populací žije v menších „ostrůvcích“ vhodného biotopu a jsou obklopeny „morem“ hustého hospodářského lesa a kulturní krajiny. Kulturní krajina je domovem početné populace predátorů. Predační tlak je však díky tomuto o mnoho silnější. Predace je tedy proximální příčinou. Ultimátní příčinou je ztráta a fragmentace vhodného prostředí v důsledku lidských aktivit. V této situaci tlumení predátorů jednoduše potlačí příznaky a neřeší příčinu nežádoucího stavu (Storch 2007).

Jeden ze způsobů, jakým se tetřevi vyrovnávají s predací, je počet vajec ve snůšce. Vysoký počet vajec ve snůšce tetřeva (5 – 12 vajec) a možnost snést i druhou snůšku v případě zničení první se tedy dá považovat za evoluční adaptaci na silnou predaci. Tetřevi se sice mohou stát snadno kořistí predátorů, vysokou míru predace jsou však schopni kompenzovat vysokou natalitou (Mikoláš et al. 2015).

V tomto kontextu se jako klíčový faktor jeví právě možnost rozmnožovat se. Mimořádnou důležitost má proto přítomnost vhodné struktury lesa a s tím související tokanišťa, hnízdišťa a bohatá dostupnost potravy pro kuřátka.

Fragmentace prostředí však silně zvyšuje predaci a to jak kuřátek, tak i dospělých jedinců (Wegge & Storaas 1990; Wegge et al. 1992; Swenson & Angelstam 1993).

Tím, že po náhlé ztrátě biotopu se tetřevi vyskytnou ve větším počtu na menší výměře lesa, se stávají lákadlem pro predátory. Následný vývoj holosečí – vznik hustě zapojené homogenní mlaziny představuje úplnou ztrátu habitatu pro tetřeva hlušce. V hustém lese tetřev hlušec nedokáže létat (je to velký pták a nedokáže dobře manévrovat), nenachází v něm potravu a také ztrácí výhled potřebný na únik před predátory (Finne et al. 2000). Predační tlak můžeme eliminovat i nepřímo – snižováním výměry (resp. zabraňováním vzniku nových) rozsáhlých odtěžených ploch a v případě už vzniklých holin zabránit vzniku homogenních hustých porostů.

Žádný z predátorů, kteří loví tetřevy, se přímo nespecializuje na hledání a ničení hnízd, snůšky mohou sloužit jako potrava predátorům pouze při náhodném nalezení. V Norsku se pomocí výzkumu kontroly snůšek zjistilo, že nejvýznamnější škody a jako hlavní predátor byla liška (*Vulpes vulpes*) a krkavcovití ptáci (*Corvidae*) (Storaas & Wegge 1987). Podobný výzkum provedli také ve Finsku. Zjistili, že potrava jestřába lesního (*Accipiter gentilis*) byla ze 7% právě slepice tetřeva hlušce (Tornberg 2001). Dospělí jedinci netvoří základní potravu žádného z predátorů. Predační tlak je rozdílný pro obě pohlaví. Dospělí kohouti jsou hůře ulovitelní v porovnání s menšími a na zemi hnízdícími slepicemi, případně slepice s mláďaty (Storch 2007).

4.4 Biotopy ve střední Evropě

Tetřev hlušec je v oblasti střední Evropy považován za klíčový deštníkový druh a indikátor starých rozvolněných a strukturálně bohatých lesů (Suter et al. 2002). Karpaty, pohoří táhnoucí se od České republiky na východ k Ukrajině a stáčeující se až k jihu Rumunska jsou ve střední Evropě jedny z posledních lokalit, kde tetřeví populace nalézají vhodné útočišťa. V Karpatech se nacházejí

jedny z největších oblastí pralesů a přirozených lesů v Evropě, které poskytují vhodné útočiště pro tetřeví populace, a proto také toto pohoří hostí stabilní a samostatnou populaci tetřeva hlušce (Mikoláš 2015). Využívání lesů v historii, zejména způsob obhospodařování jako je selektivní těžba a lesní pastva dopomohlo k vytvoření a zachování vhodných podmínek těchto biotopů, které jsou vhodné pro přežití tetřeva (Hancock et al. 2011; Klaus et al. 1989). Vhodná stanoviště kde se tetřev nejčastěji vyskytuje, se v Karpatech nacházejí hlavně ve vyšších nadmořských výškách a tvoří jejich horské přirozené lesy a pralesy, charakteristické více etážemi rozvolněných porostů, vývraty a velkým množstvím mrtvého dřeva (Mikoláš et al. 2015). Porosty byly v minulosti využívány lidmi často jen v podobě občasně selektivní těžby nebo lesní pastvy a to z důvodu vyšší nadmořské výšky a nepřístupnosti porosů (Huband et al. 2010).

V rámci karpát jsou vhodná stanoviště jen malé ostrůvky nebo pásy většinou jehličnatých lesů mezi vyššími polohami a listnatými lesy nižších vegetačních stupňů.

Tetřev hlušec patřil v dřívějších dobách na území České republiky k jednomu z nejběžnějších ptáků. Ve 20. století se vyskytoval v oblasti celé Šumavy a obýval i přilehlé oblasti podhůří. Na území České republiky, ale také na území téměř celé střední Evropy byl zaznamenán v druhé polovině 20. století značný pokles v početnosti tetřevích populací. To potvrzuje i fakt, že je dnes v Národním parku Šumava jediná životaschopná populace v rámci celé České republiky. V letech 2007 a 2008 došlo na Šumavě k větrným kalamitám (Kyrill a Emma), které spustily řetězec velmi rozsáhlých a opakujících se gradací podkorního hmyzu (Lausch et al. 2011).

Z napadených porostů byla velká část vytěžena a odvezena, ale podstatná část porostů byla ponechána přirozenému vývoji. Ponechání lesa přirozené obnově byl hlavní důvod, proč populace tetřeva na Šumavě začala prosperovat a umožnila mu přežít i v „suchých“ lesích (Rössner et al. 2014). Prudké změny biotopů dorovázely vypouštění jedinců z umělých chovů do volné přírody a právě tato skutečnost mohla částečně přispět ke zvyšujícím se stavům tetřevích

populací. Bufka (2011) odhadl velikost populace na Šumavě na 200 až 500 jedinců. Dohromady s Bavorským lesem se populace odhaduje přibližně na 500 jedinců (Müller & Rössner 2011; Rössner et al. 2014) a pohybuje se na kritické hranici přežití (Grimm & Storch 2000). Proto by každé nepřímé ohrožení kvality biotopu tetřeva na tomto území mohlo způsobit bezprostřední ohrožení jeho budoucnosti. Populace tetřeva hlušce v Národním parku Šumava se díky vzniku biotopových podmínek vhodných pro reprodukci po dlouhých letech dostala na životaschopnou úroveň a prosperuje (Rössner et al. 2014), což potvrzuje, že disturbované plochy představují pro tetřeva vhodný biotop.

Populaci tetřeva hlušce na Slovensku můžeme rozdělit na populaci zdrojovou, která se nachází v jádrové oblasti výskytu a na populace okrajové. Pro přežití okrajových populací je nutné, aby zdrojová populace byla v dobré kondici a také byla dostatečně propojená s okrajovými populacemi, aby byla umožněna migrace. Jádrová populace na Slovensku však není celistvá ale fragmentovaná mezi 5 geomorfologických celků – Tatry, Nízké Tatry, Velká Fatra, Muránska planina a Stolické vrchy. Na téměř všech lokalitách výskytu tetřeva na Slovensku převládá dlouhodobě negativní trend vývoje populace, a to i v chráněných ptačích územích, kde je tetřev hlušec předmětem ochrany. V některých částech Slovenska již tetřev hlušec dokonce vyhynul, případně přežívají jen poslední jedinci. Od roku 1985 také prokazatelně zaniklo minimálně 178 tokanišť. Výskyt disturbancí (vítr a podkorní hmyz) je klíčovým faktorem při tvorbě vhodných struktur biotopu tetřeva hlušce v přírodních lesích. Výsledky výzkumu z chráněného ptačího území Nízké Tatry potvrzují, že velkoplošné holiny jsou pro tetřeva hlušce nevhodné biotopy a nedokáže v nich dlouhodobě přežít. I suchý les po napadení podkorním hmyzem představuje podstatně vhodnější stanoviště než asanované plochy (Mikoláš et al. 2013).



Obr. 6: Vhodný biotop tetřeva hlušce (Západní Tatry, foto: Miroslav Kaliský).



Obr. 7: Biotop tetřeva hlušce zničený lesní těžbou (Nízké Tatry – Rovne, foto: Miroslav Kaliský).



Obr. 8: Národní park Bavorský les (foto: autor).



Obr. 9: Vhodný biotop ponechaný samovývoji po větrné a kůrovcové disturbanci v Národním parku Bavorský les (foto: autor).



Obr. 10: Biotop ponechaný samovývoji po větrné a kůrovcové disturbanci v Národním parku Šumava (foto: autor).

4.5 Karpatské pralesy a přirozené historické disturbance

Pralosem označujeme les bez známek přímého lidského zásahu, ve kterém jsou hlavním faktorem ovlivňujícím strukturu a kompozici lesa přirozené historické disturbance. Tyto lesy přitom nemusí zahrnovat jen staré, klimaxové stádia porostu ale také BRZKÉ vývojové stádia po rozpadu. Pralesy slouží jako důležité REFUGIA genetické, druhové, biotopové a ekosystémové diverzity (Kulakowski et al. 2016) také jako referenční oblasti pro pochopení vlivu klimatické změny na lesní ekosystémy a jejich fungování (Watson et al. 2018). Jelikož pralesy jsou jedna z posledních nedotknutých částí přírody v rámci suchozemských ekosystémů, bylo na ně v posledních desetiletích zaměřených množství výzkumných aktivit. V posledních letech se hlavně zdůrazňuje důležitost pralesů pro zachování biodiverzity (Keeton et al. 2007), protože představují nedotknutý a nenahraditelný biotop (Ulyshen et al. 2018). Unikátní charakter pralesů předurčuje jejich významnou úlohu v zachování a ochraně biodiverzity, zmírňování klimatických změn a udržitelnosti ekosystémových služeb (Ulyshen et al. 2018). Přirozený vývoj a rozličné disturbanční režimy v pralesích často přispívají k vysoké úrovni strukturální různorodosti (Bauhus 2009). Některé strukturální prvky jako například velké množství stojícího a ležícího mrtvého dřeva (Nagel et al. 2017), staré stromy (Commarmot et al. 2013) a množství rozdílných mikrohabitatů (Kozák et al. 2018) jsou

v pralesích velmi početné a právě tyto strukturální prvky jsou důležité pro zachování a ochranu biodiverzity (Lindenmayer et al. 2006).

Intenzita, frekvence a severita přirozených disturbancí má hlavní vliv na množství a kvalitu dostupných habitatů v pralesích. Přirozené historické disturbance jsou podle definice relativně krátké události v rámci dynamiky lesa, ale proti tomu mohou mít dlouhotrvající vliv na strukturu a kompozici porostu. Historické disturbance mohou například měnit věkovou strukturu lesa, ovlivňovat jeho druhové složení a též změnit trajektorii vývoje lesa a tyto vlivy mohou být i několik staletí po disturbanci (Frelich 2002). Historické disturbance způsobují reorganizaci porostové struktury, snižují množství živých stromů, zvyšují otevřenost, heterogenní zmlazení a vegetaci, také zvyšují množství stojícího a ležícího mrtvého dřeva (Donato et al. 2012). Kombinace maloplošné dynamiky spojené s rozpadem jednotlivých stromů a historická disturbance lesa s rozlohou stovky kilometrů čtverečních ovlivňovaly dynamiku lesních ekosystémů po tisíceletí a také ovlivňovaly společenstva lesních organizmů. Přes selekci a koevoluci jsou lesní druhy adaptované na působení disturbančních režimů typických pro lesní biom, který obývají (Ulyshen et al. 2018).

Jedna z nejrozsáhlejších souvislých zalesněných oblastí v Evropě se nachází v Karpatech, které také hostí většinu pozůstalých Evropských temperátních pralesů (Sabatini et al. 2018). Disturbanční historie horských prales. Karpat je typická režimem s vysokou časovo-prostorovou proměnlivostí v severitě (závažnosti) a frekvenci disturbancí, přičemž hlavními disturbančními faktory jsou vítr a nebo gradace podkorního hmyzu. Historická disturbance středně silné a slabé severity (vážnosti) převládají, avšak vzácně se vyskytují také silné historické disturbance a významným způsobem přispívají do celkové plochy porostu zničené historickými disturbancemi a tento režim je charakterizovaný jako tzv. disturbanční režim smíšených severit (Meigs et al. 2017). Přestože disturbanční historie v Karpatech je časově a prostorově různorodá, vyskytují se také období synchronizované disturbanční aktivity (Janda et al. 2017). Například v Západních Karpatech se vrchol disturbanční aktivity objevil v polovině 19. století, s nejvýznamnějšími obdobími disturbancí v letech 1820

a od roku 1840 do 1870 (Janda et al. 2017). V tomto období byl zjištěný silný disturbanční signál také v ostatních částech Karpat (Trotsiuk et al. 2014, Svoboda et al. 2014), což indikuje synchronizaci disturbancí v rámci větších krajinných celků (Janda et al. 2017).

5 Metodika, charakteristika území

Údaje použité v diplomové práci byly shromážděny na Rumunském Ukrajinském a Slovenském území Karpat. Karpaty pokrývají území o velikosti 222 440 km² a jsou nejrozsáhlejším lesním komplexem v mírném pásmu Evropy. Nejnížší bod Karpat se nachází v nadmořské výšce 100 m nad mořem a nejvyšší bod dosahuje výšky 2655 m nad mořem. Klima je mírné až kontinentální s nižšími teplotami a vyššími srážkami ve vyšších nadmořských výškách a na severu. Horní hranice lesa kolísá od přibližně 1600 m na severozápadě Karpat do přibližně 1850 v Jižních Karpatech. Listnaté lesy dominují v nižších nadmořských výškách Karpat a v jejich složení dominuje zejména buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) s příměsí habru obecného (*Carpinus betulus* L.), dubu letního (*Quercus robur* L.), javoru horského (*Acer pseudoplatanus* L.) a jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior* L.). V podhorských lesích dominují dřeviny jako buk lesní smíchaný s jedlí bělokorou (*Abies alba* Mill.) a smrkem ztepilým (*Picea abies* (L.) Karst.). Smrkové lesy dominující ve vyšších nadmořských výškách, jsou hlavním biotopem Tetřeva hlušce v Karpatech. Tyto lesy mohou být v některých oblastech Karpat s příměsí jedle bělokoré, borovice limby (*Pinus cembra* L.) a modřínu opadavého (*Larix decidua* Mill.), v některých oblastech i s příměsí buku lesního (*Fagus sylvatica*) (Mikoláš 2016). Typický pro tyto lesy je hustý podrost s dominancí borůvky (*Vaccinium myrtillus*), třtiny chloupkaté (*Calamagrostis villosa*), biky lesní (*Luzula sylvatica*) a metličkou křivolakou (*Avenella flexuosa*). Oblast Karpat se považuje za „hotspot“ biodiverzity v rámci mírného pásma Evropy, s velkým množstvím endemických druhů a zachovalými populacemi medvěda hnědého (*Ursus arctos*), rysa ostrovida (*Lynx lynx*), vlka obecného (*Canis lupus*) a také tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) (Oszlányi et al. 2004)

V obhospodařování a managementu lesů ve studovaném území došlo od roku 1990 k významným změnám. Těžba holosečným způsobem v některých regionech byla redukována hlavně v západních Karpatech (např. na Slovensku z 85% na 29%; Green Report, Ministry of Agriculture of the Slovak Republic, 2010) a využívání metod přírodě blízkého hospodaření vzrostlo jako důsledek změny legislativy zabraňující holosečné těžbě. Ale v jiných zemích způsobilo

navrácení státních lesů soukromým vlastníkům zvýšení rozsahu ilegální těžby dřeva. Ve všech zemích navíc dochází k rozsáhlým asanačním těžbám, které jsou v současnosti pravděpodobně hlavním důvodem velkoplošných těžeb v Karpatech (Mikoláš 2016). Hlavně díky nedostupnosti terénu a dlouhodobě nepřístupným dolinám se v Karpatech zachovaly nejrozsáhlejší komplexy přírodních lesů a pralesů v rámci Evropské unie. Karpaty také hostí druhou nejpočetnější populaci tetřeva hlušce v Evropě (pokud nezahrneme Rusko a Skandinávii, Storch 2007) a tak představují vhodnou oblast na studium vlivu přirozených disturbancí na populaci tetřeva hlušce. Karpatské pralesy jsou charakterizovány tzv. smíšeným režimem disturbancí (Trotsiuk et al. 2014, Svoboda et al. 2014), a tak představují významnou příležitost posoudit vliv celého rozsahu disturbančních severit na populace tetřeva hlušce.

5.1 Shromažďování dat a průběh jejich shromažďování

Na zhotovení vlivu disturbancí a struktury porostu na populaci tetřeva hlušce v Rumunských, Ukrajinských a Slovenských Karpatech jsme použili údaje sesbírané mezi lety 2011 až 2014. Data byla sesbíraná na 287 kruhových zkusných plochách o velikosti 1000 m². Plochy byly vybrány pomocí statistické metody náhodného rozdělení popsané v práci Svoboda et al. (2014). Plochy celkově reprezentují území horských pralesů o rozloze 28,7 ha. Na každé výzkumné ploše byly zaznamenány všechny živé a mrtvé stromy s průměrem ≥ 10 cm, následně byl v prsní výšce změřen jejich průměr (DBH) a byl zaznamenán druh stromu. Hustota zmlazení byla zaznamenána ve čtyřech výškových kategoriích (0 – 0,5 m, 0,5 – 1,3 m, 1,3 – 2,5 m a > 2,5 m) – v datech pouze jedna kategorie, 0,5 – 1,3. Množství ležícího mrtvého dřeva bylo stanoveno pomocí transektové metody, při které se změří všechny kusy mrtvého dřeva s tloušťkou > 6 cm ležících na 5 transektech dlouhých 20 metrů a nacházejících se na azimutu: 0°, 72°, 144°, 216° a 288° (vycházejících ze středu zkusné plochy).

Seznam strukturálních proměnných je uvedený v tabulce 1 společně s průměrem, mediánem a směrodatnou odchylkou pro jednotlivé proměnné. Otevřenost porostu byla vyhodnocena pomocí hemisferických fotografií, které

jsme vyhotovili na šesti předem určených pozicích na každé ploše. Získané fotografie jsme zpracovali a analyzovali pomocí softwaru WinSCANOPY.

Přítomnost reps. nepřítomnost tetřeva hlušce na ploše byla zjišťována prostřednictvím pozorovací metody a pobytových znaků, které by indikovaly přítomnost druhu na dané ploše. Pobytové znaky jsou např. (peří, trusu, stopy ve sněhu, uštípnutí větviček a pod.).

(další strana) Tab. 1: Tabulka zobrazuje názvy studovaných charakteristik porostu, jejich definici, aritmetický průměr, medián a směrodatnou odchylku.

Název proměnné	Ø	Me	Sd	Jednotka	Charakteristika proměnné
průměrný věk stromů	141,5	145	39,86	roky	Průměrný věk uvolněných stromů na ploše s výjimkou stromů s více než 20 chybějícími letokruhy a stromů s DBH < 10 cm
průměrný DBH živých stromů	341,79	341	79,28	mm	Průměrný DBH všech živých stromů na ploše s průměrem > 6 cm.
disturbanční index	0,24	0	0,35		Shannonův index vypočítaný na základě sumy disturbančních severit v každé dekádě od roku 1800 do 1980
severita disturbance	40,69	37	16,76	% korunového zápoje	Severita nejsilnější disturbance vyjádřená jako procento odstraněného korunového zápoje.
rok disturbance	1876	1875	52,76	roky	Rok disturbance s největší severitou
počet mrtvých stromů na ha	126,79	100	89,16	n/ha	Počet mrtvých stromů na hektar s DBH > než 6 cm
počet živých stromů na ha	487,7	440	234,01	n/ha	Počet živých stromů na hektar s DBH > než 6 cm
otevřenost porostu	10,37	9,8	7,99	% korunového zápoje	Průměrná otevřenost porostu vypočítaná ze 6 hemisferických fotografií vyhodnocená v programu WinSCANOPY
regenerace 50-130 cm	746,17	440	1300,98	n/ha	Denzita zmlazení (výšková kategorie 50-130cm) na hektar vypočítaná podle počtu jedinců na ploše)
ležící mrtvé dřevo	114,23	94	79,1	m ³ /ha	Množství mrtvého dřeva vypočítané z údajů sezbíraných pomocí transektové metody
věk pěti nejstarších stromů	198,39	198	55,3	roky	Průměrný věk 5 nejstarších stromů na ploše s výjimkou stromů s více než 20 chybějícími letokruhy a stromů s DBH < 10 cm
Giniho koeficient věku stromů	0,17	0,15	0,09	roky	Giniho koeficient věku uvolněných stromů na ploše s výjimkou stromů s více než 20 chybějícími letokruhy a stromů s DBH < 10 cm
mezikvartálové rozpětí věku stromů	50,75	41	41,04	roky	Mezikvartálové rozpětí věku uvolněných stromů s výjimkou stromů s více než 20 chybějícími letokruhy a stromu s DBH < 10 cm
medián věku	137,63	141	46,39	roky	Medián věku uvolněných stromů s výjimkou stromů s více než 20 chybějícími letokruhy a stromů s DBH < 10 cm
kvadratický průměr DBH mrtvých stromů	311,67	305	109,49	mm	Kvadratický průměr DBH mrtvých stromů s DBH > 6 cm, výška > 1,3 m.

5.2 Historie režimu disturbancí a věková struktura porostu

Věková struktura a historie disturbancí byla analyzována pomocí metod dendroekologie. Pro každou plochu byly použité křížově datované letokruhové série z 25 náhodně vybraných žijících uvolněných stromů, získané formou vývrtnu pomocí Presslerova nebozezu. Pro zjištění věkové struktury při vývrtech, které nedosáhly přímo do středu, byl počet chybějících letokruhů dopočítán pomocí Duncanovo metody (1989).

Pro každou plochu byl vypočítán průměr, medián věku, gini index věku a mezikvartálové rozpětí věku. Historie disturbancí byla zrekonstruována na základě dvou principů: 1) uvolnění – prudký nárůst stromu následující po odstranění zápoje okolních stínících stromů, 2) rychlý počáteční růst, který je projevem toho, že strom rostl od počátku svého růstu v otevřeném zápoji (horní snímek v obr. 11, Frelich & Lorimer 1991). Severita disturbancí byla hodnocena jako součet uvolnění a rychlých počátečních růstů v každé dekádě, převedené na procenta korunového zápoje (Svoboda et al. 2014).



Obr. 11: Letokruhy znázorňující odlišné typy růstu indikující narušení okolních stromů. (převzato Mikoláš 2016).

Popis obr. 11: Nahoře: 1) uvolnění – prudký nárůst stromu následující po odstranění zápoje okolních stínících stromů, dole: 2) rychlý počáteční růst, který je projevem toho, že strom rostl od začátku svého růstu v otevřeném zápoji.

Z těchto dat byly vytvořené proměnné charakterizující historii disturbancí pro jednotlivé plochy: maximální severita disturbancí, rok maximální historické disturbance, diverzita severit disturbancí reprezentována disturbančním indexem (Svoboda et al. 2014). Disturbanční index reprezentuje celkovou severitu disturbančního režimu na plochu charakterizovanou pomocí běžně používaného Shannonova indexu. Nízké hodnoty (minimum dosahuje hodnoty přibližně -3) indikují historické disturbance s nízkou severitou, které se dělí frekventovaně na časové ose. Maximální teoretická hodnota je 0 a indikuje 100% korunového zápoje, který byl narušený v průběhu jedné dekády. Nejvyšší diverzita disturbancí je reprezentována středními hodnotami indexu (Mikoláš 2016). Seznam disturbančních a věkových proměnných je uvedený v tabulce č. 2 společně s průměrem, mediánem a směrodatnou odchylkou pro každou proměnnou.

Tab. 2: Tabulka zobrazuje názvy studovaných charakteristik porostu s výskytem a bez výskytu tetřeva, jejich aritmetický průměr, medián a směrodatnou odchylku.

Název proměnné	Ø výskyt	Ø bez výskytu	Me výskyt	Me bez výskytu	Sd výskyt	Sd bez výskytu	Jednotka
průměrný věk stromů	149,87	138,31	147	143,5	34,81	41,25	roky
průměrný DBH živých stromů	350,72	338,4	354	336,5	75,43	80,61	mm
disturbanční index	0,25	0,23	0	0	0,36	0,35	
severita disturbance	36,63	42,23	35	38	12,59	17,88	% korunového zápoje
rok disturbance	1864,6	1880,36	1875	1875,5	57,14	50,47	roky
počet mrtvých stromů na ha	114,56	131,44	80	110	86,57	89,89	n/ha
počet živých stromů na ha	422,53	512,45	400	450	169,74	250,14	n/ha
otevřenost porostu	10,54	10,3	10,34	9,44	7,08	8,33	% korunového zápoje
regenerace 50- 130 cm	830,5	714,13	620	345	811,71	1444,47	n/ha
ležící mrtvé dřevo	119,8	112,12	113	88	70,75	82,11	m ³ /ha
věk pěti nejstarších stromů	210,37	198,84	199	197	53,95	55,25	roky
Giniho koeficient věku stromů	0,18	0,16	0,16	0,15	0,09	0,1	roky
mezikvartálové rozpětí věku stromů	60,48	47,06	44	39	47,45	37,8	roky
medián věku	149,25	133,21	150	138	44,76	46,3	roky
kvadratický průměr DBH mrtvých stromů	330,47	304,52	345	299,5	113,49	107,35	mm

5.3 Analýza a příprava dat

Pro jednotlivé proměnné jsme vypočítali průměr (\bar{X}), medián (Me) a směrodatnou odchylku (Sd) a to zvláště pro plochy s výskytem tetřeva (\bar{X} výskyt, Me výskyt, Sd výskyt) a bez výskytu tetřeva (\bar{X} bez výskytu, Me bez výskytu, Sd bez výskytu) viz tabulka 2.

Zhodnocení vlivu disturbancí, věku a struktury porostu na výskyt tetřeva jsme použili sérii logistických regresních modelů s jednou nezávislou proměnnou. Jednotlivé strukturální proměnné (viz tabulka č. 1) jsme použili jako nezávislé proměnné a výskyt/absenci tetřeva na ploše jsme použili jako závislou proměnnou. Na tvorbu modelů jsme použili funkci glm s binomiálním rozdělením a logistickou sponovou funkcí.

V druhém kroku jsme analyzovali vliv disturbancí, věku a struktury v rámci jednoho všeobecného smíšeného regresního modelu. Pro všechny proměnné

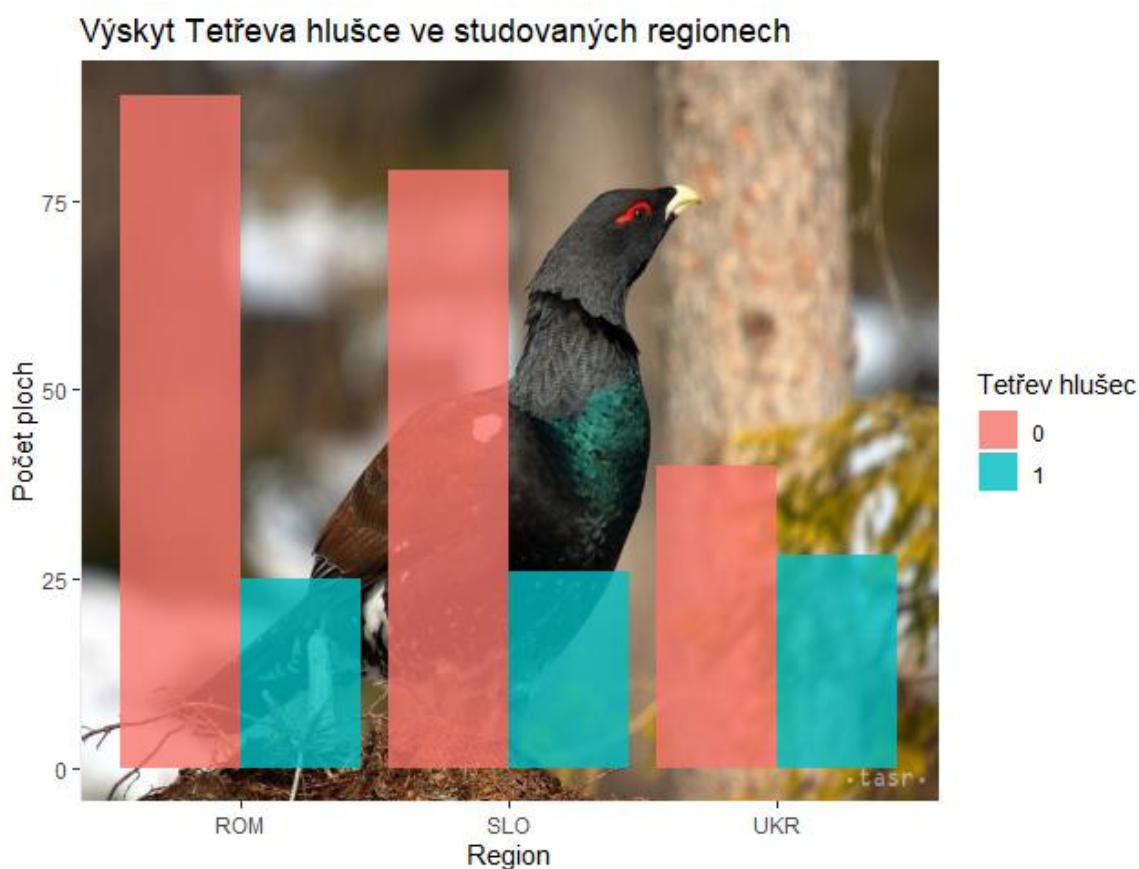
(tab. 2) jsme nejprve zjišťovali míru jejich vzájemné korelace pomocí funkce *rcore* z balíčku *Hmisc*.

V rámci tohoto kroku jsme vyloučili 10 proměnných, u kterých byl Pearsonův korelační koeficient větší než 0.65 a nebo menší než -0.65. Ve výsledném modelu jsme tak použili 7 proměnných: *disturbance_severity*, *disturbance_year*, *n_trees_dead_60*, *n_trees_live_60*, *openess_mean*, *volume_deady_lying*, *REGION* a proměnnou *Porost* (stand) jsme použili jako tzv. náhodný vliv (*random effect*), pro zohlednění prostorového rozdělení ploch v rámci regionů a porostů. Na tvorbu smíšeného regresního modelu jsme taktéž použili funkci *glmer* z balíčku *lme4* (Bates et al. 2015), s použitím binominálního rozdělení a logistickou sponovou funkcí. Výsledky logistických regresních modelů jsme zobrazili pomocí funkce *visreg* z balíčku *visreg* (Breheny & Burchett 2017). Analýzu dat jsme prováděli v programu R (R core Team, 2020).

6 Výsledky

Rozdíly ve struktuře porostu, disturbanční historii a věku porostu na plochách s výskytem a bez výskytu tetřeva hlušce jsme zobrazili v tabulce č. 2.

Výskyt tetřeva byl zjištěn na 79 plochách a absence tetřeva byla potvrzená na 208 plochách z 287 studovaných ploch. Prezenze a absence tetřeva na plochách pro jednotlivé regiony (Rumunsko, Ukrajina a Slovensko) je zobrazena na grafu 1 (níže).



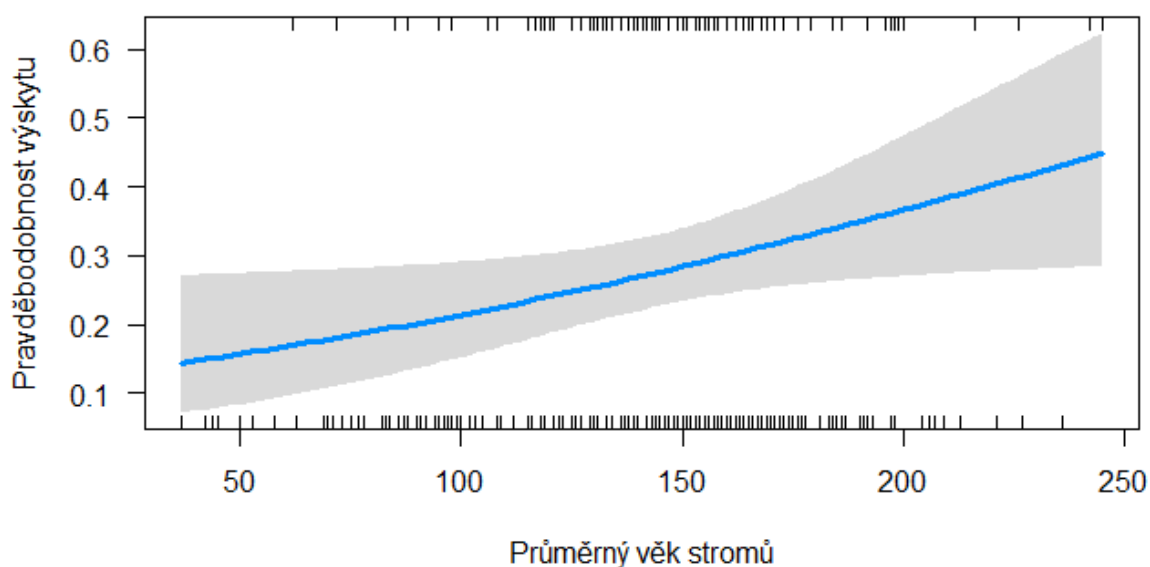
Graf 1: Výskyt tetřeva hlušce na studovaném území podle jednotlivých regionů (ROM – Rumunsko, SLO – Slovensko, UKR – Ukrajina). Regiony jsou zobrazené na ose x, přičemž na ose y je uvedený počet ploch s výskytem tetřeva (1 – modrá barva) a bez výskytu (0 – červená barva).

V tabulce 2 porovnáváme průměrné hodnoty, medián, směrodatnou odchylku struktury, věku a disturbanční historie na plochách s výskytem a bez výskytu tetřeva hlušce. Rozdíly jsou významné hlavně v průměrných hodnotách. Průměrné hodnoty průměrného věku stromů, věku pěti nejstarších stromů, ale také mediánu

věku stromů byly vyšší na plochách s výskytem tetřeva. Průměr velkých mrtvých stromů (kvadratický průměr mrtvých stromů) byl také vyšší na ploše s výskytem tetřeva, i když průměrný počet mrtvých stromů byl na plochách s výskytem tetřeva menší a stejný trend platí také pro počet živých stromů na ploše.

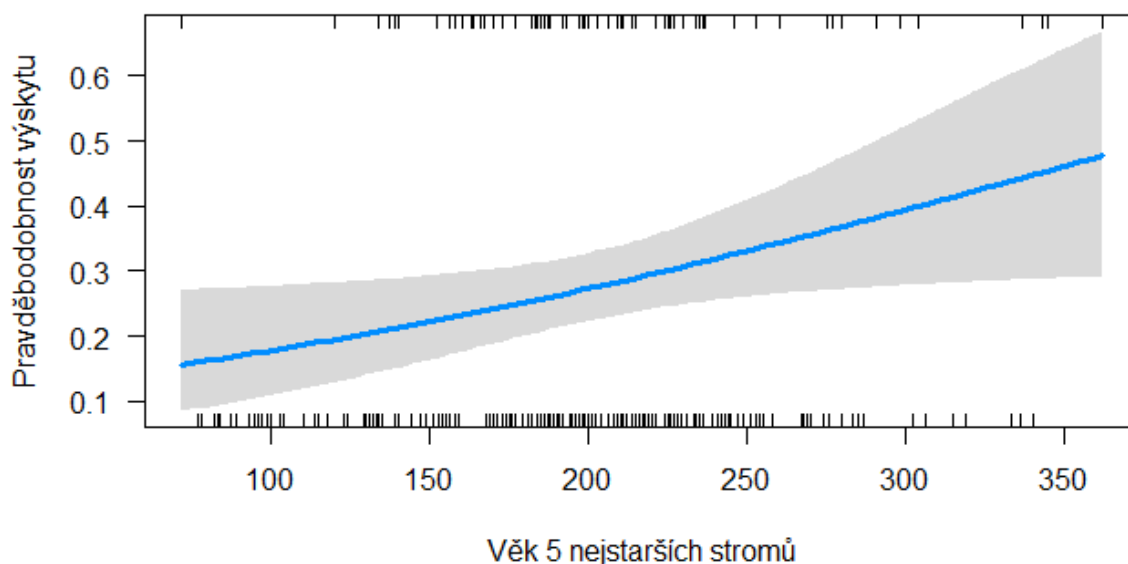
Otevřenost porostu a množství ležícího dřeva je téměř totožná ať už na plochách s výskytem, a nebo bez výskytu tetřeva. Na plochách s výskytem tetřeva byla přítomná menší průměrná severita nejsilnějších disturbance a zároveň se na plochách s výskytem nejsilnější historické disturbance nejvíce vyskytovala v minulosti.

Výsledky jednoduchých logistických regresních modelů naznačují, že výskyt tetřeva byl signifikantně ovlivněn 7 studovanými proměnnými. Pozitivní vlivy na výskyt tetřeva vykazovaly zejména proměnné spojené s věkem porostu: průměrný věk stromů, věk 5 nejstarších stromů, mezikvartálové rozpětí věku stromů, medián věku (graf 2; 3; 4; 5). Naopak negativní vliv byl statisticky prokázán u proměnných severity disturbance, rok nejsilnější disturbance a u množství živých stromů na ploše (graf 6; 7; 8).

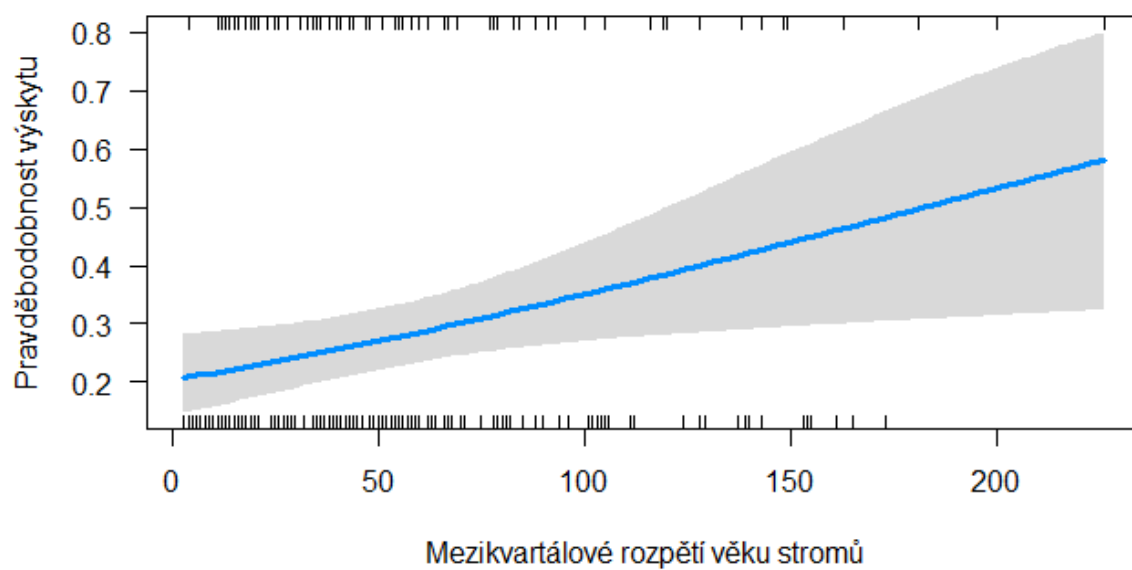


Graf 2: Vliv průměrného věku stromů na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese. Předpokládané hodnoty

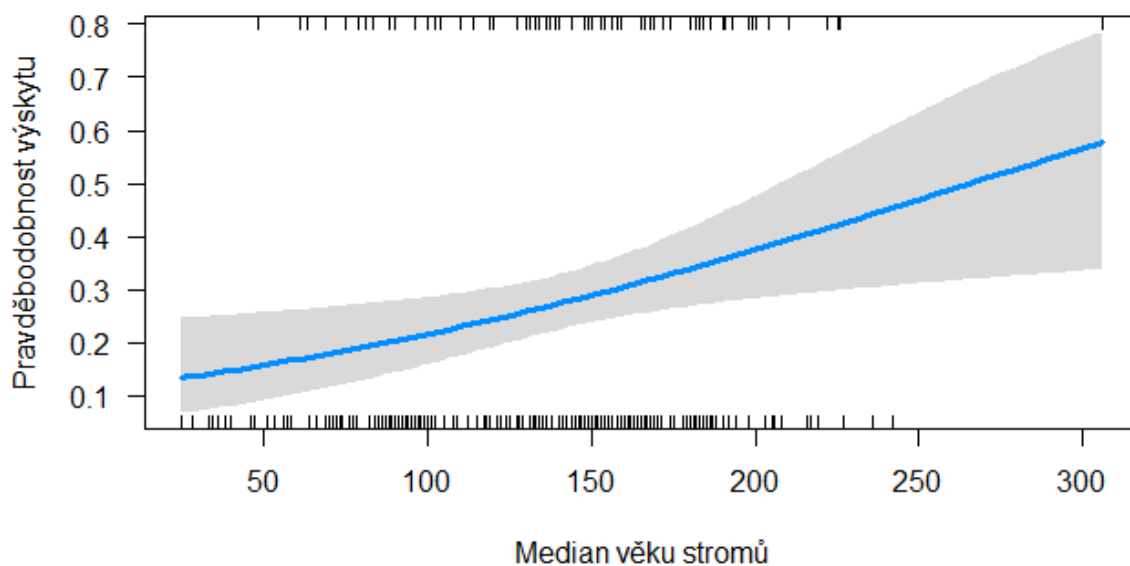
výskytu jsou zobrazené modrou barvou. Šedou barvou je zobrazený 95% interval spolehlivosti. Svislé čárky zobrazují průměrné hodnoty věku stromů pro jednotlivé plochy.



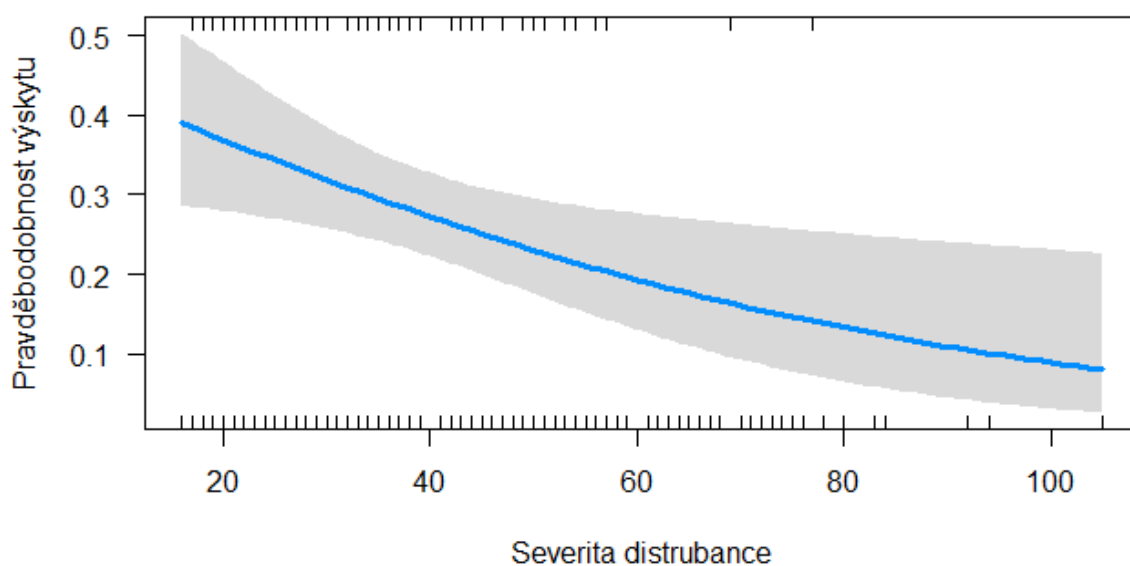
Graf 3: Vliv věku 5 nejstarších stromů na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese. Předpokládané hodnoty výskytu jsou zobrazené modrou barvou, šedou barvou je zobrazený 95% interval spolehlivosti. Svislé čárky zobrazují průměrné hodnoty věku 5 nejstarších stromů pro jednotlivé plochy.



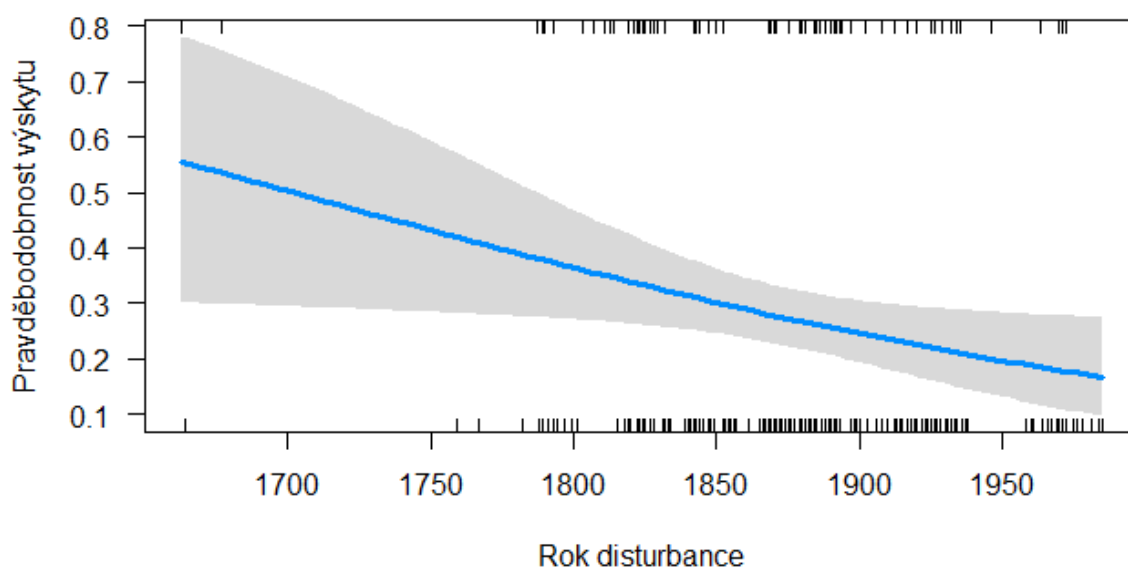
Graf 4: Vliv mezikvartálového rozpětí věku stromů na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce, zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese. Předpokládané hodnoty výskytu jsou zobrazené modrou barvou, šedou barvou je zobrazený 95% interval spolehlivosti. Svislé čárky zobrazují hodnoty mezikvartálového rozpětí věku stromů pro jednotlivé plochy.



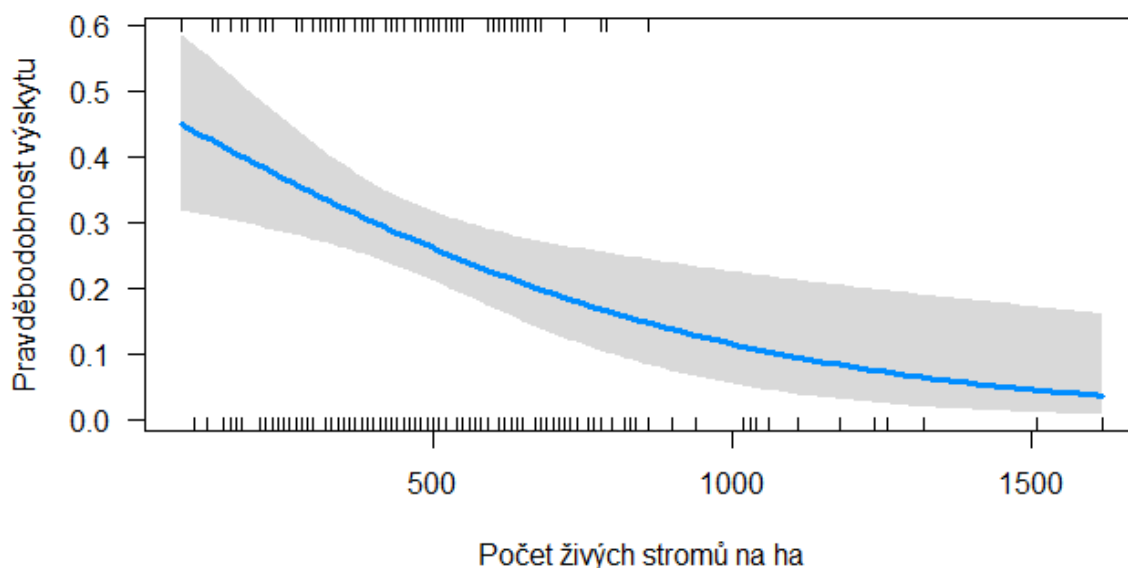
Graf 5: Vliv mediánu věku stromů na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce, zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese. Předpokládaní hodnoty výskytu jsou zobrazené modrou barvou, šedou barvou je zobrazený 95% interval spolehlivosti. Svislé čárky zobrazují hodnoty mediánu věku stromů pro jednotlivé plochy.



Graf 6: Vliv severity historické disturbance na výskyt tetřeba hlušce zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese. Předpokládané hodnoty výskytu jsou zobrazené modrou barvou, šedou barvou je zobrazený 95% interval spolehlivosti. Svislé čárky zobrazují hodnoty severity historické disturbance pro jednotlivé plochy.



Graf 7: Vliv roku historické disturbance na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese. Předpokládané hodnoty výskytu jsou zobrazené modrou barvou, šedou barvou je zobrazený 95% interval spolehlivosti. Svislé čárky zobrazují rok historické disturbance pro jednotlivé plochy.



Graf 8: Vliv počtu živých stromů (ha) na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce zjištěný pomocí jednoduché logistické regrese. Předpokládané hodnoty výskytu jsou zobrazené modrou barvou, šedou barvou je zobrazený 95% interval spolehlivosti. Svislé čárky zobrazují hodnoty počtu živých stromů na hektar pro jednotlivé plochy.

Výsledky logistické regrese jsou zobrazené v tabulce 3, přičemž v tabulce jsme uvedli hodnotu pravděpodobnosti pro jednotlivé proměnné, sílu a směr jejich vztahu ve vztahu k výskytu tetřeva na ploše. U ostatních analyzovaných proměnných (průměrný DBH živých stromů, distrubanční index, počet mrtvých stromů na ha, průměrná otevřenost korunového zápoje, zmlazení 50 – 130 mm, ležící mrtvé dřevo, giniho koeficient věku stromů, Kvadratický průměr DBH mrtvých stromů) se signifikantní vliv na výskyt tetřeva nepotvrdil.

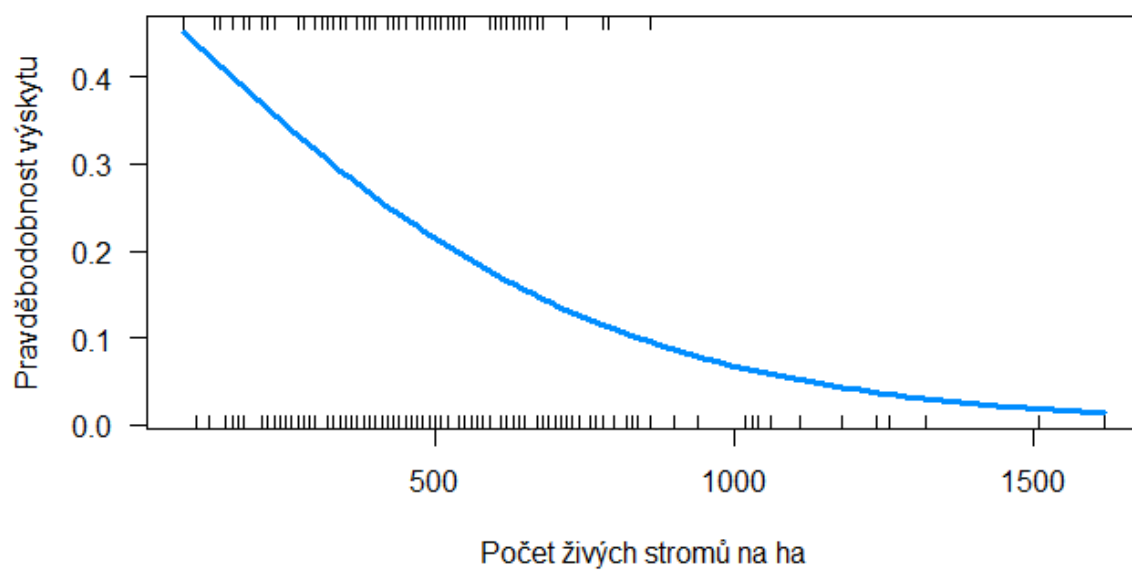
Tab. 3: Výsledky jednoduchých logistických regresních modelů pro všechny studované proměnné. Ve sloupcích je uvedena hodnota pravděpodobnosti, hladina signifikance (prázdná – nesignifikantní, * - 0.05, ** - 0.01, *** - 0.001) a znaménko +/- značí pozitivní/negativní vztah k výskytu tetřeva na ploše.

Proměnná	p-hodnota	signifikance	
průměrný věk stromů	0.029	*	+
průměrný DBH živých stromů	0.24		
disturbanční index	0.628		
severita disturbance	0.012	*	-
rok disturbance	0.026	*	-
počet mrtvých stromů na ha	0.154		
počet živých stromů na ha	0.004	**	-
otevřenost porostu	0.824		
regenerace 50 – 130 cm	0.51		
ležící mrtvé dřevo	0.463		
věk pěti nejstarších stromů	0.025	*	+
Giniho koeficient věku stromů	0.29		
mezikvartálové rozpětí věku stromů	0.015	*	+
medián věku	0.009	**	+
kvadratický průměr DBH mrtvých stromů	0.074		

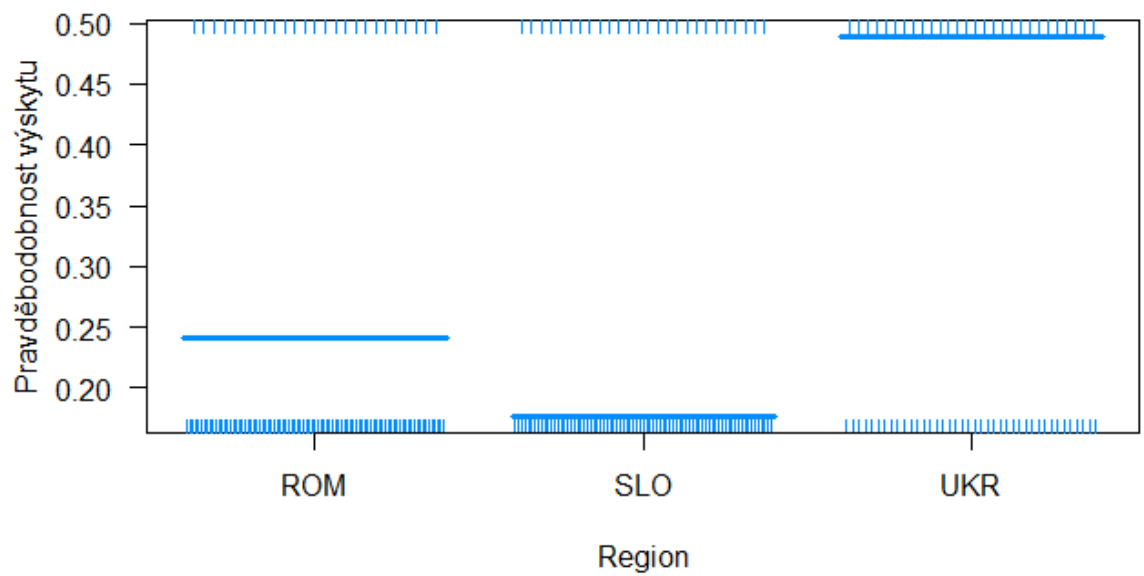
Tab. 4: Výsledky smíšeného logistického regresního modelu pro sedm studovaných proměnných. Ve sloupcích je uvedena hladina signifikance (prázdná – nesignifikantní, * - 0.05, ** - 0.01, *** - 0.001) a znaménko +/- značí pozitivní/negativní vztah k výskytu tetřeva na ploše.

Proměnná	signifikance	
Severita disturbance		
Rok disturbance		
Počet živých stromů	**	-
Počet mrtvých stromů		
Otevřenost porostu		
Množství ležícího mrtvého dřeva		
Region (Ukrajina)	*	+

Pomocí smíšeného regresního modelu jsme prokázali signifikantní vliv na výskyt tetřeva u dvou proměnných: počet živých stromů a region (graf 9; 10), přičemž množství živých stromů na ploše mělo na výskyt tetřeva negativní vliv a v rámci studovaných regionů (Slovensko, Rumunsko, Ukrajina) se prokázal signifikantně vyšší výskyt tetřeva na Ukrajině. Výsledky smíšeného regresního modelu uvádíme v tabulce 4, přičemž v tabulce jsme uvedli hodnotu pravděpodobnosti pro jednotlivé proměnné a směr jejich vztahu ve vztahu k výskytu tetřeva hlušce na ploše.



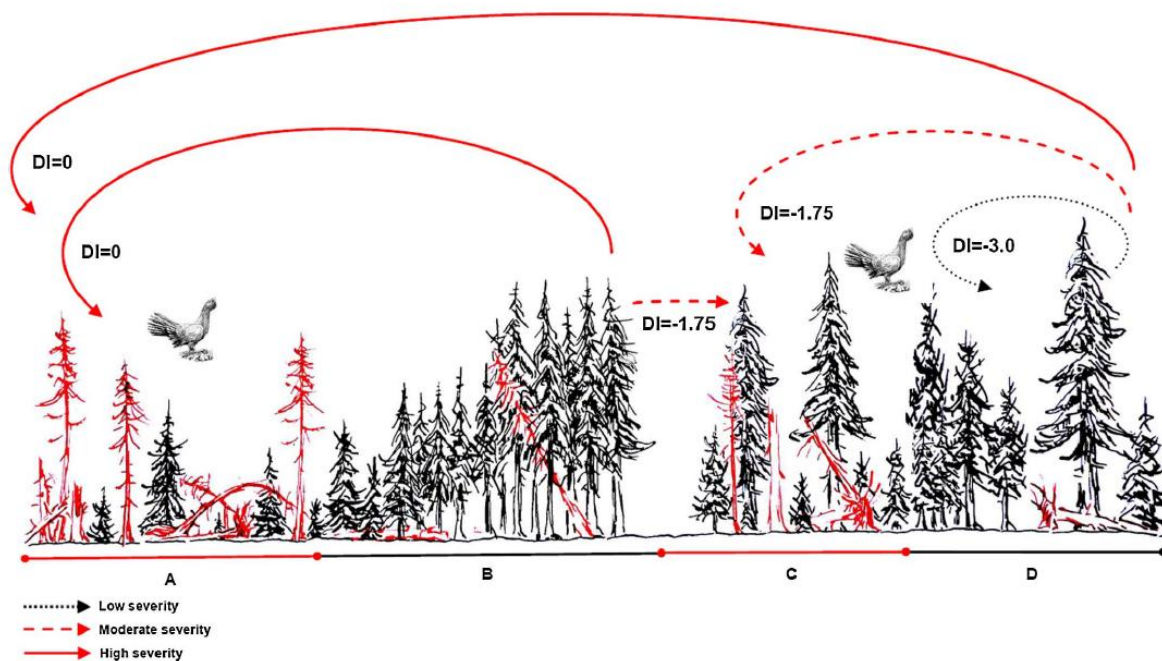
Graf 9: Vliv počtu živých stromů (ha) na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce zjištěný pomocí smíšeného logistického regresního modelu. Předpokládané hodnoty výskytu jsou zobrazené modrou barvou. Svislé čárky zobrazují hodnoty počtu živých stromů na hektar pro jednotlivé plochy.



Graf 10: Vliv studovaného regionu na pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce, zjištěný pomocí smíšeného logistického regresního modelu. Předpokládané hodnoty výskytu jsou zobrazené modrou barvou. Svislé čárky zobrazují jednotlivé plochy.

7 Diskuse

Na základě našich analýz se jako nejvhodnější biotopy pro tetřeva hlušce ukázaly staré porosty s malým množstvím stromů na ploše. Tyto zjištění potvrzuje také Banuelos et al. (2008), který tvrdí, že tetřev hlušec se obvykle vyskytuje v jehličnatých a smíšených lesích pozdějších sukcesních stádií, které jsou charakteristické bylinnou etáží s převahou borůvky a otevřeným porostem. Mikoláš (2016) také zjistil, že starý a rozvolněný les, který je formovaný zejména slabými až středně silnými historickými disturbancemi je vhodným biotopem pro tetřeva hlušce, protože poskytuje množství potravy v bohaté bylinné etáží a jako úkryt před predátory mu slouží hluboce zavětvené stromy. V takovém rozvolněném lese dokáže tetřev hlušec volně létat, což je také velmi důležité na únik před predátory. Důležitost slabých a středně silných disturbancí pro výskyt tetřeva hlušce potvrdily hlavně maximální severita historické disturbance a rok maximální historické disturbance, přičemž čím méně let od maximální historické disturbance uplynulo, tím menší byla šance výskytu tetřeva na ploše.



Obr. 12: Vliv disturbancí na tetřeva hlušce podle Mikoláše (převzato Mikoláš et al. 2017).

Popis obr. 12: Smíšený disturbanční režim vytváří mozaiku vývojových stádií na všech prostorových úrovních. Tetřev hlušec je druh závislý na přirozených disturbancích, protože na přežití potřebuje dřívější sukcesní stádia porostu vytvořené silnými historickými disturbancemi (A) a pozdější sukcesní stádia, které následují po středních a slabých disturbancích (C, D). Přibližně 50 – 100 let po silných disturbancích se může porost stát příliš hustým. Kvůli silnému zmlazení tetřevům takové území nevyhovuje až do doby, kdy se porost znovu neotevře díky dalším disturbancím. Živé stromy jsou znázorněné černou a mrtvé stromy červenou barvou. Šipky zobrazují historické disturbance, charakterizované proměnnou disturbanční index, která je definována v tabulce 1.

Důsledkem historické disturbance je částečné odstranění stromové etáže, čímž se zvýší otevřenost porostu a podpoří se nárůst zmlazení a bylinné etáže (Swanson et al. 2011). Tetřevi preferují otevřené porosty a bohatá bylinná etáž může hostit důležité zdroje potravy v podobě hmyzu (Storch 2002) a tak by z podmínek po disturbanci měli tetřevi profitovat. Z našich výsledků vyplývá, že velmi silné disturbance působí na výskyt tetřeva negativně a důležitým faktorem byl též čas od takové historické disturbance. Pokud vezmeme v potaz, že průměrný rok historické disturbance s maximální severitou byl na našich studovaných plochách rok 1876, můžeme předpokládat, že tento negativní vliv na výskyt tetřeva byl výsledkem 2 faktorů. Prvním faktorem může být homogenita porostu, která mohla vzniknout po disturbanci s vysokou severitou po cca 120 letech od takové historické disturbance. Na otevřené ploše po silné disturbanci se mohl formovat les s nízkou věkovou různorodostí, který v dnešní době tvoří zapojený homogenní porost s relativně vysokou hustotou stromů nevyhovující pro výskyt tetřeva. To částečně potvrzuje také fakt, že výskyt tetřeva hlušce byl v negativním vztahu k množství živých stromů na ploše. Druhý faktor může souviset právě s negativním vlivem množství stromů na ploše a to, že plochy silně narušené disturbancí v průběhu několika desetiletí zarostou hustým porostem většinou pionýrských dřevin a později porostem s převahou smrku. Příznivé světelné podmínky a dostatek živin z mrtvého dřeva po silné disturbanci podporují růst bylinné vegetace a zmlazení. Takové

porosty nejsou pro výskyt tetřeva hlušce vhodné, protože kvůli jeho velikosti v takovém lese nedokáže dobře manévrovat při letu (Sachot et al. (2003). Pokud se pokryvnost zmlazení vyskytuje na úrovni více než 75%, tak se tetřev hlušec takovým plochám vyhýbá (Storch 2002). Vysoká druhová bohatost bylinné etáže může též negativně ovlivnit přítomnost tetřeva, protože bohatá bylinná etáž často souvisí s úbytkem borůvky (Storch 1993). Zjištění Kortmann et al. (2018) z části potvrzují naše výsledky, protože ve své studii zjistil, že pravděpodobnost výskytu tetřeva hlušce klesá s množstvím listnatých stromů přítomných na ploše. Kortmann et al. (2018) také uvádí, že vhodným biotopem tetřeva hlušce jsou porosty s korunovým zápojem menším než 60%, pokryvností bylinné etáže více než 35% a pokriveností keřové etáže <15%.

Avšak některé studie (Mikoláš 2016, Wegge et al. 2005) ukazují, že i silné historické disturbance mohou při přežívání tetřeva hlušce sehrávat svoji úlohu. Ranná vývojová stadia porostu, následující po disturbancích mohou být klíčovým biotopem zejména v čase výchovy kuřátek. Tak jako jsme už vzpomínali, silně disturbované porosty poskytují vyšší produktivitu rostlin a vyšší diverzitu bezobratlých, zejména hmyzu (Swanson et al. 2010). Bezobratlí jsou hlavním zdrojem potravy tetřevích kuřátek (Wegge et al. 2005). Hustý porost též může příznivě působit jako ochrana před predátory, vůči kterým jsou kuřátka obzvlášť zranitelná. (Rolstad & Wege 1987, Storaas et al. 1999). Navíc přítomnost kořenových vývratů po silné disturbanci je v zimním období důležitým zdrojem grastrolitů, které slouží na mechanické zpracování potravy (Saniga 2005). Pro tetřeva hlušce je v zimě důležitou potravou jehličí (Thiel et al. 2007), v porovnání s listy má však jehličí jen malou nutriční hodnotu, tím pádem musí být přítomné ve velkém množství, aby mohlo sloužit jako vhodný zdroj potravy. Proto přítomnost porostních mezer v biotopu tetřeva, které jsou výsledkem silných disturbancí může být v určité fázi života tetřeva hlušce stejně důležitá jako přítomnost starých rozvolněných lesů, které vznikají vlivem působení středně silných a slabých disturbancí (Mikoláš 2016).

Je potřeba proto dodat, že disturbanční režim v krajině je, co se týká času a prostoru, dynamický. Pokud se na krajinné úrovni zachová kontinuita disturbančních procesů (např. v rámci rozsáhlých bezzásahových území),

disturbované plochy tvoří dynamickou mozaiku různých vývojových stádií lesa s vysokou strukturální komplexností (Meigs et al. 2018) a tím zabezpečují přežívání druhů, a to i když se určitá plocha území stane dočasně nevhodná. Dostatečná velikost vhodného biotopu je obzvlášť důležitá právě v případě tetřeva hlušce. Tak jak bylo ve studiích prokázáno, pro přežívání metapopulací tetřeva hlušce je nutné zachovat alespoň 250 – 500 km² souvislých vhodných lesních komplexů a ty by od sebe neměly být vzdálené více než 5 – 10 km, aby byla zachována jejich propojenost (Bollman et al. 2011). Takto propojená síť vhodných biotopů by měla spolu dosahovat rozlohu o velikosti 250 – 500 km² vhodných lesních komplexů s velikostí populace minimálně 470 jedinců tetřeva hlušce (Grimm & Storch 2000, Bollman et al. 2011). Současná situace v Karpatech ale také v jiných krajinách střední nebo západní Evropy nasvědčuje tomu, že mnoho pohoří nezabezpečí minimální podmínky pro dlouhodobé přežití populace (Storch 2007). Bez celkového plošného konceptu na úrovni krajiny teda není možné do budoucnosti trvale udržet populace tetřeva hlušce v Karpatech (Grimm & Storch 2000, Mikoláš 2016).

7.1 Vhodné managementové opatření (podkapitola diskuse)

Opatření na úrovni krajiny by měla zahrnovat přísnou ochranu lesů s výskytem tetřeva, omezení fragmentace vhodných biotopů a zachování propojení pomocí koridorů a nášlapných kamenů, zabránění velkoplošnému odlesňování a zabezpečení optimální rozlohy letního a zimního biotopu (Braunisch & Suchant 2007). Velký důraz je potřeba klást zejména na ochranu a zachování dostatečné rozlohy reprodukčních lokalit na úrovni krajiny, protože ty jsou pro přežití tetřeva zásadní (Wegge et al. 2005). Na územích, kde zachování vhodných biotopů není možné v rámci bezzásahových území (přírodní rezervace), je nutné zachování dostatečné velikosti vhodných biotopů specifickým managementem hospodářských lesních porostů na podporu výskytu tetřeva.

Z našich výsledků a též z dostupných studií (Mikoláš et al. 2017, Kortmann et al. 2018) vyplývá, že na úrovni porostu se jako vhodná jeví zejména tvorba prosvětlených lesních porostů (korunový zápoj 0.4 – 0.6) s bohatou pokryvností borůvky. Vzhledem na pozitivní vazbu tetřeva na staré porosty by

bylo také vhodné prodloužení doby obmýetí v cílových porostech na 150 – 200 let. Při těžbě by bylo vhodné aplikovat jednotlivý a skupinový účelový výběr. Hlavně těžiště praktického managementu by mělo být soustředěné na prořezávkové až probírkové porosty, přičemž výchovné zásahy by se měly vykonávat s nerovnoměrnou intenzitou (Mikoláš 2016). Zásadou by přitom mělo být aplikovat tyto opatření směrem ven z ploch aktuálního výskytu, to znamená neaplikovat opatření v porostech aktuálního výskytu, ale na jejich hranici.

Opatření na úrovni stromé etáže by měla zahrnovat všeobecné zvýšení různorodosti struktury. Dalšími vhodnými opatřeními jsou například podpora hluboko zavětvených stromů, ponechání přirozeného zmlazení, příměs borovice limby a jedle bělokoré, podpora jeřabiny ptačí a jiných pionýrských dřevin, ponechání stojícího mrtvého dřeva v porostě (využívané tetřevy k odpočinku) a také ponechávání vývrátů a ležícího mrtvého dřeva (Mikoláš 2016).

8 Závěr

Tetřev hlušec představuje významný deštníkový druh horských lesů vázaný na staré, otevřené porosty přírodního a pralesního charakteru. Karpaty tvoří nejzachovalejší komplex přírodních lesů a pralesů v Evropě a jsou těžištěm výskytu tetřeva hlušce. Horské lesy Karpat jsou charakteristické smíšeným disturbančním režimem s výskytem slabých, středně silných a silných disturbancí měnících se v čase a prostoru. V této práci jsme se zaměřili na zhodnocení vlivu měnících se historických disturbancí. Zhodnotili jsme vliv disturbancí (času, severity a nejsilnější historické disturbance) a strukturálních charakteristik porostu (otevřenost porostu, zmlazení, množství mrtvého dřeva, věk porostu, počet mrtvých a živých stromů) na výskyt tetřeva hlušce s cílem zjistit zda a jak ho tyto charakteristiky ovlivňují.

Podle našich výsledků se tetřev hlušec vyskytoval zejména ve starých porostech. Jeho výskyt byl negativně ovlivněn zvýšeným množstvím stromů na zkoumaných plochách a také rokem s nejsilnější severitou historické disturbance. Staré lesy jsou charakteristické otevřeným korunovým zápojem, k zemi zavětvenými stromy, příměsí borovice limby, jedle bělokoré a také jeřábu ptačího. Velkou úlohu v těchto porostech sehrává také stojící mrtvé dřevo, které tetřevi využívají k odpočinku, nebo při tokání.

Na výsledky této práce by se mělo dívat v rámci krajinné úrovně a to zejména ze dvou důvodů. V rámci smíšeného disturbančního režimu se v Karpatěch vyskytují také velkoplošné historické disturbance s vysokou severitou, které mohou dočasně homogenizovat část porostů a snížit výskyt tetřeva hlušce. V takovém případě je nutné, aby v blízkém okolí bylo dostatečné množství vhodných biotopů, kde se mohou tetřevi dočasně vyskytovat. S tímto faktem částečně souvisí také druhý důvod. Pro udržení minimální životaschopné populace tetřeva hlušce je nutné zabezpečit na krajinné úrovni dostatečné množství vhodných biotopů a to alespoň 250 – 500 km², přičemž tyto biotopy by od sebe neměly být vzdáleny více než 5 – 10 km.

Managementová opatření na úrovni krajiny by měla zabezpečovat ochranu území s výskytem tetřeva hlušce, zabránit fragmentaci těchto území a jejich

propojení pomocí biokoridorů. V hospodářských lesích, v nichž chceme podpořit výskyt tetřeva hlušce, je vhodná maloplošná těžba s použitím skupinového, nebo maloplošného výběru a prodloužení obmýtí na 150 – 200 let. Cílem by měla být tvorba prosvětlených strukturálně různorodých porostů s bohatým podrostem borůvky, s výskytem více druhů dřevin. V rámci jednotlivých porostů je též vhodné podporovat přirozené zmlazení, výskyt hluboko zavětvených stromů, stojících mrtvých stromů, ležícího mrtvého dřeva a vývrátů.

9 Seznam literatury a použitých zdrojů

BAKOŠ, A. HELL, P. 1999. *Pol'ovníctvo I*. Bratislava: PaRPRES, 1999. 266 s. ISBN 80-88789-45-1.

BAÑUELOS, María-José, Mario QUEVEDO a José-Ramón OBESO, 2008. *Habitat partitioning in endangered Cantabrian capercaillie Tetrao urogallus cantabricus*. *Journal of Ornithology*. 149(2), 245-252. DOI: 10.1007/s10336-007-0267-5. ISSN 0021-8375.

BATES, Douglas, Martin MÄCHLER, Ben BOLKER a Steve WALKER, 2015. *Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4*. *Journal of Statistical Software*. 67(1). DOI: 10.18637/jss.v067.i01. ISSN 1548-7660.

BERGERUD, A. T. & GRATSON, M. W. *Survival and breeding strategies of grouse*. In BERGERUD, A. T. & GRATSON, M. W. (eds.). *Adaptive strategies and population ecology of northern grouse, Part II, Theory and synthesis*. Minneapolis, MN: University of Minnesota Press. 1988. s. 473-575. ISBN-13: 978-0816614714.

BOLLMANN, Kurt, Patrick WEIBEL a Roland F. GRAF, 2005. *An analysis of central Alpine capercaillie spring habitat at the forest stand scale*. *Forest Ecology and Management*. 215(1-3), 307-318. DOI: 10.1016/j.foreco.2005.05.019. ISSN 03781127.

BOLLMANN, Kurt, Roland F. GRAF a Werner SUTER, 2011. *Quantitative predictions for patch occupancy of capercaillie in fragmented habitats*. *Ecography*. 34(2), 276-286. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06314.x. ISSN 09067590.

BRAUNISCH, V. & SUCHANT, R. *Aktionsplan Auerhuhn Tetrao urogallus im Schwarzwald: Ein integratives Konzept zum Erhalt einer überlebensfähigen Population. Vogelwelt.* 2013, vol. 134, s. 29-41.

BREHENY, Patrick a Woodrow BURCHETT, 2017. *Visualization of Regression Models Using visreg. The R Journal.* 9(2). DOI: 10.32614/RJ-2017-046. ISSN 2073-4859.

BUFKA L. 2011: *Verbreitung und Populationsentwicklung im Böhmerwald (Šumava). Rozšíření a vývoj populace na Šumavě.* Pp. 119–131 in STAUTNER C. & BRAUN H., eds: *Das Auerhuhn im Oberen Bayerischen Wald und Böhmerwald. Tetřev hlušec v Horním Bavorském lese a na Šumavě.* Naturpark Oberen Bayerischen Wald, Cham.

COMMARMOT, B., Brändli, U.; B., Hamor, F., Lavnyy, V., 2013. *Inventory of the Largest Primeval Beech Forest in Europe. A Swiss-Ukrainian Scientific Adventure.* ISBN 978-3-905621-53-2.

COPPE J., Kochs M., Ehrlacher J., Suchant R. & Braunisch V., 2016. *The challenge of creating a large-scale capercaillie distribution map.* Grouse News 50, 21–23.

DESPRÉS, T., L. VÍTKOVÁ, R. BAČE, et al., 2017. *Past disturbances and intraspecific competition as drivers of spatial pattern in primary spruce forests. Ecosphere.* 8(12). DOI: 10.1002/ecs2.2037. ISSN 21508925.

DE JUANA, E. *Family Tetraonidae.* In DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J.; (eds) *Handbook of the birds of the World.* Lynx Edicion, Barcelona. 1994, s. 376-410.

DUNCAN R.P., 1989. *An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in kahikatea (Dacrycarpus dacrydioides)*. New Zealand Natural Sciences 16, 31–37.

DONATO, Daniel C., John L. CAMPBELL, Jerry F. FRANKLIN a Michael PALMER, 2012. *Multiple successional pathways and precocity in forest development: can some forests be born complex? Journal of Vegetation Science*. 23(3), 576-584. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2011.01362.x. ISSN 11009233.

ERIKSTAD, Kjell Einar, 1985. *Growth and Survival of Willow Grouse Chicks in Relation to Home Range Size, Brood Movements and Habitat Selection. Ornis Scandinavica*. 16(3). DOI: 10.2307/3676629. ISSN 00305693.

FERIANC, O.; FERIANCOVÁ-MASÁROVA, Z. & HANAK, V. *Stavovce Slovenska: Vtáky, 1: Oskár Ferianc*. Vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied. 1964, vol. 2.

FINNE, M. H.; et al. *Daytime roosting and habitat preference of capercaillie Tetrao urogallus males in spring-the importance of forest structure in relation to anti-predator behaviour. Wildlife Biology*. 2000, vol. 6, no. 4, s. 241-249. Green Report, Ministry of Agriculture of the Slovak Republic. Bratislava 2010. p 149. ISSN 0909-6396.

FRELICH, Lee E.; Craig G. LORIMER, 1991. *Natural Disturbance Regimes in Hemlock-Hardwood Forests of the Upper Great Lakes Region*. Ecological Monographs. 61(2), 145-164. DOI: 10.2307/1943005. ISSN 00129615.

FRELICH, L. E. 2002. *Forest Dynamics and history disturbance Regimes: Studies From Temperate Evergreen-Deciduous Forests*. Cambridge University Press. ISBN 0 521 65082 8.

GRIMM, Volker a Ilse STORCH, 2000. *Minimum viable population size of capercaillie Tetrao urogallus: results from a stochastic model. Wildlife Biology.* 6(1), 219-225. DOI: 10.2981/wlb.2000.019. ISSN 0909-6396.

HANCOCK, Mark H., Andy AMPHLETT, Robert PROCTOR, Desmond DUGAN, Johanna WILLI, Peter HARVEY a Ron W. SUMMERS, 2011. *Burning and mowing as habitat management for capercaillie Tetrao urogallus: An experimental test. Forest Ecology and Management.* 262(3), 509-521. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.04.019. ISSN 03781127.

HUBAND, S.; MCCRACKEN, D. I.; MERTENS, A. *Long and short-distance transhumant pastoralism in Romania: past and present drivers of change. Pastoralism: Res. Policy Pract.* 2010, vol. 1, s. 55-71. DOI: 10.3362/2041-7136.2010.004.

HELL, P. ; *Poľovnícky náučný slovník. Príroda.* 1988, 519 s.

HANNON, S. J. a K. MARTIN, 2006. *Ecology of juvenile grouse during the transition to adulthood. Journal of Zoology.* 269(4), 422-433. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2006.00159.x. ISSN 0952-8369.

IUCN 2016. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3.* Dostupné z [www: <http://www.iucnredlist.org>](http://www.iucnredlist.org).

JANDA, Pavel, Volodymyr TROTSIUK, Martin MIKOLÁŠ, et al., 2017. *The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. Forest Ecology and Management.* 388, 67-78. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.08.014. ISSN 03781127.

KASTDALEN, L. *Food selection in capercaillie and black grouse chicks in south-east Norway. Unpublished masters thesis, University of Oslo. 1986. (In Norwegian with English abstract.)*

KASTDALEN, L. & WEGGE, P. *Chick mortality in capercaillie grouse. The capercaillie chick project 1986-1989 (Tech. Rep.). Norwegian Agricultural University. 1991. (In Norwegian with English abstract.)*

KEETON, William S., Clifford E. KRAFT a Dana R. WARREN, 2007. *MATURE AND OLD-GROWTH RIPARIAN FORESTS: STRUCTURE, DYNAMICS, AND EFFECTS ON ADIRONDACK STREAM HABITATS*. Ecological Applications. 17(3), 852-868. DOI: 10.1890/06-1172. ISSN 1051-0761.

KORTMANN, M., Heurich, M., Latifi, H., Rösner, S., Seidl, R., Müller, J., & Thorn, S. (2018). *Forest structure following natural historical disturbances and early succession provides habitat for two avian flagship species, capercaillie (Tetrao urogallus) and hazel grouse (Tetrastes bonasia)*. *Biological Conservation*, 226, 81-91.

KOZÁK, Daniel, Martin MIKOLÁŠ, Marek SVITOK, et al., 2018. *Profile of tree-related microhabitats in European primary beech-dominated forests*. *Forest Ecology and Management*. 429(4), 363-374. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.07.021. ISSN 03781127.

KLAUS, S.; ANDREEW, A. V.; BERGMANN, H. H.; MULLER, F.; PORKERT, J.; WIESNER, J.; *Die Auerhuner. Band 86. ed. Die Neue Brehm-Bucherei*. Westarp Wissenschaften. Magdeburg. 1989.

KULAKOWSKI, Dominik, Rupert SEIDL, Jan HOLEKSA, et al., 2017. *A walk on the wild side: Disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain forest ecosystems*. *Forest Ecology and Management*. 388, 120-131. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.07.037. ISSN 03781127.

KVASNES, Mikkel A. J. a Torstein STORAAS, 2007. *Effects of harvesting regime on food availability and cover from predators in capercaillie (Tetrao urogallus) brood habitats*. Scandinavian Journal of Forest Research. 22(3), 241-247. DOI: 10.1080/02827580701345884. ISSN 0282-7581.

KURKI, Sami, Ari NIKULA, Pekka HELLE a Harto LINDÉN, 2000. *LANDSCAPE FRAGMENTATION AND FOREST COMPOSITION EFFECTS ON GROUSE BREEDING SUCCESS IN BOREAL FORESTS*. Ecology. 81(7), 1985-1997. DOI: 10.1890/0012-9658(2000)081[1985:LFAFCE]2.0.CO;2. ISSN 0012-9658.

KNĚŽOUREK, Karel.; *Velký přírodopis ptáků se zvláštním zřetelem ku ptactvu zemí českých a rakouských: s četnými obrazy i barvotiskovými a jako průvodce ku Velkému atlasu ptáků*. V Praze: L. Kober, 1912.

LINDENMAYER, D.B., J.F. FRANKLIN a J. FISCHER, 2006. *General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation*. Biological Conservation. 131(3), 433-445. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.02.019. ISSN 00063207.

LAUSCH, Angela, Lorenz FAHSE a Marco HEURICH, 2011. *Factors affecting the spatio-temporal dispersion of Ips typographus (L.) in Bavarian Forest National Park: A long-term quantitative landscape-level analysis*. Forest Ecology and Management. 261(2), 233-245. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.10.012. ISSN 03781127.

MIKOLÁŠ, M.; ET AL.; *Stav habitatu jadrovej populácie hlucháňa hôrneho (Tetrao urogallus) v Západných Karpatoch: Je ešte pre hlucháňa na Slovensku miesto*. Sylvia. 2013, vol. 49, s. 79-98.

MIKOLÁŠ, Martin, Marek SVITOK, Martin TEJKAL, Pedro J. LEITÃO, Robert C. MORRISSEY, Miroslav SVOBODA, Meelis SEEDRE a Joseph B.

FONTAINE, 2015. *Evaluating forest management intensity on an umbrella species: Capercaillie persistence in central Europe. Forest Ecology and Management.* 354, 26-34. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.07.001. ISSN 03781127.

MIKOLÁŠ M. 2016. *Štruktúra, dynamika a manažment horských lesov karpát vo vzťahu s biotopovými nárokmi hlucháňa hôrneho („Tetrao urogallus“).*

Dizertačná práca. Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha. 172 s.

MOLLET, P. & MARTI, C.; *Auerhuhn und Waldbewirtschaftung.* Bern, BUWAL. 2001, s. 21.

MÜLLER J. & RÖSNER S. 2011: *Ke stavu populace tetřeva hlušce na Šumavě a v Bavorskem lese.* 2011. Prezentace na <<http://www.nationalpark-bayerischer-wald.de>>.

NAGEL, Thomas A., Dejan FIRM, Rok PISEK, Tomaz MIHELIC, David HLADNIK, Maarten DE GROOT a Dusan ROZENBERGAR, 2017. *Evaluating the influence of integrative forest management on old-growth habitat structures in a temperate forest region.* Biological Conservation. 216, 101-107. DOI: 10.1016/j.biocon.2017.10.008. ISSN 00063207.

OSZLÁNYI, Július, Krystyna GRODZIŃSKA, Ovidiu BADEA a Yuriy SHPARYK, 2004. *Nature conservation in Central and Eastern Europe with a special emphasis on the Carpathian Mountains.* Environmental Pollution. 130(1), 127-134. DOI: 10.1016/j.envpol.2003.10.028. ISSN 02697491.

PICOZZI, N., D. C. CATT a R. MOSS, 1992. *Evaluation of Capercaillie Habitat.* The Journal of Applied Ecology. 1992, vol. 29, s. 751-762. DOI: 10.2307/2404485. ISSN 00218901.

PICOZZI, N.; MOSS, R. & KORTLAND, K. *Diet and survival of capercaillie Tetrao urogallus chicks in Scotland. Wildlife Biology.* 1999, vol, 5, s. 11-23. ISSN 0909-6396.

R Core Team. 2019. *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

RODEM, B.; WEGGE, P.; SPITSØ, T., BØKSETH, O. K. & BARIKMO, J. *Biotopvalg hos storfuglkull [Habitat selection in capercaillie broods]. In S. Myrberget (Ed.), Skogsfuglprosjektet 1980-84.* Trondheim: Viltforskningen. (In Norwegian.) Viltrapport. 1984, vol. 36, s. 53-59.

RULSTAD, Jorund a Per WEGGE, 1987. *Habitat characteristics of Capercaillie Tetrao urogallus display grounds in southeastern Norway.* *Ecography.* 10(3), 219-229. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1987.tb00762.x. ISSN 0906-7590.

ROLSTAD, J. a P. WEGGE, 1987. *Distribution and size of capercaillie leks in relation to old forest fragmentation.* *Oecologia.* 72(3), 389-394. DOI: 10.1007/BF00377569. ISSN 0029-8549.

ROLSTAD, J., WEGGE, P.; LARSEN, B.B.; *Spacing and habitat use of capercaillie during summer.* *Canadian Journal of Zoology.* 1988. vol. 66, s. 670-679.

RÖSSNER, S, ET AL. *Noninvasive genetic sampling allows estimation of capercaillie numbers and population structure in the Bohemian Forest.* *European journal of wildlife research.* 2014, vol. 60 no. 5, s. 789-801.

SACHOT, Sébastien, Nicolas PERRIN a Cornelis NEET, 2003. *Winter habitat selection by two sympatric forest grouse in western Switzerland: implications for conservation.* *Biological Conservation.* 112(3), 373-382. DOI: 10.1016/S0006-3207(02)00334-8. ISSN 00063207.

SANIGA, M.; *Seasonal differences in habitat use in capercaillie (Tetrao urogallus) in the West Carpathians*. *Biologia*, Bratislava, 59: 627—636, 2004; ISSN 0006-3088.

SANIGA M., 2005. *Ecology and ethology of Capercaillie Tetrao urogallus Linnaeus, 1758 in the West Carpathians*. Habilitation thesis, Department of Ecology and Environmental Education. Matthias Belivs University. Banská Bystrica 51.

SANIGA M.; *Daily activity rhythm of capercaillie (Tetrao urogallus)*. *Folia Zool.* 1998, vol. 47, s. 161-172.

SANIGA, M.; *Aspects of habitat in Capercaillie Tetrao urogallus in the West Carpathians*. *Monticola*. 2005, vol. 97, s. 289-297.

SCHRÖDER, Wolfgang, Jill SCHRÖDER a Wolfgang SCHERZINGER, 1982. *Über die Rolle der Witterung in der Populationsdynamik des Auerhuhns (Tetrao urogallus)*. *Journal of Ornithology*. 123(3), 287-296. DOI: 10.1007/BF01644362. ISSN 0021-8375.

SEGELBACHER, G., J. HÖGLUND a I. STORCH, 2003. *From connectivity to isolation: genetic consequences of population fragmentation in capercaillie across Europe*. *Molecular Ecology*. 12(7), 1773-1780. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2003.01873.x. ISSN 0962-1083.

SPIDSØ, T. K. & STUEN, O. H. *Food selection by capercaillie chicks in southern Norway*. *Canadian Journal of Zoology*. 1988, vol. 66, s. 279-283. ISSN 0008-4301.

SUTER, Werner, Roland F. GRAF a Ruedi HESS, 2002. *Capercaillie (Tetrao urogallus) and Avian Biodiversity: Testing the Umbrella-Species*

Concept. Conservation Biology. 16(3), 778-788. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2002.01129.x. ISSN 0888-8892.

SVOBODA, Miroslav, Pavel JANDA, Radek BAČE, et al., 2014. *Landscape-level variability in historical disturbance in primary Picea abies mountain forests of the Eastern Carpathians, Romania*. *Journal of Vegetation Science*. 25(2), 386-401. DOI: 10.1111/jvs.12109. ISSN 11009233.

SWANSON, Mark E, Jerry F FRANKLIN, Robert L BESCHTA, Charles M CRISAFULLI, Dominick A DELLASALA, Richard L HUTTO, David B LINDENMAYER a Frederick J SWANSON, 2011. *The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites*. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 9(2), 117-125. DOI: 10.1890/090157. ISSN 1540-9295.

STORAAS, Torstein a Per WEGGE, 1987. *Nesting Habitats and Nest Predation in Sympatric Populations of Capercaillie and Black Grouse*. *The Journal of Wildlife Management*. 51(1). 167–172. DOI: 10.2307/3801649. ISSN 0022541X.

STORAAS, Torstein, 1999. *Detection of forest grouse by mammalian predators: A possible explanation for high brood losses in fragmented landscapes*. *Wildlife Biology*. 5(1). DOI: 10.2981/wlb.1999.016. ISSN 0909-6396. Dostupné také z: <https://bioone.org/journals/wildlife-biology/volume-5/issue-1/wlb.1999.016/Detection-of-forest-grouse-by-mammalian-predators--A-possible/10.2981/wlb.1999.016.full>.

STORCH, Ilse, 1993. *Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: Is bilberry important?* *Oecologia*. 95(2), 257-265. DOI: 10.1007/BF00323498. ISSN 0029-8549.

STORCH, Ilse, 1994. *Habitat and survival of capercaillie Tetrao urogallus nests and broods in the Bavarian alps*. *Biological Conservation*. 70(3), 237-243. DOI: 10.1016/0006-3207(94)90168-6. ISSN 00063207.

STORCH, Ilse, 1995. *Annual Home Ranges and Spacing Patterns of Capercaillie in Central Europe. The Journal of Wildlife Management.* 59(2). s. 392-400. DOI: 10.2307/3808953. ISSN 0022541X.

STORCH, I.; *Grouse status survey and conservation action plan 2000-2004 . Exning, UK: World Pheasant Association. Cambridge. Birdlife International.* 2000. ISBN 2-8317-0519-3.

STORCH, Ilse, 2000. *Conservation status and threats to grouse worldwide: an overview. Wildlife Biology.* 6(1), 195-204. DOI: 10.2981/wlb.2000.016. ISSN 0909-6396.

STORCH, I.; *On spatial resolution in habitat models: can small-scale forest structure explain capercaillie numbers? Conserv. Ecol.* 2002, vol. 6.

STORCH I., 2007. *Grouse - Status survey and conservation action plan 2006-2010.* IUCN. Gland Switzerland and Cambridge UK and World Pheasant Association, Fordinbridge, UK, 124. ISBN 978-2-8317-1009-9.

STORCH, Ilse, 2007. *Conservation Status of Grouse Worldwide: An Update. Wildlife Biology.* 13(sp1), 5-12. DOI: 10.2981/0909-6396(2007)13[5:CSOGWA]2.0.CO;2. ISSN 0909-6396.

SWENSON, Jon E.; Per ANGELSTAM, 1993. *Habitat separation by sympatric forest grouse in Fennoscandia in relation to boreal forest succession.* Canadian Journal of Zoology. 71(7), 1303-1310. DOI: 10.1139/z93-180. ISSN 0008-4301.

SWANSON M.E., Franklin J.F., Beschta R.L., Crisafulli C.M., DellaSala D.A., Hutto R.L., Lindenmayer B.D. & Swanson F.J., 2010. *The forgotten stage of forest*

succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9, 117–125. DOI: 10.1890/0901157. ISSN 1540-9309.

TESÁK, J.; *Ekosozologické zhodnotenie populácie tetrova hlucháňa (Tetrao urogallus) v PR Fabova Hoľa NP Muránska planina*. Diplomová práca. FEE TU, Zvolen. 2011.

THIEL, Dominik, Christoph UNGER, Marc KÉRY a Lukas JENNI, 2007. *Selection of Night Roosts in Winter by Capercaillie Tetrao urogallus in Central Europe*. *Wildlife Biology*. 13(sp1), 73-86. DOI: 10.2981/0909-6396(2007)13[73:SONRIW]2.0.CO;2. ISSN 0909-6396.

TROTSIUK, Volodymyr, Miroslav SVOBODA, Pavel JANDA, et al., 2014. *A mixed severity disturbance regime in the primary Picea abies (L.) Karst. forests of the Ukrainian Carpathians*. *Forest Ecology and Management*. 334, 144-153. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.09.005. ISSN 03781127.

ULYSHEN, M. D., Ulyshen, M. D., & Koerner. (2018). *Saproxylic insects*. Springer. ISBN: 978-3-319-75937-1

WATSON, James E. M., Tom EVANS, Oscar VENTER, et al., 2018. *The exceptional value of intact forest ecosystems*. 2(4), 599-610. DOI: 10.1038/s41559-018-0490-x. ISSN 2397-334X.

WEGGE, P.; STORAAS, T.; LARSEN, B. B.; BØ, T. & KOLSTAD, M. *Woodland grouse and modern forestry in Norway. A short presentation of a new telemetry project, and some preliminary results on brood movements and habitat preferences of capercaillie and black grouse*. In T. W. I. LOVEL (eds.), *Proceedings of the 2nd International Symposium on Grouse (s. 17-23)*. Exning, UK: World Pheasant Association. 1982.

WEGGE, P.; ROLSTAD, J.; GJERDE, I.; KASTDALEN, L. & STORAAS, T. *Does forest fragmentation increase the mortality pattern of capercaillie? In MYRBERGET, S. (eds.), Transactions of the 19th IUGB Congress (s. 448-453).* Trondheim, Norway. 1990. ISBN: 8242600945

WEGGE, Per, Jørund RØLSTAD a Ivar GJERDE, 1992. *Effects of Boreal Forest Fragmentation on Capercaillie Grouse: Empirical Evidence and Management Implications.* Wildlife 2001: Populations. Dordrecht: Springer Netherlands, 1992, 738-749. DOI: 10.1007/978-94-011-2868-1_55. ISBN 978-1-85166-876-2.

WEGGE, Per, Thomas OLSTAD, Håkon GREGERSEN, Olav HJELJORD a Andrey V SIVKOV, 2005. *Capercaillie broods in pristine boreal forest in northwestern Russia: the importance of insects and cover in habitat selection.* *Canadian Journal of Zoology.* 83(12), 1547-1555. DOI: 10.1139/z05-157. ISSN 0008-4301.

WEGGE, P.; FINNE, M. H. & ROLSTAD, J. *GPS satellite telemetry provides new insights into capercaillie Tetrao urogallus brood movements.* *Wildlife Biology.* 2007. DOI: 10.2981/0909-6396(2007)13[87:GSTPNI]2.0.CO;2. ISSN 0909-6396.

ZAWADSKA, D. *Podrecznik najlepszych praktyk ochrony głuszca i cietrzewia. Best practice guide for the protection of the capercaillie and black grouse.* Centrum koordynacji projektów środowiskowych. Varšava. 2014, s. 138.