BADANIA GENETYCZNE GŁUSZCA – WERYFIKACJA DANYCH EKOLOGICZNYCH I KIERUNKÓW OCHRONY[1]

Robert Rutkowski, Dorota Zawadzka, Patrycja Jagołkowska, Jerzy Zawadzki

Streszczenie

W awifaunie Polski głuszec *Tetrao urogallus* należy do gatunków najsilniej zagrożonych wyginięciem. Krajowa populacja, żyjąca w 4 izolowanych ostojach, oceniana jest na 480-600 lub 350-450 osobników. Na szybki proces wymierania gatunku wpływa szereg wzajemnie powiązanych czynników. Do najważniejszych należą przekształcenia i fragmentacja środowisk leśnych oraz antropopresja. Bezpośrednią przyczyną śmiertelności są kolizje oraz drapieżnictwo, głównie lisa. Kojarzenie ograniczonej liczby osobników oraz intensyfikacja zjawiska dryfu genetycznego prowadzi do ograniczenia zmienności genetycznej izolowanych populacji, co potwierdziły wstępne badania głuszców z terenu Polski. Kontynuowane obecnie prace powinny umożliwić przeprowadzenie dokładnej charakterystyki genetycznej dwóch populacji nizinnych: augustowskiej i lubelskiej. Realizowany projekt powinien pozwolić na genetyczną weryfikację liczebności głuszca oraz stosunku płci. Planowane jest oszacowanie poziomu zmienności genetycznej obydwu populacji, oraz identyfikacja procesów kształtujących tę zmienność. Wyniki badań powinny stanowić podstawę podejmowanych działań ochronnych, w tym restytucji, w ramach krajowej strategii ochrony głuszca.

Słowa kluczowe: głuszec *Tetrao urogallus*, wymieranie populacji, badania genetyczne, aktywna ochrona

GENETIC STUDY OF THE CAPERCAILLIE – VERIFIED ECOLOGICAL DATA AND DIRECTION OF PROTECION

Abstract

Capercaillie *Tetrao urogallus* belongs to the most threatend speciec among avifauna of Poland. Polish population, divided for 4 isolated populations, is estimated for 480-600 or 350-450 individuals. Numerous connected reasons influenced fast decleaning of capercaillie. As the most important, there are often suggested: forest changes and fragmentation and also human disturbance. Direct reasons of mortality are collisions and predation, mainly by red fox *Vulpes vulpes*.

Mating of the limited number of individuals and genetic flow leads to genetic diversity limitation inside isolated, small population, which was documented in initial capercaillie study from Poland. The study presently continued should allow performing precise genetic characteristics of two lowland populations: from Augustów Forest and from Lubelski region. Project in progress should help in genetic verification of the two populations of capercaillie and their sex ratio. Estimation of the genetic diversity level in the both studied populations and identification of the processes influenced on genetic biodiversity are planned. Results of the study should constitute a base for active protection (reintroduction including), according to capercaillie protection program in Poland.

Keywords: capercaillie *Tetrao urogallus*, population decleaning, genetic study, active protection

[1] Publikacja została przygotowana w ramach grantu MNSW NR 303019733

Głuszec *Tetrao urogallus* należy do najsilniej zagrożonych wyginięciem ptaków w Europie i w Polsce. Figuruje na czerwonych listach większości państw europejskich (Storch 2007). W Polskiej Czerwonej Księdze Zwierząt ma status CR – skrajnie zagrożonego (Głowaciński 2001). Głuszec zasiedla stare bory nizinne i górskie o rozluźnionym zwarciu, słabo wykształconym podszycie i wysokim udziale w runie borówki czernicy *Vaccinium myrtillus*. Preferuje mozaikę siedlisk o różnym stopniu wilgotności: bory wilgotne, bagienne oraz świeże (Storch 2001). Ze ściśle polygynicznym systemem kojarzenia związane są duże wymagania przestrzenne:1-2 km^2 dla pojedynczego osobnika, 2-10 km^2 dla grupy wokół tokowiska i ok. 100 km^2 dla stabilnie funkcjonującej populacji (Rolstad et al. 1997, Storch 2001). Głuszec uznawany jest za gatunek docelowy w ochronie przyrody, a także za gatunek wskaźnikowy (*umbrella species*) dla lasów borealnych oraz lasów górskich środkowej Europy. Współwystępuje z rzadkimi i zagrożonymi gatunkami ptaków, m.in. muchołówką małą, sóweczką, włochatką i dzięciołem trójpalczastym (Suter et al. 2002, Pakkala et al. 2003).

Fot. 1. Kura głuszca (Fot. Grzegorz Zawadzki)
Photo 1. Capercaillie female

Fot. 2. Sterówka głuszca (Fot. Grzegorz Zawadzki)
Fot. 2. Capercaillie tail feather

Polska populacja szacowana jest według różnych źródeł na ok. 480-600 lub 350-450 osobników, żyjących w czterech, izolowanych przestrzenie ostojach (Zawadzka i Zawadzki 2003, Zawadzka i Zawadzki 2008a). Są to Karpaty Zachodnie, Lasy Janowskie z Puszczą Solską, Puszcza Augustowska oraz Bory Dolnośląskie.

W ostatnim ćwierćwieczu głuszec wyginał na Pomorzu, w Sudetach, oraz w Puszczach Białowieskiej i Knyszyńskiej. Na skraju wymarcia znalazł się w Borach Dolnośląskich. Obecnie najliczniejsza jest ostoja karpacka, w której żyje 180-210 ptaków. Populacja ta jednak jest silnie podzielona przez doliny i obniżenia pomiędzy poszczególnymi pasmami górskimi (Cichocki et al. 2008). Stabilna jest populacja lubelska, oceniana na ok. 100-150 osobników (Piotrowska 2008). Silnie spada liczebność w Puszczy Augustowskiej, gdzie obecnie żyje ok. 60-80 ptaków, a tempo wymierania przekracza 5% rocznie (Zawadzka i Zawadzki 2008b).

Na szybki proces wymierania gatunku trwający od XIX w. niemal w całej Europie wpływa szereg powiązanych czynników. Do najważniejszych należą przekształcenia i fragmentacja środowisk leśnych, w tym zręby na obszarach tokowisk, osuszenia i eutrofizacja siedlisk, zmiana struktury drzewostanów, spadek udziału borówek w runie. Niektóre zmiany środowiskowe (np. wzrost żyzności siedlisk, eliminacja borówek) mają charakter globalny, a spowodowane są m.in. zmianami klimatycznymi i zanieczyszczeniami atmosferycznymi (Storch 2007). Czynikiem negatywnym jest antropopresja, czyli penetrowanie ostoi kuraków przez ludzi, płoszenie ptaków podczas toków przez leśników, ornitologów i fotografów. Na szybkie tempo wymierania wpływa także silne drapieżnictwo, przede wszystkim lisa, dynamicznie zwiększającego liczebność. Kolizje z ogrodzeniami upraw leśnych, napowietrznymi przewodami oraz samochodami są drugą po drapieżnictwie przyczyną śmiertelności kuraków leśnych (Głowaciński 2001, Zawadzka i Zawadzki 2003, 2008a, Storch 2007, Piotrowska i Kamola 2008).

Wymieraniu głuszca sprzyja rozrywanie zasięgu i coraz silniejsza izolacja bardzo małych liczebnie populacji. Kojarzenie niewielkiej liczby osobników prowadzi do ograniczenia zmienności genetycznej izolowanych populacji, a także do nasilenia się zjawiska dryfu genetycznego, czyli losowej eliminacji niektórych form genów (alleli). Redukcja poziomu zmienności genetycznej jest procesem nieuniknionym w izolowanych populacjach o ograniczonej liczebności, a wpływa na ograniczenie zdolności przystosowawczych populacji do zmieniającego się środowiska. Poziom zmienności genetycznej jest bezpośrednim czynnikiem pozwalającym na przystosowanie się do zmian środowiskowych, a więc warunkującym możliwość przetrwania i rozwoju populacji (Frankham et al. 2002).

Aktywna ochrona

W Polsce głuszec jeszcze do niedawna był gatunkiem łownym. Ze względu na katastrofalne tempo wymierania, od 1995 r. podlega ochronie ścisłej, a jego miejsca stałego występowania objęte są ochroną strefową. Pierwsze programy ochrony głuszca w Polsce zapoczątkowane zostały w końcu lat 90. XX w. Obejmowały początkowo inwentaryzację tokowisk i wyznaczanie stref ochronnych, następnie inne działania, bazując na Krajowym programie ochrony populacji głuszca (Zawadzka i Zawadzki 2001) oraz Wytycznych dla gospodarki leśnej (Keller 2000). Podstawowe działania ochronne dotyczyły: (1) redukcji drapieżników (premiowanie odstrzałów lisów), (2) wymiany ogrodzeń z siatki na drewniane, (3) wysypywanie żwiru na gastrolity, (4) usuwanie czeremchy amerykańskiej i dębu czerwonego z terenów ostoi, (5) ustawiania szlabanów i tablic przy granicach tokowisk, (6) odbudowy małej retencji, (7) szkoleń dla leśników. Efektywnośc podejmowanych działań jest niska. Dotychczas nigdzie nie udało się uzyskać wzrostu populacji, a w Puszczy Augustowskiej i Borach Dolnośląskich nawet nie zahamowano spadku liczebności. W ostatnim czasie powstało kilka hodowli głuszca, w tym osiągająca doskonałe wyniki w Nadleśnictwie Wisła. Kilkukrotnie wsiedlano po kilka kogutów z hodowli w Nadleśnictwie Leżajsk (w Puszczy Solskiej i Borach Dolnośląskich), a od 2004 r. w Beskidzie Śląskim ptaki z hodowli w Wiśle (od 14 do 90 osobników rocznie) (Rzońca 2007, Dziedzic et al. 2008).

Genetyka molekularna w badaniach głuszców

Szybki rozwój technik molekularnych w końcu XX w. przyczynił się do upowszechnienia badań genetycznych i ich coraz szerszego zastosowania w ekologii oraz ochronie przyrody. Ogromnym przełomem we wprowadzaniu analiz genetycznych do tych dziedzin było opracowanie metod laboratoryjnych pozwalających na wykorzystanie tzw. prób nieinwazyjnych (materiału do badań pozyskiwanych bez bezpośredniego kontaktu ze zwierzęciem – odchody, pióra, sierść znajdowane w terenie) jako źródła DNA. Dynamicznie rozwija się nowo powstała dyscyplina – ekologia molekularna. Wykorzystuje ona dane z analiz molekularnych markerów genetycznych do charakterystyki genetycznych i demograficznych procesów zachodzących w populacjach, wymiany osobników i genów pomiędzy populacjami, oraz charakteryzowania aspektów biologii trudnych bądź niemożliwych do badania innymi metodami. Uzyskiwana w ten sposób wiedza jest uwzględniana w programach ochrony zagrożonych gatunków (Pilot 2005, Rutkowski et al. 2007, Segelbacher i Piertney 2007). Istnieje szereg genetycznych markerów molekularnych różniących się poziomem polimorfizmu i skutecznością charakteryzowania obecnych i historycznych procesów, zachodzących w populacjach (Freeland 2008). Do najczęściej wykorzystywanych, także w badaniach głuszca, należą jądrowe markery mikrosatelitarne i hiperzmienne regiony DNA mitochondrialnego. Sekwencje mikrosatelitarne składają się z tandemowych powtórzeń krótkiej sekwencji nukleotydowej, obejmującej od dwóch do pięciu par zasad. W danej populacji w tym samym miejscu w chromosomie – locus – może występować do kilkunastu różnych form (alleli) danego markera mikrosatelitarnego, różniących się liczbą powtórzeń danego motywu nukleotydowego (Rutkowski 2005). Analiza kilkunastu różnych loci mikrosatelitarnych umożliwia określenie unikatowego genotypu każdego osobnika z danej populacji, dlatego też ta klasa markerów stanowi wspaniałe narzędzie do badania zmienności genetycznej, migracji wewnątrz- i między-populacyjnych oraz intensywności przepływu genów pomiędzy populacjami. Pierwsze badania genetyczne głuszca, opierające się na analizie markerów mikrosatelitarnych, przeprowadzono pod koniec lat 90. XX w. w niemieckich Alpach oraz Rosji i Skandynawii (Segelbacher et al. 2000, 2002, 2003a i b; przegląd w Rutkowski et al. 2007). Wykazały one, że ptaki z bardzo licznych po-

pulacji rosyjskich i skandynawskich charakteryzują się wysokim poziomem zmienności genetycznej, a jednocześnie niewielkim zróżnicowaniem genetycznym pomiędzy populacjami oddzielonymi nawet znacznym dystansem geograficznym. Potwierdziło to, że w dużych populacjach funkcjonujących w nieznacznie pofragmentowanym środowisku lasów borealnych istnieje możliwość swobodnego przepływu genów i utrzymania bogatej puli genetycznej (Segelbacher et al. 2003a). W Alpach stwierdzono, że poziom zmienności genetycznej, szacowany na podstawie liczby alleli mikrosatelitarnych i stopnia heterozygotyczności, jest również wysoki, przyjmując niekiedy wartości wyższe niż w populacjach rosyjskich i skandynawskich. Jednak w obrębie całego alpejskiego zasięgu głuszca wyróżniono wyraźny podział na subpopulacje, między którymi przepływ genów jest w pewnym stopniu ograniczony. Wysokie wskaźniki zmienności genetycznej dowodzą, że proces izolacji poszczególnych stanowisk głuszca w Alpach jest zjawiskiem stosunkowo niedawnym, a w różnicowaniu genetycznym populacji ze skraju zasięgu alpejskiego ważną role odgrywa dryf genetyczny, losowo eliminujący niektóre allele (Segelbacher et al. 2003b). Ponieważ markery mikrosatelitarne są dziedziczone zgodnie z prawami Mendla, czyli każde z potomstwa dziedziczy po jednym z alleli od każdego z rodziców, wykorzystuje się je do weryfikacji rodzicielstwa, na przykład w wykrywaniu zjawiska wieloojcostwa w lęgach ptaków, czy określaniu stopnia genetycznego spokrewnienia miedzy osobnikami. Storch i Segelbacher (2005), analizując markery mikrosatelitarne, udokumentowali zniesienie dwóch samic głuszca w jednym gnieździe, a także zasugerowali, że na tokowisku mogą gromadzić się grupy spokrewnionych ze sobą samców (Segelbacher et al. 2007).

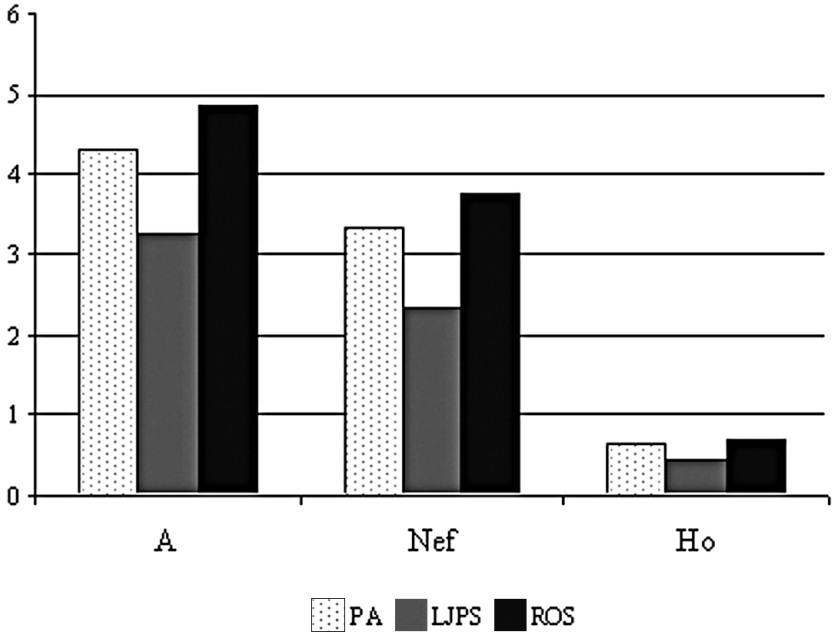
Odrębną od jądrowego frakcją genomu jest DNA mitochondrialny (mtDNA), dziedziczony jednorodzicielsko – w linii matczynej. Prosty model zachodzenia mutacji pozwala odtwarzać wzorzec różnicowania się poszczególnych form mtDNA (haplotypów), dzięki czemu możliwe jest śledzenie historycznych procesów kształtujących zmienność genetyczną populacji, takich jak kolonizacje nowych obszarów czy zmiany efektywnej liczebności populacji. Liczba haplotypów oraz stopień zróżnicowania sekwencji mtDNA (zróżnicowanie nukleotydowe) jest także wykorzystywany do oceny poziomu zmienności genetycznej. Badania mtDNA u ponad 400 osobników głuszca z Finlandii podważyły istnienie wyróżnionych ponad 100 lat temu 4 podgatunków głuszca żyjących na obszarze tego kraju. Wbrew dawniejszym podziałom, opartym o cechy morfologiczne i behawioralne, nie ma wyraźnych różnic genetycznych pomiędzy osobnikami żyjącymi na wyznaczonych wcześniej areałach podgatunków. W każdej ze stref dominował ten sam haplotyp DNA mitochondrialnego, oznaczony symbolem TUMF (Liukkonen-Antilla et al. 2004). Sekwencje DNA mitochondrialnego analizowano także u osobników z całego zasięgu głuszca w Eurazji. Badania te potwierdziły, że głuszce w Pirenejach różnią się wyraźnie od ptaków z szerokiego areału gatunku ciągnącego się od Skandynawii i Rosji po Alpy, i w działaniach ochronnych powinny być traktowane jako odrębną jednostka ewolucyjna (Duriez et al. 2007, Segelbacher i Piertney 2007).

Markery molekularne wykorzystano także do identyfikacji kierunków i intensywności przepływu genów w Alpach Szwajcarskich, a uzyskane wyniki uwzględniono przy konstrukcji krajowego programu ochrony gatunku (Gugerli et al. 2008).

Genetyka głuszców w Polsce

Badania genetyczne polskich głuszców rozpoczęto w 2003 r. w Muzeum i Instytucie Zoologii PAN w Warszawie, dzięki sfinansowaniu badań przez RDLP we Wrocławiu. Pierwsze wyniki pozwoliły na ocenę zróżnicowania genetycznego krajowych populacji, i porównania ich z populacjami rosyjskimi (Rutkowski et al. 2005). Zgodnie z oczekiwaniami, udokumentowano ograniczenie zmienności genetycznej w izolowanych, niewielkich liczebnie populacjach krajowych. Najsilniej

proces zmniejszania się zmienności jest widoczny w populacji lubelskiej, izolowanej przestrzenie już od kilkuset lat. Długotrwała izolacja sprzyja nasileniu dryfu genetycznego, prowadzącego do losowej eliminacji alleli. Wstępne badania wykazały także niską heterozygotyczność w Borach Dolnośląskich oraz Karpatach. Ograniczenie stopnia heterogeniczności na obszarach górskich może być związane z barierami naturalnymi oraz stworzonymi przez człowieka. Najwyższy poziom zróżnicowania genetycznego wykazuje populacja z Puszczy Augustowskiej, prawdopodobnie dzięki wciąż jeszcze funkcjonującym lub istniejącym do niedawna naturalnym kontaktom z ptakami z Białorusi i Litwy (Rutkowski et al. 2005).



Ryc. 1. Wyniki wstępnych badań, realizowanych w ramach projektu „Struktura genetyczna nizinnych populacji głuszca *Tetrao urogallus* w Polsce" — porównanie średnich wartości wskaźników zmienności genetycznej, wyznaczonych na postawie analizy 7 markerów mikrosateltar- nych w dwóch polskich populacjach nizinnych i jednej populacji z terenu Rosji. A – liczba alleli w locus; Nef – efektywna liczba alleli; Ho – heterozygotyczność obserwowana; PA – Puszcza Augustowska (n = 28); LJPS – Lasy Janowskie i Puszcza Solska (n = 33); ROS – Rosja (n = 13)

Fig. 1. Results of preliminary studies held within the project „Genetic structure lowland populations the capercaillie Tetrao urogallus in Poland" – to compare mean values of genetic diversity index, estimated on the basic of an analysis of 7 microsatellite markers from two lowland populations and one from Russia. A – mean numbers of alleles per locus, Nef – effective number of alleles, Ho – observed heterozygosity, PA – Augustów Forest (n=28), LJPS – Lasy Janowskie Forest and Puszcza Solska Forest (n=33), ROS – Russia (n=13)

Wyniki analiz mikrostelitarnych wskazują, że populacja lubelska jest odrębną jednostką ewolucyjną gatunku, a jej ewentualne wyginięcie spowoduje nieodwracalną utratę części puli genetycznej głuszca (Rutkowski et al. 2005). Różnice genetyczne pomiędzy głuszcami z Lasów Janowskich i Puszczy Solskiej oraz pochodzącymi z Puszczy Augustowskiej są większe, niż między ptakami augustowskim a rosyjskimi (Rutkowski et al. 2005).

Od 2007 r. w Muzeum i Instytucie Zoologii PAN w Warszawie realizowany jest grant Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego pt. „Struktura genetyczna nizinnych populacji głuszca *Tetrao urogallus* w Polsce". Badania prowadzone są w oparciu o próby pozyskiwane nieinwazyjnie z obszaru Polski, oraz tkanki ptaków odstrzelonych na terenie Białorusi i Rosji. Planowane jest przeanalizowanie ok. 600 prób z populacji krajowych i ok. 100 zagranicznych. Dotychczas zgromadzono ponad 200 prób z Puszczy Augustowskiej, ok.150 prób z Puszczy Solskiej i Lasów Janowskich, ponad 60 prób z populacji karpackich oraz 30 prób z Białorusi i Rosji. Docelowo, analizy genetyczne będą przeprowadzone w oparciu o 12 markerów mikrosatelitarnych oraz hiperzmienny fragment DNA mitochondrialnego – tzw. region kontrolny. Zastosowana metodyka pozwoli z dużą dokładnością oszacować zróżnicowanie genetyczne w obrębie populacji i pomiędzy nimi, identyfikować próbki pochodzące od tych samych osobników, oraz wykrywać metodami genetycznymi ewentualne zmiany w liczebności populacji w różnej skali czasowej.

Grant badawczy ma na celu wykonanie dokładnej charakterystyki genetycznej dwóch polskich nizinnych populacji: augustowskiej i lubelskiej, różniących się wyraźnie pod względem struktury genetycznej. Mniej liczna grupa ptaków z Puszczy Augustowskiej charakteryzuje się wyższą zmienności genetyczną i prawdopodobnie zrównoważonym wewnętrznym przepływem genów, podczas gdy liczniejsza populacja lubelska wykazuje wyraźny spadek zmienności genetycznej (ryc. 1). Realizacja projektu pozwoli na genetyczną weryfikację aktualnych, często rozbieżnych, ocen liczebności głuszca oraz na ustalenie stosunku płci. Identyfikacja genotypów przy zebraniu odpowiednio licznej próby umożliwi postulowaną od dawna przez ornitologów weryfikację dokładności dotychczasowych metod oceny liczebności populacji (Tomiałojć 1990). Pilnym zagadnieniem jest oszacowanie poziomu zmienności genetycznej w każdej z populacji oraz identyfikacja procesów kształtujących tę zmienność, poprzez testowanie genetycznych następstw gwałtownego spadku efektywnej liczebności populacji (tzw. efektu szyjki butelki), dryfu genetycznego, izolacji, kojarzenia krewniaczego oraz zaburzonej struktury płci. Oszacowanie genetycznego zróżnicowania wewnątrz populacji powinno pozwolić na określenie kierunków i dystansu przepływu genów pomiędzy poszczególnymi ostojami czy tokowiskami. Uzyskane wyniki analiz DNA mitochondrialnego dadzą podstawę do umiejscowienia polskich populacji we „wzorcu filogeograficznym" gatunku, odzwierciedlającym sposób postglacjalnej kolonizacji Europy oraz różnicowania się poszczególnych populacji. Wstępne badania mtDNA wskazują, że dominującym haplotypem na terenie Polski [tak samo jak w populacji Skandynawskiej (Liukkonen-Antilla et al. 2004)] jest TUMF, stwierdzony u 38% osobników z Puszczy Augustowskiej i u 55% osobników z Karpat. W Puszczy Solskiej i Lasach Janowskich u 86% osobników występuje natomiast bardzo rzadki haplotyp H11.

Wyniki przeprowadzonych badań powinny stanowić podstawę do podjęcia restytucji gatunku w skali całego kraju. W oparciu o uzyskane dane będzie można jednoznacznie określić, które z polskich populacji potrzebują zasilenia ptakami dzikimi, i skąd powinny pochodzić, jako najbliższe genetycznie, przesiedlane ptaki. Perspektywiczna strategia ochrony głuszca w Polsce powinna uwzględniać nie tylko dosiedlanie głuszca do najbardziej zagrożonych populacji, ale także wskazanie obszarów, na których gatunek ten wyginął zupełnie, a powinien zostać restytuowany w celu odtworzenia połączeń pomiędzy izolowanymi genetycznie i geograficznie krajowymi populacjami (Rutkowski 2008, Zawadzka 2009).

Literatura

Cichocki W., Głowacz M., Pawlikowski P., Zięba F. 2008. Rozmieszczenie i liczebność cietrzewia i głuszca w województwie małopolskim – stan na 2003 rok. W: Ochrona Kuraków Leśnych. Monografia Pokonferencyjna. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa: 56-70.

Duriez O., Sachet J. M., Menonni E., Pidancier N., Miqulet C., Taberlet P. 2007. Phyleography of the capercaillie in Eurasia: what is the conservation status in the Pyrenees and Cantabrian Mounts? Conservation Genetic 8: 513-526.

Dziedzic R, Rzońca Z., Steliga L. 2008. Hodowla i restytucja głuszców w Lasach Państwowych. W: Ochrona Kuraków Leśnych. Monografia Pokonferencyjna. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa: 101-112.

Frankham R., Ballou J. D., Briscoe D. A. 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge

Freeland J. R. 2008. Ekologia molekularna. PWN, Warszawa.

Głowaciński Z. (red.) 2001. Polska czerwona księga zwierząt. Kręgowce. PWRiL, Warszawa.

Gugerli F., Gewenaël J., Bollmann K. 2008. Molekulare Marker erzählen dem Geschichtenbuch: Auerhuhn-Populationsgenetik in den Schweizer Alpen. Ornithologiche Beobachter 105,1: 77-84.

Keller M. (red.) 2000: Wpływ gospodarki leśnej na populacje głuszca *Tetrao urogallus* i cietrzewia *Tetrao tetrix*. Maszynopis, DGLP, Warszawa.

Liukkonen-Antilla T., Rätti O., Kvist L., Helle P., Orell M. 2004. Lack of genetic structuring and subspecies differentiation in the capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Finland. Annales Zoologici Fennici 41: 619-633.

Pakkala T., Pellikka J., Linden H. 2003. Capercaillie *Tetrao urogallus* – a good candidate for an umbrella species in taiga forest. Wildlife Biology 9: 309-316.

Piotrowska M. 2008. Historia badań nad liczebnością głuszca na Lubelszczyźnie. W: Ochrona Kuraków Leśnych. Monografia Pokonferencyjna. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa: 11-24.

Piotrowska M., Kamola M. 2008. Aktywna ochrona głuszca w nadleśnictwach Regionalnej Dyrekcji Lasów Państwowych w Lublinie. Monografia Pokonferencyjna. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa: 131-139.

Rolstad J., Wegge P., Gjerde I. 1997. Capercaillie *Tetrao urogallus* leks in fragmented forests: a 17-year study of the Varaldskogen population, southeastern Norway. Wildlife Biology 3: 293-302.

Rutkowski R. 2005. Sekwencje mikrosatelitarne i ich wykorzystanie w badaniach zoologicznych. W: Pilot M., Rutkowski R. (red.) zastosowanie metod molekularnych w badaniach ekologicznych, Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa: 65-77.

Rutkowski R. 2008. Badania genetyczne polskiej populacji głuszca – cele, problem, perspektywy. W: Ochrona Kuraków Leśnych. Monografia Pokonferencyjna. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa: 184-193.

Rutkowski R., Niewęgłowski H., Dziedzic R., Kmieć M., Goździewski J. 2005. Genetic variability of Polish population of the Capercaillie *Tetrao urogallus*. Acta Ornithologica 40: 27-34.

Rutkowski R., Keller M., Jagołkowska P. 2007. Populacje i podgatunki – genetyka molekularna w badaniach europejskich głuszcowatych *Tetraonidae*. Notatki Ornitologiczne 48, 4: 259-272.

Rzońca Z. 2007. Hodowla głuszców w Nadleśnictwie Wisła. Nadleśnictwo Wisła, Wisła.

Segelbacher G., Paxton R. J., Steinbruck G., Trontelj P., Storch I. 2000. Characterization of microsatellites in capercaillie *Tetrao urogallus* (AVES). Molecular Ecology, 9: 1934-1935.

Segelbacher G., Storch I. 2002. Capercaillie in the Alps: genetic evidence of metapopulation structure and population decline. Molecular Ecology 11: 1669-1677.
Segelbacher G., Höglund J., Storch I. 2003a. From connectivity to isolation: genetic consequences of population fragmentation in capercaillie across Europe. Molecular Ecology 12: 1773-1780.
Segelbacher G., Storch I., Tomiuk J. 2003b. Genetic evidence of capercaillie *Tetrao urogallus* dispersal sources and sinks in the Alps. Wildlife Biology 9: 267-273.
Segelbacher G., Piertney S. 2007. Phylogeography of the European capercaillie (Tetrao urogallus) and its implications for conservation. Journal of Ornithology 148, Suppl. 2: 269-274.
Segelbacher G., Wegge P., Sivkov A. V., Höglund J. 2007. Kin groups in closely spaced capercaillie leks. Journal of Ornithology 148: 79-84.
Storch I. 2001: Capercaillie. *BWP Update* 3: 1-24.
Storch I. 2007. Grouse: Status Survey and Conservation Action Plan 2006-2010. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK and World Pheasant Association, Fordingbridge, UK.
Storch I., Segelbacher G. 2005. Two grouse clutches in the same nest: evidence for nest site adoption in capercaillie (*Tetrao urogallus*). Journal of Ornithology 146: 85-88.
Suter W., Graf R., Hess R. 2002. Capercaillie *Tetrao urogallus* and avian biodiversity: testing umbrella species concept. Conservation Biology 16: 778-788.
Tomiałojć L. 1990. Ptaki Polski, rozmieszczenie i liczebność.PWN, Warszawa.
Zawadzka D. 2009. Głuszec w badaniach. Brać Łowiecka 3: 26-29.
Zawadzka D., Zawadzki J. 2001. Krajowy program ochrony populacji głuszca. Maszynopis. Ministerstwo Środowiska, Warszawa.
Zawadzka D., Zawadzki J. 2003. Głuszec. Monografie przyrodnicze. Klub Przyrodników, Świebodzin.
Zawadzka D., Zawadzki J. 2008a. Requiem dla głuszca? Łowiec Polski 2: 10-15.
Zawadzka D., Zawadzki J. 2008b. Dynamika populacji głuszca w Puszczy Augustowskiej w latach 1911–2005. W: Ochrona Kuraków Leśnych. Monografia Pokonferencyjna. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa: 25-34.

Robert Rutkowski
Patrycja Jagołkowska
Muzeum i Instytut Zoologii PAN,
robertrut@miiz.waw.pl

Dorota Zawadzka
Instytut Nauk Leśnych
Uniwersytetu Łódzkiego
Filia w Tomaszowie Mazowieckim
dorota_zaw@wp.pl

Jerzy Zawadzki
Grouse Specialist Group IUCN,
RDLP w Radomiu
jerzy.zawadzki@radom.lasy.gov.pl