

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Anastasia Linyucheva

Užitečnost modelů vhodnosti stanovišť při výzkumu prostorové distribuce stanovišť orchidejí

Usefulness of habitat suitability models in research of orchid spatial distribution

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: prof. RNDr. Pavel Kindlmann, DrSc.

Praha, 2020

Poděkování:

Chtěla bych upřímně poděkovat vedoucímu mé bakalářské práce prof. RNDr. Pavlu Kindlmannovi DrSc. za konzultace, připomínky a za čas, který mi věnoval. Také bych chtěla poděkovat své rodině, příteli a přátelům, kteří mi všichni byli obrovskou oporou po celou dobu zpracovávání bakalářské práce.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 8.01.2020

.....

Anastasia Linyucheva

Abstrakt

Předmětem práce je shrnutí informací o využití modelů vhodnosti stanovišť se zaměřením na specifiku modelování orchidejí. Modelování vhodnosti stanovišť je využíváno k výzkumu vztahů mezi výskytem druhu a environmentálními atributy jeho stanoviště. Modelování výskytu druhů orchidejí je užitečné zvláště při modelování vzácných a ohrožených druhů a je schopné přesně předpovídat výskyt druhů i v jiném čase než v současnosti, za jiných klimatických podmínek a na nepůvodních lokalitách pro zájmový druh. Výskyt mykorrhizních hub symbiotických pro orchideje je specifickým faktorem pro výskyt většiny orchidejí, avšak jeho zahrnutí do modelování je velmi problematické. Rovněž výsledky výzkumu tohoto faktoru na distribuci orchidejí si někdy navzájem protirečí. Výsledky různých modelovacích metod se liší, tato problematika se zkoumá, avšak chybí její výzkum na orchidejích.

Klíčová slova: Orchideje, prostorová distribuce, modely, rozšíření, předpověď

Abstract

The subject of this thesis is to summarise information about use of the habitat suitability models with a focus on orchids modelling. Habitat suitability modelling is used to study the relationship between the occurrence of the species and the environmental factors of its habitat. Modelling orchid species is especially useful for modelling of rare and endangered species, it can accurately predict the occurrence of different species under future climatic conditions and in non-native localities. Appearance of mycorrhizal symbiotic fungi is a specific factor affecting distribution of most orchids, but it is very problematic to include it in modelling. Also, there is an uncertainty about an impact of this factor on orchid distribution. Results of different modelling methods are sometimes controversial, this issue is studied, but there are no such studies in orchids modelling.

Keywords: Orchids, spatial distribution, models, distribution, prediction

Obsah

1. Úvod	1
1.1. Co je model vhodnosti stanoviště?	1
2. Vstupní data pro modely vhodnosti stanoviště	3
2.1. Biologická data	3
2.1.1. Cílený sběr biologických dat	5
2.2. Enviromentální data	7
3. Matematické modely	9
3.1. Regresní modely	9
3.1.1. Lineární regrese	9
3.1.2. Nelineární regrese	11
3.2. Maxent	11
3.3. Jiné modelovací metody	12
4. Uplatnění modelů vhodnosti stanoviště v praxi	13
4.1. Předpověď vlivu klimatických změn	14
4.2. Modelování invaze	15
4.3. Ochrana ohrožených druhů	17
4.4. Nalezení lokalit pro reintrodukce druhů	17
5. Charakteristika orchidejí	18
6. Specifika modelování orchidejí	20
6.1. Omezení zahrnutí výskytu mykorhizních hub do modelování	22
6.1.1. Vliv specifity mykorhizního vztahu na rozšíření orchidejí	22
6.1.2. Sběr dat o výskytu houby	23
6.1.3. Multikolinearita	23
7. Modelování výskytu vzácných a ohrožených druhů	24
7.1. Stanovení lokalit pro ochranu druhů	24
7.2. Nalezení lokalit vhodných pro reintrodukce druhů	25
8. Využití HSM pro odhad vlivu klimatických změn	26
9. Závěr	26
10. Seznam použitých zkratk	28
11. Seznam literatury	29

1. Úvod

Modely vhodnosti stanoviště jsou v posledních letech hodně studovanou a využívanou metodou pro studium vztahu mezi výskytem druhů a environmentálními faktory jejich stanovišť. Tyto modely zpracovávají informace o podmínkách prostředí v místech výskytu druhu a jejich výsledkem je předpověď prostorového rozložení stanovišť vhodných pro daný druh. Výsledky modelů mohou být využívány pro nejrůznější druhy organismů za různými účely: zaměření výzkumu na oblasti s vysokou pravděpodobností výskytu zájmového druhu, předpověď invaze, předpověď vlivu klimatických změn, vylepšení metod ochrany druhu, odhad antropogenního vlivu na výskyt druhu a jiné. Tato metoda při modelování orchidejí může přispět zejména k objevení nových lokalit pro výzkum druhů, ochranu druhů a pro detailnější pochopení vztahu mezi životním prostředím a výskytem druhů.

Cílem této práce je podat přehled o problematice a způsobech využití modelů vhodnosti stanoviště a zhodnotit jejich využití pro modelování orchidejí.

1.1. Co je model vhodnosti stanoviště?

Modely vhodnosti stanovišť či HSM (anglicky „Habitat suitability models“) statisticky spojují pozorování organismů v terénu s environmentálními faktory, které odrážejí klíčové faktory ekologické niky jako jsou například klima, vegetace, typ zemského povrchu a podobně (A. H. Hirzel et al., 2006). Tyto modely vytvářejí prostorovou předpověď výskytu druhu, která indikuje vhodnost jednotlivých lokalit pro zájmový druh. Lokalita s nulovou pravděpodobností výskytu druhu bude hodnocena jako nevhodné stanoviště; lokalita s nejvyšší pravděpodobností výskytu druhu bude hodnocena jako nejvhodnější stanoviště. Tento přístup má různé názvy: model ekologické niky, environmentální model, model vhodnosti stanoviště, modelování distribuce druhů (i když se modeluje rozšíření vhodnosti stanovišť). Název „model vhodnosti stanoviště“ je však přesnější, protože se modeluje výskyt vhodných podmínek prostředí (R. Pearson, 2010). Modelování se uskutečňuje pomocí různých modelovacích technik, které jsou voleny na základě dostupných dat o výskytu druhů a dat o životním prostředí na studované lokalitě. Existují techniky, které byly vyvinuty přednostně pro modelování jen na základě dat o výskytu a takové, které vyžadují navíc data o nepřítomnosti druhu na jednotlivých lokalitách ve studované oblasti. Teoretické základy u všech modelovacích technik jsou podobné a nezbytné pro správnou interpretaci výsledků modelů.

Hlavní ekologickou teorií, nezbytnou pro pochopení modelu vhodnosti stanovišť, je koncept ekologické niky. Pro HSM je vhodná definice ekologické niky podle Hutchinsona. Tento koncept stanoví, že výskyt druhů je vázán na podmínky prostředí, které lze určit. Je zásadní proto, že modelování vhodného stanoviště se děje nejen v geografickém, ale i

v environmentálním prostoru. Geografický prostor je lokalita, která je obecně definována pomocí x a y souřadnic. Environmentální prostor se vztahuje k ekologické nise druhu podle Hutchinsona: n-dimenzionální nadprostor ekologických faktorů, kde nika druhu je omezena rozsahem podmínek, vhodných pro život a rozmnožování jedinců tohoto druhu. Model je sestavován jen na základě záznamu o výskytu druhu v geografickém prostoru – to je vše, co je známo o rozšíření druhu. Samotný model definuje rozsah vhodných podmínek pro výskyt druhu v environmentálním prostředí a tento rozsah je potom vymezen v geografickém prostoru. Je nezbytné uvažovat o tom, že i nejkompexnější model není schopný odrazit celý rozsah vhodných ekologických podmínek pro druh (Pearson 2010). Výsledek modelu může být nepřesný nejen v důsledku nedostatku modelovacích technik (v současné době není možné zahrnout do modelu všechny environmentální faktory ovlivňující výskyt druhu), ale i v důsledku biotických interakcí s jinými druhy ve studované oblasti, které nejsou modelovány. Výsledek modelu ukazuje jen teoreticky vhodné stanoviště, které nemusí být reálně obsazeno. Například druh může být nepřítomen ve vhodném stanovišti v důsledku: omezení šíření populace, vyhynutí na této lokalitě či vyloučení následkem kompetice s jinými organismy.

S rozvojem statistických modelovacích metodik a způsobů získávání environmentálních dat (metody dálkového průzkumu Země, geografické informační systémy – GIS, klimatické modely) se modelovací techniky zaměřují na modelování více než jednoho druhu najednou a dokonce celých ekosystémů (Ferrier et al., 2002; Iversen & Prasad, 2001). Pozornost se tedy soustředí na zahrnutí do modelu biotických interakcí a populační dynamiky do modelu (Wisz et al., 2013), což přispívá jak k přesnosti modelování, tak k lepšímu porozumění ekologickým interakcím druhů. Zkoumají se i způsoby sestavení přesných modelů na základě omezeného počtu dat o výskytu druhu, což je obzvláště důležité pro modelování vzácných druhů (Breiner et al., 2015).

Modelování vhodnosti stanovišť se využívá především k získávání ekologických a evolučních poznatků, k předpovědi potenciálních míst výskytu studovaného druhu, k předpovědi vlivu klimatických změn, k zachování ohrožených druhů. Využívá se to pro terestrické, sladkovodní a mořské druhy živočichů a rostlin. Metody pro sestavení HSM se liší pro výzkum vysoce mobilních druhů živočichů ve srovnání s víceletými sesilnými rostliny (Elith & Leathwick, 2009), avšak souhrnný princip je stejný.

Hlavním přístupem při sestavení HSM je charakterizování vhodných podmínek prostředí pro existenci druhu podmínek prostředí a následná identifikace jejich prostorového výskytu na studované lokalitě (Pearson 2010). Proces sestavení modelu lze rozdělit na tři kroky. Prvním je sestavení konceptuálního nebo teoretického modelu očekávaných vztahů mezi životním

prostředím a druhem. Při tomto kroku se zohledňuje specifika modelování studovaného druhu a jeho ekologické nároky. Druhým krokem je výběr studované oblasti, způsobu sběru biologických dat a environmentálních proměnných pro danou oblast. Tento výběr je řízen teoretickými předpoklady, cílem modelování a nároky studovaného druhu. Třetím krokem je výběr modelovací techniky, jenž je volen na základě dostupných dat. Model obvykle inkorporuje několik environmentálních proměnných, ze kterých se vybírají ty, které mají největší vliv na výskyt druhů. V tomto kroku se stanoví přesnost modelu, a to porovnáním již vytvořené předpovědi s daty výskytu, které nebyly do modelu zahrnuty. Způsob přípravy a výběr takových „testovacích dat“ se liší mezi jednotlivými modelovacími metodami. Proces testování modelu musí být vybrán jak podle počtu dat, tak podle modelovacího algoritmu. Pokud je předpověď modelu dostatečně přesná, pak lze tento model použít pro extrapolaci – předpověď je využita pro rozsah dat, který nebyl použit pro sestavení modelu. To umožňuje využívat HSM pro předpověď výskytu druhu v nepůvodních lokalitách, v jiném časovém měřítku nebo za jiných klimatických podmínek.

V následujících kapitolách mám v úmyslu popsat způsoby získávání vstupních dat a problémy s tím spojené, způsoby využití HSM v praxi a specifiku modelování orchidejí.

2. Vstupní data pro modely vhodnosti stanoviště

Model vhodnosti stanoviště se sestavuje na základě dvou typů dat: biologická a environmentální data. Biologická data jsou data o lokalitách, kde se vyskytuje studovaný druh, environmentální data jsou data o životním prostředí na těchto lokalitách. Biologická data jsou zahrnuta do modelu jako oblast nebo bod, určený pomocí souřadnic. Environmentální data jsou zavedena do modelu jako mapa studované oblasti, která je rozdělena na jednotlivé buňky. Do těchto buněk se přidává informace o výskytu druhu a pak HSM porovnává biologická i environmentální data v každé buňce mapy. Z tohoto porovnání lze následně odvodit, které proměnné mají vliv na rozšíření zájmového druhu a také vytvořit předpověď jeho výskytu v jednotlivých buňkách mapy, čímž se dá ocenit vhodnost stanoviště. Podívejme se na obě skupiny vstupních dat podrobněji.

2.2. Biologická data

Biologická data představují informaci o rozšíření zkoumaného druhu. Lze je rozdělit na dvě kategorie: (1) záznamy jenom o lokalitách, kde byla pozorována přítomnost jedinců tohoto druhu (anglicky „presence-only“); (2) záznamy o přítomnosti i nepřítomnosti druhu na lokalitách (anglicky „presence-absence“). Tato data lze získat různými způsoby. Největší rozsah informací pro tyto účely představují muzejní sbírky, herbáře či zdroje z internetu. Data v takových online databázích (například „Global Biodiversity Information Facility“ či GBIF), jež byla nasbírána jak odborníky, tak i zájemci o přírodovědu.

Největším problémem historických dat z muzeí nebo herbářů může být jejich nepřesnost. Ve starých záznamech mohou být nepřesně zapsány souřadnice prostě proto, že v dané době neexistovaly technické možnosti na přesnější určení lokality. Pozorování se stala přesnějšími teprve díky rozvoji technologií a využití GPS. Druhý problém představuje zaměření sběru historických dat. Muzejní sbírky nebyly obvykle shromažďovány za účelem výzkumu rozšíření druhů, proto byly přednostně zahrnuty do sbírek druhů vzácné nebo nové pro vědu. V historických záznamech se rovněž často vyskytují dřívější názvy druhů, u nichž došlo ke změnám v taxonomickém označení, což může být další příčinou nesprávné identifikace druhu (Graham et al., 2004). Avšak využití těchto dat i přesto, že zde mohou existovat nepřesnosti, má jednu výhodu: poskytuje nám to možnost zkoumat změny ve výskytu druhů ve velkém časovém intervalu.

Online zdroje poskytují informace o velké škále druhů a jsou volně přístupné. Tak například GBIF poskytuje záznamy o výskytu více než dvou milionů druhů. Data z rozsáhlých databází rovněž obsahují nepřesnosti, a to v důsledku několika příčin. (1) Do databází se zahrnují i nepřesné historické záznamy. (2) Chyby v datech mohou být způsobeny i tím, že sběratelé mají tendenci zkoumat přítomnost druhů ve snadno přístupných místech, například u silnic, řek, v blízkosti měst nebo biologických stanic, nebo zkoumat lehce detekovatelné druhy (Hijmans et al., 2000). (3) Hodnocení vhodnosti stanovišť může být také zpochybněno sběrem dat během různých sezón nebo let, což může ovlivňovat přítomnost některých druhů. Takové chyby vedou k situaci, kdy skutečné množství záznamů je ovlivněno nepřírozenými faktory a následkem je to, že výsledná data neodrážejí reálný výskyt druhu.

Existují speciální studie zaměřené na způsoby, jak odstranit podobné chyby a zmenšit jejich negativní vliv na predikční schopnost výsledného modelu (Beck et al., 2014). Rovněž je nutno uvažovat, že různé modelovací metody mají různou citlivost k chybám v datech: některé modelovací metody mohou poskytnout značně přesnou předpověď výskytu druhu při dostatečně malém počtu chyb v datech (C. H. Graham et al., 2008).

Pokud kromě dat o přítomnosti druhu existují i data o jeho nepřítomnosti, zlepšuje to samozřejmě predikční schopnost modelu (Elith* et al., 2006). V některých případech bylo prokázáno, že zahrnutí záznamů o absenci zlepšuje přesnost modelů u druhů s rozsáhlým rozšířením a vysokou tolerancí k podmínkám prostředí (Brotons et al., 2004). Nicméně informace o lokalitách, kde je druh nepřítomen často není k dispozici, nebo v některých případech není spolehlivá. Tak například zkoumaný druh nemusí být nalezen na dané lokalitě s vhodným prostředím – buď následkem jeho přehlédnutí či nenalezení, přestože je na lokalitě přítomen, nebo absencí tohoto druhu v důsledku omezeného rozšíření populace či kvůli populační dynamice. Takové případy se označují jako „false absence“. Například u

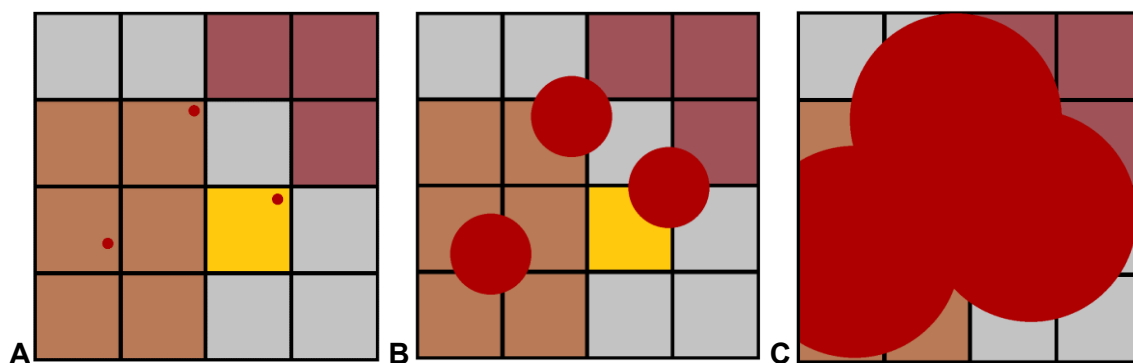
některých druhů orchidejí může špatné počasí v daném roce způsobit dormanci druhu (druh přežívá v podzemním stadiu), nebo aspoň absenci kvetení – a sterilní jedince je obtížné detekovat. Model interpretuje podobné záznamy o nepřítomnosti jako data označující nevhodné podmínky stanoviště pro přežití druhu, přestože to není pravda – lokalita je vhodná pro daný druh, pouze se zde tento druh v daném roce nevyskytuje. Zahrnutí „false absence“ záznamů může následně vážně ovlivnit výsledky modelů (Tyre et al., 2003), a proto by informace o nepřítomnosti jedinců měla být používána opatrně.

Nepřesnostem v datech lze se vyhnout cíleným a plánovaným terénním průzkumem, který se dá uskutečnit jak jedním člověkem, tak i velkou skupinou výzkumníků. Správně vybraný způsob sběru dat a jeho načasování umožňuje odstranit nebo alespoň zmenšit vliv pořizovatele dat na nasbíraná data.

2.2.1. Cílený sběr biologických dat

Cílený sběr dat umožňuje získat přesnější informaci, vhodnou pro modelování. Při plánování sběru dat v terénu nebo při použití pilotních dat (předem nasbíraných dat) musí být zohledněna řada faktorů, které ovlivňují výsledek modelování. Tyto faktory se týkají jak způsobu a časové periody sběru dat, tak výběru vhodné lokality a její rozsahu pro sběr dat.

1. Je nutné vybrat velikost jednoho pozorování (anglicky „grain“), což je přesnost a velikost „bodu“, udávajícího informaci o přítomnosti druhu. Pro sestavení HSM může být nevhodné využívat jednoznačně určený souřadnicový bod, protože příliš malá oblast výskytu druhu nemusí zahrnout všechny podmínky prostředí, které jsou v okolí jeho výskytu (Obrázek 2.1, A). Velikost pozorování se dá změnit přidáním okolí ke koordinátovému bodu o průměru několika desítek metrů: výsledkem bude větší teoretická oblast reprezentující pozorování druhu (Obrázek 2.1, B). Avšak příliš velká oblast může přivést k zanedbání lokálních podmínek v této oblasti, které jsou jen ve malém prostorovém měřítku (Obrázek 2.1, C). Proto velikost pozorování obvykle je malá ve srovnání s celou studovanou oblastí (Franklin, 2010).
2. Také musíme vybrat rozsah studované lokality (anglicky „extent“), což definuje oblast využití HSM a tudíž určuje celkový rozsah environmentálních podmínek prostředí, který bude zahrnut do modelování (Franklin, 2010). Hlavním cílem při výběru rozsahu studované oblasti je vyřešit, zda: (1) rozsah studované oblasti zahrnuje celkové rozšíření druhu nebo jen jeho část, a (2) velikost pozorování dostatečně přesně reprezentuje všechny environmentální proměnné vyskytující ve studované lokalitě. Výběr vhodného rozsahu studované lokality a vhodné velikosti pozorování je dán spíše cílem studie a dostupnými biologickými a environmentálními daty.



Obrázek 2.1: Schematické znázornění velikosti pozorování.

3. Při výběru způsobu sběru dat je též důležité uvažovat o četnosti a trvání sběru dat. Opakovaný sběr výskytových dat v terénu během různých sezón by měl umožnit odhad „false-absence“ a „false-presence“ záznamů, a to především u kryptických nebo mobilních druhů, které je obtížně přesně detekovat v terénu. K „false-presence“ záznamům může dojít, když bude zaznamenán výskyt druhu v lokalitě nevhodné pro přežití populace. To může být dáno migrační schopností druhu nebo dočasně vhodnými pro přežití jedinců podmínkami (Pearson, 2010).
4. Také musíme se zohlednit množství biologických dat, na jejich základě bude sestaven model, protože přesnost vytvořeného modelu je rovněž ovlivněna počtem pozorování (A. Hirzel & Guisan, 2002). Absolutní počet pozorování je však méně důležitý než rovnoměrné rozložení pozorování na studované lokalitě. Přesnost odhadu vztahu mezi výskytem druhu a environmentálními podmínkami souvisí s tím, jak přesně budou připravené vzorky výskytu druhu pokrývat rozsah environmentálních proměnných daným druhem reálně obsazených (Franklin, 2010).

Podle použití dostupných biologických dat se volí metoda modelování. Modely založené na „presence-only“ a „presence-absence“ datech poskytují stejný typ předpovědi, avšak nemohou využívat stejnou modelovací metodu. Z toho důvodu, že modely založené na „presence-absence“ datech porovnávají předpověď výskytu druhu s oblastmi, kde druh určitě není přítomen (Hirzel et al., 2006). Proto byly vyvinuty různé typy modelů: vyžadující jen data o přítomnosti druhu (například DOMAIN) či vyžadující navíc i záznamy o nepřítomnosti druhů (například: SPECIES, zobecněný lineární model (GLM), BIOMOD) (Pearson, 2010).

Při využití HSM pro vytvoření předpovědi vhodnosti stanoviště pro nepůvodní pro druh lokalitu nebo pro jiný časový interval je velmi důležité zahrnout: (1) záznamy, které jsou rovnoměrné rozloženy v celém geografickém rozsahu výskytu druhu; (2) záznamy definující limity rozsahu druhu; (3) úplný rozsah environmentálních proměnných v celém areálu výskytu druhu (Franklin, 2010).

2.3. Enviromentální data

Pro vytvoření HSM potřebujeme kromě biologických dat také informaci o přírodních podmínkách ve studované oblasti. Environmentální data nejčastěji představují informaci o abiotických složkách prostředí: typ půdy, nadmořská výška, typ povrchu, teplota, srážky apod. Taková data jsou dostupná v specializovaných databázích, jako například Geografický informační systém (GIS). Existuje možnost zahrnout do modelování navíc i biotické interakce (Wisniewski et al., 2013), nicméně základním způsobem vytvoření modelu je využití abiotických vstupních dat.

Environmentální data obvykle představují mapy, převedené do formátu souvislé "rastrové mřížky" (anglicky „raster grid“), aby je bylo možné využít jako vstupní data pro HSM. Tento formát zajišťuje dostupnost informací o životním prostředí pro každou lokalitu, která obsahuje biologická data. Rastrová mřížka environmentálních dat může mít různé rozlišení: studovanou oblast lze rozdělit na buňky velikosti jak 10 m na 10 m, tak i na buňky 1 km na 1 km (pokud bude dostatečně velká). Při změně rozlišení mapy mění se i přesnost a podrobnost informací o podmínkách ve vymezené oblasti. Rozlišení biologických a environmentálních dat se musí shodovat, jinak výsledek modelování nebude odrážet reálný vztah mezi podmínkami prostředí a výskytem druhu. Problém může nastat v případě, kdy environmentální data jsou dostupná jen ve větší škále než nasbíraná biologická data a je podobný problém s výběrem vhodné velikosti jednoho pozorování. Rozdíl je v tom, že environmentální data mohou mít natolik malé rozlišení, že není smysluplné zvětšovat velikost pozorování natolik, aby se rozlišení biologických dat shodovalo s rozlišením dat environmentálních – velikost pozorování by se musela zvětšit natolik, že výsledná oblast výskytu by se stala nereprezentativní. Tento problém lze vyřešit přepočtem rozlišení environmentálních dat pomocí algoritmu, avšak takový přístup není vhodný pro všechny typy dat. Například Hijmans et al., 2005 přepočítali klimatická data z různých zdrojů (klimatologické databáze, obsahující záznamy z mnoha meteorologických stanic) a následně získali mapu klimatického povrchu Země, kde informace o teplotě je spojitá pro celou zeměkouli. Z podobné mapy lze pro každou buňku rastrové mřížky odečíst jednotlivé značení teploty a následně přiřadit k datům o výskytu druhu.

Výběr rozlišení environmentálních proměnných by měl být založen na prostorových nárocích druhů, proto vhodné rozlišení dat se však bude pravděpodobně lišit při studiu druhů s různými prostorovými nároky (R. Pearson, 2010). V případě malého počtu biologických dat při výzkumu na relativně velké lokalitě není vhodné využívat příliš velké (nejvíce přesné) rozlišení environmentálních dat. Následkem může být velký počet buněk v modelu, charakterizovaných jako místa s neznámým rozšířením druhu či jeho nepřítomností, což může způsobit nepřesné výsledky modelování. Je tedy třeba brát v úvahu, že různé

modelovací metody jsou různě náchylné k velikosti rozlišení (Thuiller et al., 2003). V současné době existuje bohužel jen málo studií porovnávajících různé modelovací metody.

Hlavním cílem při výběru typu environmentálních dat je najít ty faktory prostředí, které stanovují prostorové rozšíření druhů. Faktory, které působí nepřímo na rozšíření druhu, mohou způsobit chybné výsledky při využití modelu pro předpověď vhodného stanoviště za jiných podmínek než při současném výskytu druhů. Například při modelování rozšíření druhu v nepůvodní lokalitě nemusí být nadmořská výška vhodná jako vstupní proměnná popisující výskyt tohoto druhu. Druh totiž nemusí reagovat svou přítomností na nadmořskou výšku, ale spíše na teplotu, množství srážek či jiné faktory, které se mění v závislosti na nadmořské výšce (Pearson, 2010). Ve případě využití několika vstupních environmentálních proměnných v modelu (např. ve vícenásobném regresním modelu) není zbytečné provést analýzu všech proměnných na multikolinearitu (vzájemnou závislost), aby byla zlepšena přesnost výsledků modelu (Franklin, 2010).

Environmentální data lze rozdělit na různé typy podle toho, jakou informaci nám poskytují o prostředí:

1. Klimatické mapy jsou obvykle vypočítány z dat, naměřených na meteorologických stanicích, a poskytují informace o teplotě, srážkách, relativní vlhkosti, dopadajícím slunečním záření, oblačnosti apod. Kvůli sezónním změnám v průměrných měsíčních hodnotách těchto proměnných může dojít k multikolinearitě (vzájemné závislosti) mezi proměnnými. Čím je větší závislost mezi proměnnými, tím je výsledek modelů méně přesný (Graham, 2003). Proto při využití klimatických dat je nutno zkontrolovat vstupní proměnné na možnou multikolinearitu.

2. Mapy půdního typu a geologické mapy představují informaci o dostupnosti živin, vody, vlastnostech půdy a typu povrchu. Tyto proměnné mohou ovlivňovat prostorový výskyt nejen rostlin, ale i živočichů. Využití geologických dat rovněž vyžaduje vlastní přístup, a to z důvodu: 1) obvykle hrubého měřítka, které na rozdíl od klimatických dat je už náročnější přepočítat; 2) původně geologických kategorií půdního typu, které se nemusí shodovat s ekologickými faktory limitujícími výskyt druhů (Franklin, 2010).

3. Mapy pokryvu zemského povrchu (anglicky „land cover“) představují informaci o typu rostlinných společenstev a výšce vegetace, rozmístění vodních ploch, celkové různorodosti pokryvu ve studované lokalitě apod. Tyto mapy jsou často sestaveny pomocí metod dálkového průzkumu Země a jsou odvozeny od satelitních snímků. Výhodou podobných map je dostupnost různého měřítka: od rozlišení pěti metrů až po dostatečně hrubé (například pět kilometrů). Existují mapy, odrážející časové změny rostlinného pokryvu, a to jak sezónní, tak i během několika let. Takže ze satelitních fotografií lze odvodit mapy

využití půdy: rozvoj měst a komunikací, oblasti lesnictví a zemědělství, což lze následně zahrnout do modelu jako informaci o antropogenní disturbanci. Takový typ environmentálních dat by měl být využíván opatrně, obzvláště při modelování vhodného stanoviště rostlin. Například při odhadu potenciálně vhodného stanoviště pro druh dřeviny, který má naměřena biologická data jen v lese, model vyloučí místa aktivního využití půdy z výsledné oblasti vhodného stanoviště. Přesto to neznamená, že studovaný druh nemá šanci přežít v těchto lokalitách, když přestanou být narušovány člověkem (Bradley et al., 2012).

3. Matematické modely

Pro matematické modely jsou jako vstupní proměnné využívána biologická a environmentální data. Pro vytvoření modelu poskytujícího spolehlivou informaci o vztahu mezi environmentálními podmínkami a výskytem druhu musíme nejen správně nasbírat data, ale také zvolit vhodnou metodu modelování. Bez znalostí procesu modelování není jednoduché vybrat správný model. Znalosti statistiky jsou proto nezbytné pro modelování konkrétního ekologického vztahu a pro dosažení smysluplného výsledku. Naopak bez znalostí ekologických východisek modelování rozšíření druhu a pochopení významu ekologických dat není ani možné vytvořit ekologický model.

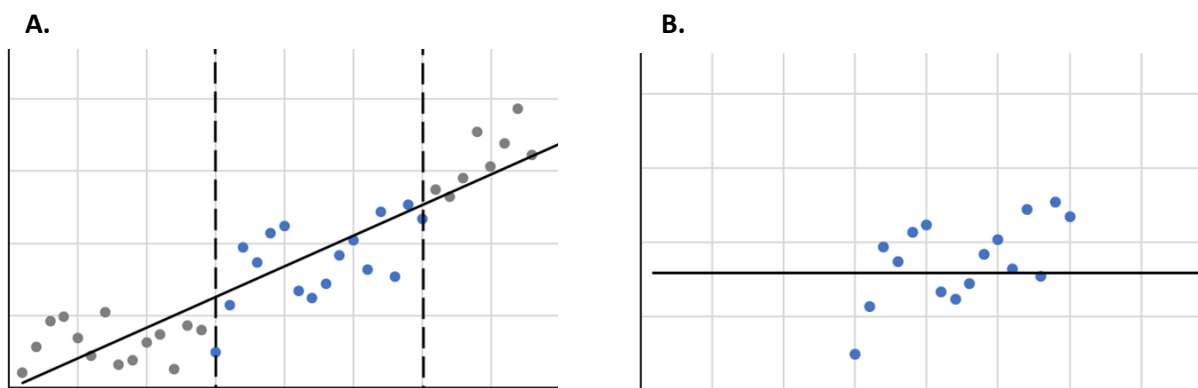
V současné době existuje široká škála modelovacích metod. V této kapitole bych chtěla detailně popsat dvě modelovací metody: regresní modely a Maxent. Lineární regresi jsem zvolila proto, že je to základní a jedna z prvních metod, používaných při ekologickém modelování výskytu druhu. Maxent je metoda, kterou lze zařadit mezi metody, založené na strojovém učení (machine learning). Je volně dostupný online a díky dostupnosti a dostatečně snadnému ovládní je v současné době využíván v mnoha studiích s různými cíli.

3.1. Regresní modely

3.1.1. Lineární regrese

Lineární regrese popisuje vztah mezi vysvětlující (nezávislou) proměnnou na ose X a vysvětlovanou (závislou) proměnnou na ose Y a využívá se k analýze vztahu mezi dvěma spojitými proměnnými. Vztah mezi dvěma proměnnými udává, jak proměnná X ovlivňuje hodnotu proměnné Y. Tento model předpokládá, že hodnota veličiny Y lineárně závisí na hodnotách veličin $X_1 \dots X_n$. Tuto závislost lze vyjádřit přímkou (případně rovinou ve vícerozměrném prostoru), parametry této závislosti jsou odhadnuty pomocí metody nejmenších čtverců. Modely lineární regrese jsou jednoduché a poskytují informaci o tom, jak vstupy modelu ovlivňují jeho výstup. Když je k dispozici pouze malé množství dat, lineární regrese může přinést lepší výsledky než složité nelineární modely (Hastie et al., 2001).

Při sestavení lineárních modelů a stanovení předpokladu je třeba věnovat pozornost především výběru vstupních dat. V případě, kdy nebude zahrnut veškerý rozsah proměnné X, může dojít ke značně chybným výsledkům (obrázek 3.1). Tak například na obrázku 3.1 jsem schematicky zobrazila vliv omezeného výběru vstupních dat na výsledný lineární model. Na obrázku 3.1 A byl model lineární regrese sestaven na základě všech dostupných dat proměnné X a výsledkem je závislost mezi proměnnou X a Y. Na obrázku 3.1 B byl model sestaven jen na základě omezeného rozsahu proměnné X, výsledný model neprokazuje žádnou závislost mezi proměnnými X a Y.



Obrázek 3.1. Schematické znázornění sestavení lineárního regresního modelu při využití různých vstupních dat. Podle (Gotelli & Ellison, 2004).

Předpověď na základě lineární regrese je vytvořena výpočtem neznámé hodnoty Y při známé hodnotě $X = (X_1 \dots X_n)$. Problém může nastat v případě extrapolace – vytvoření předpovědi pro hodnoty proměnné, které jsou mimo rozsah dat, použitý pro sestavení modelu. V ekologii je velice málo přesně lineárních vztahů. Avšak složité, nelineární vztahy mohou být občas zjednodušeně aproximovány lineárním vztahem, ale pouze v omezeném rozsahu dat (Gotelli & Ellison, 2004). V tomto případě lze předpověď považovat za přesnou jen při interpolaci – vytvoření předpovědi pro neznámé hodnoty proměnné, které leží uvnitř daného rozsahu dat. U nelineárních závislostí je vztah mezi proměnnými lineární jen v omezeném rozsahu dat, a proto je výsledek lineární předpovědi tím méně přesný, čím se více předpověď vzdaluje od rozsahu dat, na nichž byla předpověď provedena.

Kromě jednoduché lineární analýzy, kde jedna či více proměnných na vstupu modelu ovlivňují jedinou proměnnou na jeho výstupu, můžeme používat i složitější modely. Například přidáním nových vysvětlujících proměnných lze sestavit vícenásobnou lineární regresi. Tento způsob využívá několik vstupních proměnných zároveň, aby byla odhadnuta jedna vysvětlovaná proměnná

3.1.2. Nelineární regrese

Zobecněný lineární model (GLM) a zobecněný aditivní model (GAM) jsou odvozeny z vícenásobné lineární regrese. Výhodami využití GLM jsou: (1) při tomto modelování závislá proměnná Y nemusí mít normální rozdělení, (2) výsledkem je nelineární závislost, (3) do modelu lze zahrnout řadu vysvětlujících proměnných. GAM je výsledkem spojení aditivního modelu a GLM, a proto je ve značné míře podobný GLM. Výhodou GAM, na rozdíl od jiných způsobů modelování, je větší přesnost vytvořených předpovědi (He et al., 2006). GAM vykazují rovněž lepší schopnost modelování komplexních ekologických odpovědi než GLM (Yee & Mitchell, 1991).

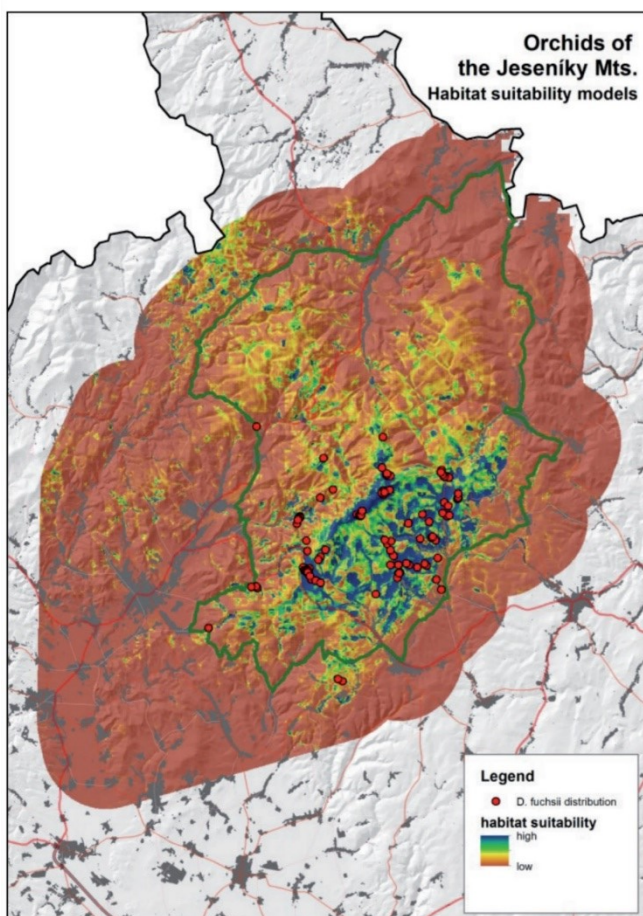
3.2. Maxent

Maxent je program, založený na strojovém učení, vycházející z principu maximální entropie. Tento princip má původ ve statistické mechanice, využívá se v různých oblastech včetně HSM. Jeho využití v HSM vychází z úsudku, že nejlepší aproximace neznámého rozšíření druhu je rozšíření s maximální entropií. Jinak řečeno, Maxent nalézá vhodné podmínky stanoviště na základě předpokladu, že při neúplné informaci o jejich cílovém rozdělení mají podmínky rovnoměrné rozdělení pravděpodobnosti výskytu (nejvyšší entropii). Toto rozdělení podléhá omezením, která jsou definována očekávanou hodnotou rozšíření druhu (odhaduje se na základě souboru dat o přítomnosti druhů).

Při využití záznamů o přítomnosti druhů z muzejních nebo z herbářových sbírek je největším problémem nemožnost přesného odvození dat o absenci, a to kvůli nepřítomnosti schémat výběru dat nebo kvůli neznámým metodám a záměru sběru dat (Elith* et al., 2006). Maxent vyžaduje pro celou studijní oblast pouze data o prezenci a informace o životním prostředí, proto je univerzální metodou pro sestavení předpovědi nebo úsudku z neúplných informací. Důležitým rozdílem mezi Maxentem a regresními modely je to, že v Maxentu představují lokality bez záznamu o výskytu druhu jen environmentální data. Tyto lokality nejsou interpretovány jako absence.

Maxent se tedy využívá pro sestavení modelu kontinuální i kategoriální data, a může začlenit interakce mezi různými proměnnými (Phillips et al., 2006). Kontinuální data mohou být naměřena kdekoliv ve studované oblasti: např. teplota, vzdálenost, srážky apod. Kategoriální data jsou veličiny nevyjádřené čísly: např. prezence nebo absence druhu v jednotlivých lokalitách, stupeň ochrany druhu, typ půdy – taková data můžeme zobrazit jako tabulku (Gotelli & Ellison, 2004). Schopnost Maxentu pracovat s různými typy dat je zároveň výhodou, protože obvykle se pro různé typy dat používají různé modelovací metody (R. Pearson, 2010). Ve srovnání s jinými modely, využívajícími jen data o prezenci druhu, je Maxent přesnější (Elith* et al., 2006).

Maxent využívá 2 typy vstupních dat. Prvním typem jsou data o přítomnosti druhu – lokality, kde byl zaznamenán výskyt druhu. Druhým typem jsou environmentální proměnné pro celou studovanou oblast, poskytující informaci o podmínkách prostředí. Lokality bez záznamů výskytu druhů jsou interpretovány jako tzv. „background“ data a představují jen environmentální proměnné. Maxent porovnává environmentální podmínky v místech výskytu druhu a podmínky na ostatních lokalitách, pro které není známé rozšíření druhu (background data). Na základě porovnání a za předpokladu, že druh obsazuje podmínky prostředí úměrně k jejich dostupnosti v krajině, je odvozena hustota pravděpodobnosti výskytu druhu (Elith et al., 2011). Kromě výsledné mapy vhodnosti stanoviště (obrázek 3.2) během modelování se odhaduje, jaké environmentální proměnné mají největší vliv na rozšíření druhu.



Obrázek 3.2. Mapa potenciálního výskytu *Dactylorhiza fuchsii* v horách Jeseníky.

Převzato z Štípková et al., 2017 se souhlasem autorky, majitelky copyrightu.

3.3. Jiné modelovací metody

Při vytvoření HSM se využívají metody, založené na strojovém učení, původem z oblasti statistiky a umělé inteligence. Jsou to: regresní rozhodovací stromy, umělé neuronové sítě, celulární automaty (CA) a evoluční algoritmy. Tyto metody překonávají tradiční modely (např. zobecněné lineární modely) při modelování několika vzájemně se ovlivňujících proměnných díky své flexibilitě. Pro správné využití a pochopení mechanismu

těchto metod jsou nezbytné pokročilé znalosti statistiky. Podobné modelovací metody lze uplatnit pro různé škály modelování; proto bez dobrých znalostí výpočetních technik a softwaru není jednoduché rozhodnout, jak a kde uplatňovat určitou modelovací metodu. Je tedy nezbytné i pochopení interakcí mezi vstupními daty a jejich významu. Otázkou při uplatnění podobných modelů pro modelování vhodnosti stanoviště je příprava vstupních dat, což rovněž vyžaduje znalosti statistiky. Dále stručně popíšu dvě modelovací metody, založené na strojovém učení: umělou neuronovou síť a tzv. GARP (Genetic Algorithm for Rule Set Production).

Umělá neuronová síť je modelovací přístup, jehož princip byl inspirován tím, jak nervový systém zpracovává informaci. Klíčovou složkou umělé neuronové sítě je struktura systému, který zpracovává informaci. Tento systém se skládá z velkého počtu vysoce propojených prvků, nazývaných neurony, podle analogie s nervovým systémem, který pracuje sjednoceně pro vyřešení konkrétního problému.

GARP využívá několik metod pro vytvoření pravidel, z nichž pak algoritmus sestavuje různorodý soubor pravidel, popisující ekologickou niku druhu. Výsledný model ekologické niky je následně promítán na krajinu, aby byla vytvořena geografická předpověď výskytu druhu.

Existují i modelovací metody přednostně určené pro konkrétní cíle. Například tzv. model bioklimatické obálky, který odhaduje mnohorozměrný prostor klimatických proměnných nejlépe odpovídající pozorovanému rozšíření druhů. Při využití tohoto modelu musí být zohledněno mnoho detailů: správný výběr vysvětlujících proměnných; využití dat o přítomnosti druhu a dat pozadí (background data), nebo začlenění tzv. „pseudo-absence dat“; výběr velikosti lokality pro výzkum. Nesmí se tedy zapomenout na mobilitu organismu a vliv biotických interakcí. Bez podobného opatrného přístupu nebudou výsledky modelu bioklimatické obálky spolehlivé (Araújo & Peterson, 2012).

4. Uplatnění modelů vhodnosti stanoviště v praxi

Matematické modely, které jsem zmínila v předchozí kapitole, lze v praxi využít pro různé cíle. Ve většině případů se používají k určení ekologické niky studovaných druhů, při jejichž určování se používají různé biotické a abiotické faktory. Vytvořený model niky závisí na stanoveném cíli – pro předpověď areálu výskytu druhu, testování hypotéz, vývoj metod ochrany druhů, objevení nových možných nalezišť druhů.

Výhodou matematické simulace je její tvárnost, která umožňuje simulovat různé procesy. Je např. možno vypočítat vliv změny průměrné roční teploty na výskyt druhu, či zasadit model do jiné lokality, kde se tento druh nikdy nevyskytoval. Abychom se vyhnuli

nepřesnostem při podobných teoretických výpočtech, je nutné nejen vybrat a vytvořit přesný a spolehlivý model, ale i všimnout si, že model má v každém případě svá omezení. Proto je mnoho studií, které hledají nové možnosti, jak zlepšit predikční schopnosti modelu, a to buď pomocí začlenění nových komponent do procesu modelování (Bouyer & Lancelot, 2018), nebo pomocí nových způsobů modelování (Elith* et al., 2006). Zkoumá se i to, jak se zbavit omezení využití modelu při konkrétním použití: například při modelování vlivu klimatických změn na výskyt druhů (Austin & Niel, 2011), při modelování na úrovni společenstva pro plánování ochrany přírody (Ferrier et al., 2002), nebo při modelování rozšíření vzácných druhů (Breiner et al., 2015). V této kapitole bych chtěla popsat hlavní oblasti, kde se uplatňují modely vhodnosti stanoviště.

4.1. Předpověď vlivu klimatických změn

Změna klimatu může významně ovlivnit rozšíření druhů (Pautasso et al., 2010), proto vliv antropogenní změny klimatu je nyní značně studovanou oblastí. Pro zkoumání vlivu globálního oteplování na vlastnosti ekosystémů a rozšíření druhů jsou používány tzv. modely bioklimatické obálky (Pearson & Dawson, 2003). V případě předpovídání rozšíření druhu do budoucna se používají klimatické proměnné, jež jsou odhadovány s použitím teoretických modelů budoucích klimatických změn. Obecným přístupem pro vytvoření předpovědi je:

- 1) kalibrace modelu vhodnosti stanoviště pro současné klimatické podmínky na základě dat o výskytu druhu (presence-absence data)
- 2) zavedení očekávané změny klimatického systému do modelu
- 3) získání modelových řešení pro nové klimatické podmínky.

Pro pochopení průběhu změn klimatu a pro předpovídání vlivu budoucích klimatických změn je nezbytné vytvořit matematickou simulaci klimatického systému. Jedním z problémů matematické simulace je omezení velikosti modelu. Tento model nemůže kompletně popsat všechny procesy v klimatickém systému: turbulence atmosféry a oceánu, přechod slunečního záření přes a mezi oblaky, proudění CO₂ v heterogenních rostlinných patrech nebo scénáře emisí skleníkových plynů. Naše znalosti o reakci bioty na rychlou změnu klimatu jsou také nedostatečné (Thuiller, 2007). Je důležité zvolit správné rozlišení klimatického modelu a vhodné scénáře klimatických změn. Existují kompletní modely pro celou zeměkouli, které poskytují nejlepší kvantitativní odhad klimatických změn ve velkém regionu. Jestliže potřebujeme podrobnější informaci o menší části klimatického systému musíme vybrat jiný typ modelu. Jsou to regionální modely, detailněji popisující klimatický systém na menší lokalitě, které využívají informaci z globálních modelů. Lokální heterogenita životního prostředí hraje důležitou roli i při výzkumu změn na velkém území. Aby její vliv nebyl zanedbán, klimatické a neklimatické proměnné musí být testovány v modelech

zároveň, před stanovením předpokladů, že jen klimatické proměnné jsou dostačující pro předpovídání rozšíření druhu (Austin & Niel, 2011).

Modely bioklimatické obálky neberou v úvahu mezidruhové interakce, jako jsou např. predace nebo kompetice, evoluční adaptace a jiné faktory, které komplikují proces vytvoření předpovědi a mohou vést k nepřesným výsledkům. Je nutno počítat i s tím, že schopnost druhů se pohybovat v krajině není zohledněna při statistickém modelování geografické odpovědi druhu na změnu klimatu (Pearson & Dawson, 2003). Pro odstranění těchto omezení se využívá kombinace dvou modelů: (Iverson & Prasad, 2001) použili při modelování potenciální migrace pěti druhů dřevin následkem budoucí změny klimatu model popisující vhodné stanoviště a model odhadující velikost migrace. Podobné propojení dvou modelů umožňuje zahrnout do modelování nejen migrační schopnosti druhu, ale i jiné faktory týkající vlastnosti populace druhů. Například (Keith et al., 2008) využili kombinaci dvou modelů – GARP a stochastického populačního modelu, což kromě změny stanoviště zahrnuje do předpovědi i vliv změny klimatu a populační dynamiku. Tento způsob, který zahrnuje do modelování odpověď druhů na změnu stanoviště umožňuje ustoupit od zjednodušeného vztahu mezi změnou stanoviště a procesem extinkce (při jakýchkoliv změnách ve vhodném stanoviště druh má větší pravděpodobnost extinkce). Využití populačních modelů a modelů vhodnosti stanoviště odděleně neposkytuje dostatečnou informaci jak o závislostech mezi změnami stanoviště v malém měřítku a populační dynamikou, tak i o interakcích mezi stanovištěm a populací. Přímé odvození ztrát počtu druhů vycházející jen z informací o změně jeho stanoviště (změna současného stanoviště přivádí k vyhynutí druhu) je nesprávné využití vztahu druh – stanoviště (species–area relationship) (Buckley & Roughgarden, 2004; Thuiller, 2007).

4.2. Modelování invaze

Nepůvodní, invazní druhy mají významné negativní vlivy na lidské i přirozené systémy a globalizace usnadňuje jejich šíření (Pautasso et al., 2010). Invazi můžeme rozdělit na živočišnou a rostlinnou. Oba typy způsobují poškození životního prostředí a ovlivňují hojnost nebo přežití původních druhů. Živočišná invaze mění stanoviště původních druhů následkem predace, kompetice nebo pastvy. Rostlinná invaze je schopná změnit v novém ekosystému hydrologii, bilanci živin a režim požárů (Mack et al., 2000).

Prevence biologických invazí v chráněných územích je efektivní strategií, jak minimalizovat vliv invazních druhů na přirozená společenstva (Bazzichetto et al., 2018). To, jak se druhy mohou šířit v nových oblastech, ležících mimo jejich původní areál, lze předpovědět pomocí toho, že porovnáme podmínky na nové lokalitě s podmínkami v areálu původním (Peterson, 2003). Modely rozšíření invazních druhů (iSDMs) udávají informaci o

vztahu mezi invazními druhy a invadovaném prostředí. Tyto modely statisticky porovnávají údaje o přítomnosti invazních druhů a environmentální proměnné postižené oblasti, což je využíváno pro předpovídání rizika invaze a určení oblastí, kam se pravděpodobně může invazní druh rozšířit (Bazzichetto et al., 2018). Schopnost šíření druhů, populační a prostorová dynamika invaze nejsou zahrnuty přímo do modelovacího systému, a proto je tyto faktory nutno zohlednit při vytváření modelu (Peterson, 2003). Vytvoření prediktivního modelu je rozděleno do tří částí: (1) modelování niky invazního druhu v ekologickém prostoru, (2) hodnocení přesnosti modelu na základě dat o známém výskytu – promítání vytvořeného modelu na původní areál výskytu a (3) projekce na oblasti, kde může dojít k invaze studovaného druhu – v tomto kroku se pracuje v geografickém prostoru (Bazzichetto et al., 2018).

Peterson (2003) vytvořil pomocí metody GARP model ekologické niky druhu na základě dat o výskytu vodní rostliny *Hydrilla verticillata* v jejím přírodním areálu. Pomocí modelu byl předpovězen výskyt druhu v jeho původním areálu. Výsledné předpověděné oblasti výskytu byly porovnány s reálnými záznamy o prezenci druhu na daných lokalitách – tímto způsobem byla hodnocena přesnost vytvořené předpovědi. Následně byl model ekologické niky pro *H. verticillata* promítnut na Severní Ameriku, čímž byl vytvořen potenciální areál rozšíření, který ukazuje možnosti šíření druhu.

Hypotetická oblast rozšíření na základě předpovědi modelu bude větší než reálné rozšíření druhu, protože do statistického vztahu druh-prostředí není zařazeno to, že šíření druhů je omezeno vlivem bariér, extinkce, speciace nebo kompetice. Úspěšnost invaze a zachování druhu v nové oblasti bude záviset na počátečním množství jedinců a demografických procesech v populaci (Peterson, 2003). I přes tato omezení jsou HSM užitečným nástrojem pro odhad oblasti možných invazí. Například Bazzichetto et al., 2018 pomocí GAM modelu předpověděl výskyt vysoce invazní rostliny *Carpobrotus sp.* ve společenství středomořských dunových systémů. Tato práce byla zaměřena na výpočet rizika invaze pro jednotlivé oblasti v dunách Lazio. Pomocí modelu byla vytvořena mapa předpovědi výskytu invazního druhu, což umožnilo ohodnotit riziko invaze do chráněných lokalit. Na základě předpovědi invaze pro každou oblast byly vybrány specifické perspektivy managementu. Podobné využití modelu může usnadnit výběr strategií pro omezení invaze a upozornit na lokality, které by měly být intenzivně monitorovány, nebo naopak na lokality, které nevyžadují ochranu. Příkladem využití Maxent pro vytvoření iSDM modelu v globálním měřítku je práce (Wan & Wang, 2018). Do modelování zde bylo zahrnuto 36 invazních druhů rostlin na celém světě. Na základě modelování byly nalezeny jednak nejvíce invazní druhy pro každý biom, jednak chráněné území s vysokou biodiverzitou, které jsou nejvíce ohrožené invazí.

4.3. Ochrana ohrožených druhů

V ochraně přírody pro výběr efektivního managementu, který by zmírnil a vyvážil vlivy environmentálních změn na biodiverzitu, jsou nezbytné znalosti stanoviště studovaného druhu. Modely vhodnosti stanovišť v tomto případě vysvětlují funkční vztah mezi výskytem druhu a podmínkami prostředí, které určují jeho rozšíření v dané oblasti. Výhodou HSM v této oblasti je možnost vytvoření mapy potenciálního rozšíření druhů na bázi relativně malého počtu dat o výskytu. Pomocí map předpovědi výskytu druhu lze posoudit zastoupení jednotlivých druhů v síti chráněných území; nebo ohodnotit vliv očekávané změny pokryvu zemského povrchu (anglicky „land cover“) v důsledku antropogenní činnosti, jako například změny v rozmístění zemědělské půdy, rozvoj dopravní infrastruktury atd. (Rodríguez et al., 2007).

Jako příklad uvádím práci (Santos et al., 2009), která se zabývá výzkumem druhu *Coronella austriaca* na Iberském poloostrově, kde kvůli antropogenní činnosti došlo k disturbanci stanoviště a jeho ztrátě. S ohledem na potravní specializaci druhu a malou rychlost množení jedinců to může vyústit i v lokální extinkci několika populací tohoto druhu. Pro sestavení modelu vhodnosti stanoviště byla využita historická data z atlasů plazů a nové záznamy o prezenci. Výsledek modelu ukázal, že studovaný druh je omezen na velmi malé populace v důsledku fragmentace vhodného stanoviště na malé izolované části. Větší část oblastí, které byly hodnoceny jako optimální pro přežití populace, jsou v chráněných územích. Existují však i lokality mimo chráněná území s již existujícími malými populacemi, kde pak má druh větší pravděpodobnost lokální extinkce. Pomocí modelování byly nalezeny nové oblasti, které potřebují být striktně chráněny, aby nedošlo k vyhynutí existujících malých populací. Ferrier & Guisan, 2006 vytvořili modely na úrovni společenstev a jejich pomocí předpověděli rozšíření pro širokou škálu druhů (obratlovců, členovců a cévnatých rostlin) pro oblast velikosti 100 000 km² na severovýchodě Austrálie. Tato práce přispěla k nalezení nových strategií při modelování několika skupin druhů současně a k plánování ochrany biodiverzity pro společenstva sestávající z více druhů.

4.4. Nalezení lokalit pro reintrodukce druhů

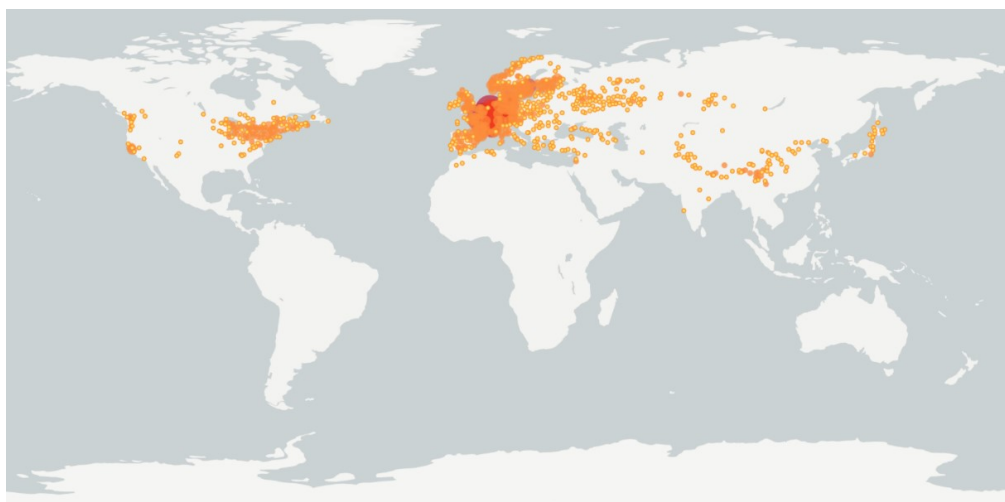
Modely vhodnosti stanovišť jsou využívány i k nalezení oblastí vhodných pro reintrodukce druhů. Cílené reintrodukce budou úspěšné, pokud v nové lokalitě bude mít daný druh vhodné podmínky k přežití a ostatní faktory (demografické efekty, biotické interakce) se rovněž budou shodovat. Problémem v této oblasti může být omezený počet dat o výskytu druhu v studované lokalitě, nebo její úplná absence (Peterson, 2003). HSM v tomto směru představuje nástroj, který pomáhá ohodnotit lokality podle jejich potenciální vhodnosti k usídlení reintrodukováných druhů. Mapy prostorové předpovědi také pomáhají rozpoznat bariéry, limitující rozšíření vypouštěných druhů a identifikovat oblasti, které pravděpodobně

nebudou přirozeně osídleny (Rodríguez et al., 2007). Příkladem toho je práce (Olsson & Rogers, 2009), kde autoři využili HSM pro hodnocení oblasti vhodné k rozmnožování *Ciconia ciconia*. Tento model umožnil najít nové lokality pro reintrodukční program.

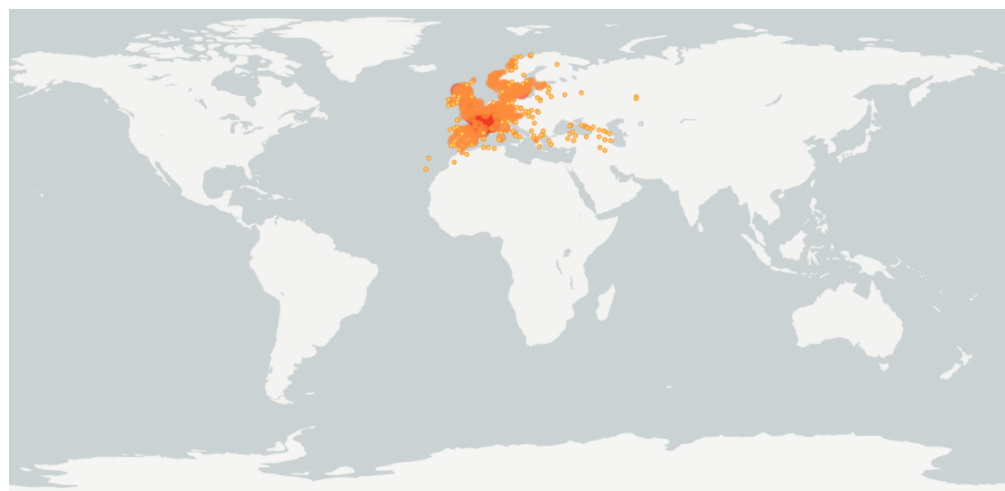
5. Charakteristika orchidejí

Vstavačovité (*Orchidaceae*) neboli orchideje je druhově rozmanitá a široce rozšířená čeleď kvetoucích rostlin. V současné době je uznáváno 736 rodů a přibližně 28 000 druhů orchidejí (Chase et al., 2015; Christenhusz & Byng, 2016). Orchideje jsou víceleté byliny, které jsou kosmopolitní a rostou na všech kontinentech kromě Antarktidy. Obývají nejružnější stanoviště kromě pouště a ledovců a jsou jednou ze dvou největších kvetoucích čeledí rostlin. Existují jak široce rozšířené druhy, například *Epipactis helleborine*, *Orchis mascula* (Obrázek 5.1), tak i endemity, například *Lepanthes machogaffensis* (Pupulin et al., 2009).

A. *Epipactis helleborine*



B. *Orchis mascula*



Obrázek 5.1 Mapa záznamu o výskytu A. *Epipactis helleborine*, B. *Orchis mascula*. Převzato z (GBIF, b.r.).

Orchideje lze rozdělit na tři skupiny podle jejich životního stylu: terestrické, epifytické a litofytické. Většina orchidejí v tropech jsou epifyty, některé jsou liány; v mírném pásmu je většina orchidejí terestrických. Existují i podzemní orchideje, jako např. *Rhizanthella gardneri*, které jsou neschopné fotosyntézy a získávají živiny pomocí mykorrhizy.

Orchideje lze též rozdělit podle toho, jakým způsobem dospělí jedinci získávají uhlík. Plně autotrofní, které získávají uhlík pomocí fotosyntézy (většina orchidejí), plně mykoheterotrofní druhy získávající uhlík jen přes mykorrhizu např. *Neottia nidus-avis*, *Corallorhiza striata*; nebo mixoheterotrofní druhy, které získávají uhlík jak přes mykorrhizní vztah, tak i pomocí fotosyntézy (Dearnaley et al., 2012; Rasmussen & Rasmussen, 2009).



Obrázek 5.2 Botanická ilustrace semen orchidejí. Zdroj: „Beiträge zur Morphologie und Biologie der Familie der Orchideen“, Beer, 1863

Bez ohledu na životní formu a způsob získávání uhlíku produkují orchideje velké množství lehkých semen bez endospermu, což jim umožňuje snadné šíření i do vzdálenějšího okolí, a to převážně větrem (obrázek 5.2) (Arditti & Ghani, 2000).

Kvůli absenci endospermu neobsahují semena orchidejí dostatečné množství zásob pro úspěšné klíčení. Proto jsou tato semena závislá na přítomnosti symbiotické houby, z níž čerpají živiny. Po klíčení ze semena se vytvoří tzv. protokorm – podzemní a heterotrofní semenáček orchideje, který neobsahuje chlorofyl a pro vývoj do stadia dospělé rostliny je rovněž závislý na přítomnosti symbionta (Dearnaley et al., 2012).

6. Specifika modelování orchidejí

Při sběru biologických dat u některých druhů orchidejí může představovat problém detektabilita jedinců: malé rozměry rostliny (například většina druhů z rodu *Lepanthes*) či kryptické druhy.

Hlavním cílem při vytvoření HSM je stanovení faktorů ovlivňujících prostorový výskyt a hojnost studovaného druhu. Sestavený model by měl odrážet realizovanou ekologickou niku druhu (Guisan & Zimmermann, 2000). K sestavení modelu je nutno správně vybrat vstupní proměnné, odrážející environmentální podmínky prostředí. Avšak při modelování se vliv jednotlivých proměnných na různých škálách liší (Diez & Pulliam, 2007). Například: při modelování ve větší škále vysvětlují rozšíření rostlin spíše klimatické proměnné; při modelování ve menších škálách je dostupnost vhodného stanoviště určována spíše vlastnostmi půdy a biotickými interakcemi (Wang et al., 2015).

Výběr prostorové škály a vstupních proměnných závisí především na cíli modelování (Gogol-Prokurat, 2011). Předpověď založená na kombinaci několika proměnných týkajících se různých vlastností prostředí poskytuje přesnější výsledky než předpověď založená na souboru proměnných jednoho typu (například vlastnosti půdy či typ pozemní vegetace). Platí to i pro modelování edafických endemitů, které jsou vázány na typ půdy. Zahrnutí různorodých vstupních proměnných do modelu je velmi důležité při modelování druhů značně závislých na biotických interakcích s opylovači a mykorrhizními symbionty (Wang et al., 2015), stejně tak jako při modelování epifytů. Proto při modelování epifytů je vhodné nezanedbávat environmentální proměnné týkající se vlastností půdy. Navíc tyto proměnné mohou ovlivňovat jak přítomnost symbiotické houby, bez které většina druhů nevyklíčí, tak dřeviny, na kterých epifyty rostou. HSM se využívá pro zkoumání vztahu mezi epifytem a rostlinou, kterou obývá a jejich agregovanou prostorovým rozšířením (Hirata et al., 2009). Při modelování epifytů je tedy využití HSM často zaměřeno na zkoumání vlivu klimatických změn, protože epifyty jsou náchylné ke změnám klimatu a lze je považovat za indikátorové druhy klimatických změn (Hsu et al., 2012).

Při výběru vstupních proměnných může dojít k situaci, kdy pravděpodobnost výskytu bude záviset na několika environmentálních proměnných. To bude představovat problém v případě multikolinearity či vzájemné závislosti mezi těmito proměnnými. Například při

vytvoření modelu zjistíme, že výskyt druhu závisí na nadmořské výšce, teplotě a vlhkosti. Rostlina nereaguje přímo na změnu nadmořské výšky, ale reaguje na změnu teploty a vlhkosti (Pearson, 2010). Nicméně existuje závislost mezi těmito proměnnými; teplota a vlhkost jsou pozitivně korelovány a mění se tedy podobně v závislosti na nadmořské výšce, což je příkladem kolinearity mezi proměnnými. V takovém případě je nutno vybrat signifikantní proměnné, které přímo ovlivňují výskyt druhů a odstranit proměnné, které jsou s nimi kolineární. Když vybíráme mezi nadmořskou výškou a teplotou, je to snadné: výskyt druhu primárně ovlivňuje teplota, nikoli nadmořská výška, ale v případě složitějších závislostí vyžaduje podobné řešení podrobné znalosti ekologických nároků druhů.

Některé orchideje jsou adaptovány na několik málo druhů opylovačů, a to kvůli tzv. šálivé strategii opylování. Ta spočívá například v tom, že orchidej produkuje látky lákající samce létajícího hmyzu, který se snaží kopulovat s květem, čímž dochází ke kontaktu pollinií a stigmat (Menz et al., 2015; Waterman & Bidartondo, 2008). Podobné biotické interakce výrazně komplikují modelování vhodných stanovišť pro tyto druhy orchidejí. Výskyt opylovače, na nějž je vázána pohlavní reprodukce druhu, je rovněž specifickým faktorem, limitujícím vhodné stanoviště pro orchideje. Tento faktor je obzvlášť důležitý pro prediktivní modelování druhů úzce specifikovaných na opylovače, což je většina šálivých druhů. Reiter et al. (2017) zkoumali problematiku reintrodukce druhu orchideje *Caladenia hastata*, který je opylován jen druhem *Lestricothynnus hastata*. Výskyt tohoto druhu byl zahrnut do navrhování míst, vhodných k reintrodukci orchideje.

Většina orchidejí produkuje velké množství semen, adaptovaných k šíření větrem (Arditti & Ghani, 2000). Jejich schopnost šíření a prostorové omezení šíření je předmětem výzkumu mnoha studií (Hemrová et al., 2019), a to z toho důvodu, že i když orchideje produkují dobře šířitelná semena, jejich výskyt bývá často agregovaný, což je obecně spojováno s limitací vhodného stanoviště (Swarts & Dixon, 2009). Kromě schopnosti šíření semen se zkoumá i pravděpodobnost a podmínky klíčení v závislosti na vzdálenosti od mateřské rostliny. Diez (2007) zjistil, že u druhu *Goodyera pubescens* je úspěšnost klíčení ve vzdálenosti více než 1 m od dospělé rostliny závislá na vlhkosti půdy, pH a podílu organické složky v půdě. U některých druhů jsou úspěšně vyklíčené semenáčky agregovány v blízkosti mateřské rostliny (McCormick & Jacquemyn, 2014). Pro druhy s podobně rozloženou pravděpodobností klíčení to může znamenat, že při vytvoření HSM do modelu budou zahrnuty jak lokality vhodné pro přežití dospělých jedinců, tak lokality vhodné pro klíčení.

Protože bez přítomnosti houby nejsou semena většiny druhů schopná vyklíčit a následně růst, je přítomnost houby důležitým faktorem, ovlivňujícím výskyt orchidejí. Avšak tento biotický faktor, který by teoreticky měl významně ovlivňovat výskyt orchidejí, nebyl

zahrnut do modelování pro vytvoření předpovědi vhodných stanovišť. Proto bych probrala podrobněji důležitost tohoto specifického biotického faktoru pro modelování orchidejí.

6.1. Omezení zahrnutí výskytu mykorhizních hub do modelování

Při výzkumu prostorového rozmístění orchidejí byla věnována velká pozornost jejich specifickému životnímu cyklu, mnoho studií se soustředilo na zjišťování faktorů ovlivňujících výběr symbiotické houby, druhovou specifitu vztahu, ustanovení mykorhizního vztahu, úspěšnost klíčení atd.

Při sestavování prediktivního modelu vhodnosti stanoviště není výskyt symbiotické houby zahrnován do modelu (Tsiftsis, Tsiripidis, & Trigas, 2011; Wan Wang Han, & Yu, 2014), protože není snadné zahrnout do modelu prostorový výskyt houby jako environmentální proměnnou kvůli řadě omezení.

6.1.1. Vliv specifity mykorhizního vztahu na rozšíření orchidejí

Orchideje vstupují do mykorhizního vztahu s houbami a jsou různě specifikovány vůči tomuto vztahu. Bylo stanoveno, že existují jak druhy orchidejí schopné navázat symbiotický vztah s mnoha různými druhy hub, občas i najednou (Jacquemyn et al., 2010), tak i úzce specializované druhy (Phillips et al., 2011). Hlavním cílem studií zaměřených na výzkum mykorhizního vztahu bylo stanovit vliv specifity mykorhizního vztahu na prostorové rozšíření orchidejí. Jedním z teoretických předpokladů je to, že méně specializovaný druh bude více rozšířen díky větší dostupnosti symbiontů a tím i větší šanci úspěšně ustanovit symbiotický vztah; naopak úzce specializovaný druh by měl být vzácný a méně rozšířený v důsledku omezeného výskytu symbionta. Avšak výsledky zkoumání tohoto předpokladu se mezi sebou liší.

Ve studii Jacquemyn et al., 2010 bylo stanoveno, že pět druhů z rodu *Orchis* jsou široce rozšířené a není ohledně mykorhizy úzce specializováno a jsou silnými generalisty; dokonce jedna rostlina může vytvořit mykorhizní vztah s několika houbami najednou. Swarts et al., (2010) zkoumali vysoce specifický druh *Caladenia huegelii* a stanovili, že vzácnost druhu *Caladenia huegelii* je následkem vysoké specifity její mykorhizního vztahu. Výsledky těchto výzkumů potvrzují předpoklad, že vysoká specifita mykorhizního vztahu limituje rozšířenost druhů. Phillips et al., 2011 se zaměřili taktéž na vysoce specifické druhy orchidejí z rodu *Drakaea*, avšak nenalezli důkaz toho, že vzácnost těchto druhů je následkem vysoce specifických mykorhizních vztahů. Podobně Pandey et al., 2013 zjistili, že omezený výskyt orchidejí *Piperia yadonii* (endemit v malé oblasti v Kalifornii) nesouvisí se specificitou mykorhizního vztahu. Různé výsledky těchto studií neumožňují jednoznačně usuzovat na vliv specifity mykorhizního vztahu na prostorové rozšíření všech druhů orchidejí. Vzniká tak otázka, jestli je účelné zahrnovat výskyt symbiotických hub do modelování vhodného

stanoviště pro druhy orchidejí, u kterých nebyl předem stanoven vliv tohoto faktoru na jejich prostorové rozšíření.

Většina studií je zaměřena jen na stanovení úspěšnosti klíčení a nesleduje další vývoj protokormu. Lokalita, kde bylo zaznamenáno úspěšné vytvoření protokormu nemůže být jen na základě toho hodnocena jako „vhodné stanoviště“. Může to být jen dočasně vhodné stanoviště, s vhodnými podmínkami pro klíčení, ale nevhodnými pro přežití dospělců. Proto výsledky mapování klíčení z podobných studií nemohou být přímo využity pro HSM bez dalších výzkumů růstu protokormu a vývoje do stavu dospělé rostliny.

6.1.2. Sběr dat o výskytu houby

Stanovení přítomnosti houby a identifikace hub tvořících mykorhizu je náročné: obvykle je informace o přítomnosti symbiotických hub pro orchideje získávána v terénu odběrem vzorků na studované lokalitě a následnou identifikací přítomných druhů hub ve vzorcích, ze kterých se vybírají houby vhodné pro symbiotické klíčení. Do modelování je nutno zahrnout všechny možné symbionty studovaného druhu a určit podmínky, za nichž se uskutečňuje symbiotický vztah. Podobný výzkum vyžaduje testování vlivu různých symbiontů na klíčení a růst studovaného druhu, a také dobré pochopení faktorů určujících symbiotický vztah mezi semenem a houbou. Vytvoření environmentální proměnné s dobrým rozlišením a pokrývající velkou plochu na základě odběru dat ze vzorků významně omezuje využití výskytu mykorhizy při sestavení modelu.

6.1.3. Multikolinearita

Výskyt symbiotické houby je také ovlivněn abiotickými faktory jako například vlhkost půdy, podíl organické složky a pH. Stanovení abiotických faktorů působících na výskyt houby umožní zahrnout do modelování výskyt houby nepřímo, přes podobné proměnné (Phillips et al., 2011). Závislost výskytu symbionta na abiotických podmínkách prostředí významně omezuje využití prostorového výskytu houby pro sestavení HSM. Při vytvoření HSM na základě proměnné odrážející výskyt symbionta a jiných abiotických proměnných může dojít k multikolinearitě mezi proměnnými, a to kvůli působení abiotických proměnných na proměnnou odrážející výskyt houby. V takovémto případě, jak bylo zmíněno dříve, je nutno vybrat signifikantní proměnnou, která může mít na výskyt rostliny vliv z biologického hlediska a odstranit jiné proměnné na ní závislé. Při modelování prostorového výskytu orchidejí bude podobné řešení velice komplikované: není jasné, které proměnné nepřímo ovlivňují výskyt druhu.

Využití prostorového výskytu symbiotických hub jako environmentální proměnné by mohlo přispět k lepšímu pochopení a podrobnějšímu výzkumu faktorů, které ovlivňují prostorový výskyt orchidejí. Další výzkumy v tomto směru by mohly být zaměřeny na

získávání dat, představujících mapu výskytu jednotlivých druhů mykorrhizních hub orchidejí ve vysokém rozlišení pro velké oblasti a zkoumání vlivu mykorrhizních hub na růst a vývoj protokormu.

Nicméně stanovení přítomností symbiotické houby je vhodné při hledání nových lokalit pro reintrodukce druhů či při nalézání míst vhodných pro zachránění ohrožených druhů. Podobné lokality mohou být nalezeny pomocí HSM, založených na jiných environmentálních proměnných (Wan et al., 2014).

7. Modelování výskytu vzácných a ohrožených druhů

Využití HSM pro modelování vzácných a ohrožených druhů je velkým přínosem pro ochranu těchto druhů. Predikční modely umožňují jak najít nové lokality vhodné pro výskyt těchto druhů, tak rovněž detailněji prozkoumat jejich ekologické nároky a najít příčiny vzácnosti jejich výskytu. Modely vhodnosti stanoviště mohou být využity pro plánování managementu již chráněných lokalit a také pro hodnocení úspěšnosti běžné ochrany druhů. Jsou vhodné zejména při odpovědi na otázky: „Jsou oblasti, vhodné pro výskyt vzácného druhu, chráněné? Existují další lokality, které jsou vhodné pro přežití druhu? V jaké míře je již chráněná oblast vhodná pro přežití druhu?“.

Složitost ekologických specializací orchidejí je činí vhodnými modelovými druhy pro vývoj a testování ochranných strategií. Jsou bioindikátory zdraví ekosystému a rychle reagují na jeho změnu, proto mohou být nástroji ke zkoumání efektivnosti ochranných strategií (Swarts & Dixon, 2009). Orchideje jsou ohroženy především v důsledku lidské činnosti: rozvoj měst a zemědělství, pastva hospodářských zvířat, sběr rostlin pro zahradnictví a do herbářů. Mezinárodní smlouvy jako CITES chrání ohrožené druhy a zabraňují nekontrolovanému sběru volně žijících rostlin, avšak jejich nelegální sběr přesto setrvává, čímž často způsobuje ztrátu stanoviště, zejména v oblastech s vysokou biodiverzitou. Ztráty v populacích a diverzitě orchidejí jsou také často výsledkem fragmentace stanoviště a poklesu počtu opylovačů (Swarts & Dixon, 2009). Nedostatek dat o výskytu druhů způsobuje problémy při plánování ochrany druhů, HSM jsou schopné řešit tento problém a jsou vhodné pro soustředění budoucích výzkumů na oblasti s vysokou pravděpodobností výskytu studovaného druhu (Guisan et al., 2006).

7.1. Stanovení lokalit pro ochranu druhů

Wang et al., 2015 vytvořili model vhodnosti stanoviště, pro podporu účinnější ochrany *Spiranthes parksii*. *S. parksii* je endemický ohrožený druh orchideje, kterou je náročné detekovat kvůli nepravidelnému výskytu. Také lokality, kde se nacházejí populace, jsou převážně soukromé pozemky, a jsou proto nedostupné pro výzkumníky. Model vhodnosti

stanoviště byl využit hlavně pro identifikaci faktorů ovlivňujících rozšíření druhu, následné porovnání vlivu každého faktoru, a předpovědi vhodného stanoviště. To může být využito pro orientaci budoucích výzkumů na oblasti s vysokou pravděpodobností výskytu jedinců a pro výběr chráněných oblastí. Tento model může být využit nejen pro budoucí výzkumy *S. parskii*, ale i pro jiné málo rozšířené druhy (Wang et al., 2015), což umožňuje využívat orchideje pro testování metod modelování druhů.

Vymezení lokality pro ochranu několika druhů jen na základě předpovědi vhodného stanoviště může být obtížné, jednak kvůli nepropojeným výsledkům predikčních map (druhy jsou modelovány zvlášť), jednak kvůli možnému rozptylu vhodných stanovišť a jejich nepřesným hranicím. Proto se pro snazší stanovení lokalit pro ochranu druhů využívá kombinace HSM a jiných algoritmů. Například Tsiftsis et al. (2011) byla využita kombinace Maxent a Zonation. Zonation je algoritmus rozdělující krajinu na zóny a porovnávající jejich potenciál pro záchranu druhů. K tomu je nezbytná pravděpodobnost výskytu druhu, která je vypočítána pomocí HSM. Výsledkem jsou oblasti, které hrají klíčovou roli v biodiverzitě studované krajiny buď tím, že v této oblasti je největší diverzita druhů, nebo je největší pravděpodobnost výskytu jednoho druhu. Kombinace algoritmu Zonation a Maxent umožnila identifikovat nové lokality, které jsou důležité pro záchranu orchidejí, a najít druhy vyžadující cílenou ochranu. Tento výzkum tedy zdůraznil taxony a lokality, kde by měla být soustředěna pozornost na sběr dat o biodiverzitě a stanovení schémat monitoringu vzácných druhů.

7.2. Nalezení lokalit vhodných pro reintrodukce druhů

Při hledání nových lokalit pro reintrodukce druhu orchidejí je nezbytné zahrnout specifický faktor: přítomnost mykorhizní houby na nové lokalitě. Zanedbání tohoto faktoru může přivést k neúspěšným výsledkům (Reiter et al., 2016). Přítomnost symbiotické houby nemůže být přímo zahrnuta do modelu či s jistotou odvozena na základě předpovědi. Kvůli tomu je nutno získat data o její přítomnosti v terénu. Stanovení přítomnosti symbionta může být provedeno pomocí tak zvané „seed baiting“ techniky (Khamchatra et al., 2016), což ve značné míře usnadňuje detekci symbionta – houby se izolují z povrchu již vytvořeného protokormu. Je důležité udělat tento pokus v terénu ze dvou důvodů: 1) kultivací v terénu můžeme stanovit, že environmentální podmínky v této lokalitě umožňují uskutečnění mykorhizního vztahu; 2) výsledky kultivace protokormu v laboratoři se mohou lišit od výsledku kultivace v terénu, například kvůli nemožnosti kultivace některých symbiotických hub in vitro (Batty et al., 2008). Podobné pokusy s klíčením semen orchidejí na vhodném a nevhodném stanovišti jsou užitečné jak pro stanovení nezbytných podmínek pro stanovení mykorhizního vztahu, tak i pro stanovení příčiny absence druhů ve vhodných stanovištích. Při výběru míst vhodných pro reintrodukce musí tedy být zohledněna i o přítomnosti

opylovačů, bez kterých se populace nebude dále schopna pohlavně rozmnožovat (Reiter et al., 2016).

8. Využití HSM pro odhad vlivu klimatických změn

HSM se využívají při odhadu vlivu budoucích klimatických změn na výskyt orchidejí. V tomto směru se pozornost zaměří na již chráněné a vzácné druhy (Wang et al., 2015), na invazní druhy (Kolanowska, 2013), i na epifytické orchideje (Hsu et al., 2012). Při výběru vstupních environmentálních proměnných při modelování klimatických změn je nutné uvažovat o tom, že modely založené jen na klimatických proměnných neposkytují dostatečně přesné výsledky (Austin & Niel, 2011).

Epifyty jsou velice náchylné ke klimatickým změnám, protože se vyskytují na dřevinách a celá rostlina je ve vzdušném prostředí. Při modelování klimatických změn je nutno se zaměřit na mikroklimatické podmínky, spojené s určitým typem lesa, kde se vyskytují epifyty (Hsu et al., 2012). Příkladem využití HSM pro modelování vlivu klimatických změn na 237 epifytických druhů je práce Hsu et al., 2012. Vstupní proměnné týkající se teploty a vlhkosti (sezonalita teploty, střední roční teplota, dostupnost vody) byly odvozeny z klimatických dat měsíčních teplot. Aby se autoři vyhnuli multikolinearitě, byl využit korelační test pro zjištění a odstranění vysoce závislých proměnných. Do modelování byla tedy zahrnuta prostorová limitace rozšíření druhů. Výsledkem modelování bylo vytvoření mapy druhového bohatství epifytů za běžných klimatických podmínek a dvou budoucích scénářů. Modelování klimatických změn umožnilo zjistit, které druhy mohou při klimatických změnách vyhynout, pojmenovat stabilní druhy i to, kolik druhů může vzniknout za nových klimatických podmínek.

9. Závěr

Modelování výskytu druhů je v současné době metodou aktivně využívanou pro výzkum vztahu mezi druhem a environmentálním prostředím v místě jeho výskytu. Modely jsou využívány nejen k vysvětlení tohoto vztahu, ale také k vytvoření předpovědi výskytu druhu za jiných podmínek prostředí či v jiné lokalitě (Elith & Leathwick, 2009). Rostoucí zájem o tuto metodu a její častější využití je dán vývojem nových modelovacích technik a zlepšením jejich predikčních schopností. Tento rozvoj je zapříčiněn přizpůsobením nových modelů pro účely modelování druhů (Guisan & Zimmermann, 2000), rozvinutím nových technik pro sběr biologických (Gillespie et al., 2008) a environmentálních dat, propojením několika modelovacích technik (Keith et al., 2008), dostupností databází se vstupními daty a dostupností modelovacích programů. Nové studie jsou zaměřeny nejen na vylepšení přesnosti předpovědi modelu (Tyre et al., 2003), ale i na porovnání výsledků různých modelovacích metod (Graham et al., 2008; Thuiller et al., 2003).

V rámci své rešerše jsem se zabývala problematikou zisku a využití environmentálních a biologických dat, a na nepřesnosti vyskytující se v různých typech dat. Výsledky jednotlivých modelů se liší i při využití stejných vstupních dat (Elith* et al., 2006). Další výzkumy v tomto směru by mohly být zacíleny na porovnání výsledků jednotlivých modelů pro různé účely modelování.

Hlavním cílem mé práce bylo probrat specifiku modelování orchidejí. Využití HSM pro modelování orchidejí může přispět k detailnějšímu výzkumu jejich nároků. Využití této metody je tedy užitečné obzvláště při výzkumu vzácných a špatně detektabilních druhů – pomůže soustředit pozornost na oblasti s největší pravděpodobností jejich výskytu, což ušetří čas a usnadní výzkum podobných druhů. Využití HSM pro modelování orchidejí je zaměřeno především na předpověď vlivu klimatických změn, stanovení a nalezení lokalit pro ochranu druhů a vylepšení ochrannářských metod na základě výsledků modelů. Široce rozšířené druhy, které byly mapovány po dlouhou dobu, mohou být užitečné při výzkumu historických klimatických změn. Takže HSM mohou být využity i ke kontrole a předpovědi rozšíření vysoce invazních druhů orchidejí. Rovněž kosmopolitní druhy s velkým počtem záznamů o výskytu poskytují možnost porovnávat výsledky různých modelovacích metod při modelování v různých prostorových škálách, což může přispět k vývoji modelovacích technik.

10. Seznam použitých zkratk

HSM – model vhodnosti stanoviště (anglicky „Habitat suitability modelling“)

GBIF – anglicky „Global Biodiversity Information Facility“

GLM – zobecněný lineární model (anglicky „Generalized linear model“)

GAM – zobecněný aditivní model (anglicky „Generalized additive model“)

iSDM – model distribuce invazních druhů (anglicky „invasive species distribution model“)

CITES – úmluva o mezinárodním obchodu s ohroženými druhy volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin (anglicky Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, zkráceně CITES; jinak známá také jako Washingtonská úmluva)

GIS – geografický informační systém (anglicky Geographic information system)

Seznam literatury

- Araújo, M., & Peterson, A. (2012). Uses and misuses of bioclimatic envelope models. *Ecology*, *93*, 1527–1539.
- Arditti, J., & Ghani, A. K. A. (2000). Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *The New Phytologist*, *145*(3), 367–421.
- Austin, M. P., & Niel, K. P. V. (2011). Improving species distribution models for climate change studies: Variable selection and scale. *Journal of Biogeography*, *38*(1), 1–8.
- Batty, A. L., Dixon, K. W., Brundrett, M. C., & Sivasithamparam, K. (b.r.). Orchid Conservation and Mycorrhizal Associations. *Microorganisms in Plant Conservation and Biodiversity*, 195–226.
- Bazzichetto, M., Malavasi, M., Bartak, V., Acosta, A. T. R., Rocchini, D., & Carranza, M. L. (2018). Plant invasion risk: A quest for invasive species distribution modelling in managing protected areas. *Ecological Indicators*, *95*, 311–319.
- Beck, J., Böller, M., Erhardt, A., & Schwanghart, W. (2014). Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species' geographic distributions. *Ecological Informatics*, *19*, 10–15.
- Beer, J. G. (1863). *Beiträge zur morphologie und biologie der familie der orchideen*. C. Gerold's Sohn,.
- Bidartondo, M. I., & Read, D. J. (2008). Fungal specificity bottlenecks during orchid germination and development. *Molecular Ecology*, *17*(16), 3707–3716.
- Bouyer, J., & Lancelot, R. (2018). Using genetic data to improve species distribution models. *Infection, Genetics and Evolution*, *63*, 292–294.
- Bradley, B. A., Olsson, A. D., Wang, O., Dickson, B. G., Pelech, L., Sesnie, S. E., & Zachmann, L. J. (2012). Species detection vs. habitat suitability: Are we biasing habitat suitability models with remotely sensed data? *Ecological Modelling*, *244*, 57–64.
- Breiner, F. T., Guisan, A., Bergamini, A., & Nobis, M. P. (2015). Overcoming limitations of modelling rare species by using ensembles of small models. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(10), 1210–1218.
- Brotons, L., Thuiller, W., Araújo, M. B., & Hirzel, A. H. (2004). Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, *27*(4), 437–448.
- Buckley, L. B., & Roughgarden, J. (2004). Effects of changes in climate and land use. *Nature*, *430*(6995), 34–34.
- Dearnaley, J. D. W., Martos, F., & Selosse, M.-A. (2012). 12 Orchid Mycorrhizas: Molecular Ecology, Physiology, Evolution and Conservation Aspects. In B. Hock (Ed.), *Fungal Associations* (s. 207–230). Springer.
- Diez, J. M. (2007). Hierarchical patterns of symbiotic orchid germination linked to adult proximity and environmental gradients. *Journal of Ecology*, *95*(1), 159–170.

- Diez, J. M., & Pulliam, H. R. (2007). Hierarchical Analysis of Species Distributions and Abundance Across Environmental Gradients. *Ecology*, *88*(12), 3144–3152.
- Elith*, J., Graham*, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M. M., Peterson, A. T., ... Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, *29*(2), 129–151.
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*(1), 677–697.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists: Statistical explanation of MaxEnt. *Diversity and Distributions*, *17*(1), 43–57.
- Ferrier, S., Drielsma, M., Manion, G., & Watson, G. (2002). Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. II. Community-level modelling. *Biodiversity & Conservation*, *11*(12), 2309–2338.
- Ferrier, S., & Guisan, A. (2006). Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of applied ecology*, *43*(3), 393–404.
- Franklin, J. (2010). *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction*. Cambridge University Press; Cambridge Core.
- GBIF. (b.r.). Získáno 6. leden 2020, z <https://www.gbif.org/>
Orchis macsula GBIF.org (06 January 2020) GBIF Occurrence Download
<https://doi.org/10.15468/dl.ek0cel>
Epipactis helleborine GBIF.org (06 January 2020) GBIF Occurrence Download
<https://doi.org/10.15468/dl.hxi0vz>
- Gillespie, T. W., Foody, G. M., Rocchini, D., Giorgi, A. P., & Saatchi, S. (2008). Measuring and modelling biodiversity from space. *Progress in Physical Geography*, *32*(2), 203–221.
- Gogol-Prokurat, M. (2011). Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model. *Ecological Applications*, *21*(1), 33–47.
- Gotelli, N. J., & Ellison, A. M. (2004). *Primer of ecological statistics*. Sinauer Associates Publishers.
- Graham, C. H., Elith, J., Hijmans, R. J., Guisan, A., Peterson, A. T., & Loiselle, B. A. (2008). The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology*, *45*(1), 239–247.
- Graham, C. H., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C., & Peterson, A. T. (2004). New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in ecology & evolution*, *19*(9), 497–503.
- Graham, M. H. (2003). Confronting Multicollinearity in Ecological Multiple Regression. *Ecology*, *84*(11), 2809–2815.

- Guisan, A., Broennimann, O., Engler, R., Vust, M., Yoccoz, N. G., Lehmann, A., & Zimmermann, N. E. (2006). Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation biology*, 20(2), 501–511.
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2–3), 147–186.
- Hastie, T., Friedman, J., & Tibshirani, R. (2001). Linear Methods for Regression. In T. Hastie, J. Friedman, & R. Tibshirani (Ed.), *The Elements of Statistical Learning: Data Mining, Inference, and Prediction* (s. 41–78). Springer.
- Hemrová, L., Kotlínek, M., Konečná, M., Paulič, R., Jersáková, J., Těšitelová, T., Knappová, J., & Münzbergová, Z. (2019). Identification of drivers of landscape distribution of forest orchids using germination experiment and species distribution models. *Oecologia*, 190(2), 411–423.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978.
- Hijmans, R. J., Garrett, K. A., Huamán, Z., Zhang, D. P., Schreuder, M., & Bonierbale, M. (2000). Assessing the Geographic Representativeness of Genebank Collections: The Case of Bolivian Wild Potatoes. *Conservation Biology*, 14(6), 1755–1765.
- Hirata, A., Kamijo, T., & Saito, S. (2009). Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. In A. G. Van der Valk (Ed.), *Forest Ecology: Recent Advances in Plant Ecology* (s. 247–254). Springer Netherlands.
- Hirzel, A., & Guisan, A. (2002). Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling*, 157(2), 331–341.
- Hirzel, A. H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C., & Guisan, A. (2006). Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological modelling*, 199(2), 142–152.
- Hsu, R. C.-C., Tamis, W. L. M., Raes, N., Snoo, G. R. de, Wolf, J. H. D., Oostermeijer, G., & Lin, S.-H. (2012). Simulating climate change impacts on forests and associated vascular epiphytes in a subtropical island of East Asia. *Diversity and Distributions*, 18(4), 334–347.
- Chase, M. W., Cameron, K. M., Freudenstein, J. V., Pridgeon, A. M., Salazar, G., van den Berg, C., & Schuiteman, A. (2015). An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177(2), 151–174.
- Christenhusz, M. J. M., & Byng, J. W. (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261(3), 201–217.
- Iverson, L. R., & Prasad, A. M. (2001). Potential Changes in Tree Species Richness and Forest Community Types following Climate Change. *Ecosystems*, 4(3), 186–199.
- Jacquemyn, H., Honnay, O., Cammue, B. P. A., Brys, R., & Lievens, B. (2010). Low specificity and nested subset structure characterize mycorrhizal associations in five closely related species of the genus *Orchis*. *Molecular Ecology*, 19(18), 4086–4095.
- Keith, D. A., Akçakaya, H. R., Thuiller, W., Midgley, G. F., Pearson, R. G., Phillips, S. J., Regan, H. M., Araújo, M. B., & Rebelo, T. G. (2008). Predicting extinction risks under

- climate change: Coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters*, 4(5), 560–563.
- Khamchatra, N., Dixon, K., Chayamarit, K., Apisitwanich, S., & Tantiwiwat, S. (2016). Using in situ seed baiting technique to isolate and identify endophytic and mycorrhizal fungi from seeds of a threatened epiphytic orchid, *Dendrobium friedericksianum* Rchb.f. (Orchidaceae). *Agriculture and Natural Resources*, 50(1), 8–13.
- Kolanowska, M. (2013). Niche Conservatism and the Future Potential Range of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *PLOS ONE*, 8(10), e77352.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications*, 10(3), 689–710.
- McCormick, M. K., & Jacquemyn, H. (2014). What constrains the distribution of orchid populations? *New Phytologist*, 202(2), 392–400.
- Menz, M. H. M., Phillips, R. D., Anthony, J. M., Bohman, B., Dixon, K. W., & Peakall, R. (2015). Ecological and genetic evidence for cryptic ecotypes in a rare sexually deceptive orchid, *Drakaea elastica*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177(1), 124–140.
- Olsson, O., & Rogers, D. (2009). Predicting the distribution of a suitable habitat for the white stork in Southern Sweden: Identifying priority areas for reintroduction and habitat restoration. *Animal Conservation*, 12(1), 62–70.
- Pandey, M., Sharma, J., Taylor, D. L., & Yadon, V. L. (2013). A narrowly endemic photosynthetic orchid is non-specific in its mycorrhizal associations. *Molecular Ecology*, 22(8), 2341–2354.
- Pautasso, M., Dehnen-Schmutz, K., Holdenrieder, O., Pietravalle, S., Salama, N., Jeger, M. J., Lange, E., & Hehl-Lange, S. (2010). Plant health and global change—some implications for landscape management. *Biological Reviews*, 85(4), 729–755.
- Pearson, R. (2010). Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. *Lessons in Conservation*, 3.
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361–371.
- Peterson, A. T. (2003). Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4), 419–433.
- Phillips, R. D., Barrett, M. D., Dixon, K. W., & Hopper, S. D. (2011). Do mycorrhizal symbioses cause rarity in orchids? *Journal of Ecology*, 99(3), 858–869.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259.
- Pupulin, F., Bogarín, D., & Jiménez, D. (2009). *NEW SPECIES AND RECORDS IN MESOAMERICAN LEPANTHES*. 10.
- Rasmussen, H. N., & Rasmussen, F. N. (2009). Orchid mycorrhiza: Implications of a mycophagous life style. *Oikos*, 118(3), 334–345.

- Reiter, N., Vlcek, K., O'Brien, N., Gibson, M., Pitts, D., Brown, G. R., Bower, C. C., & Phillips, R. D. (2017). Pollinator rarity limits reintroduction sites in an endangered sexually deceptive orchid (*Caladenia hastata*): Implications for plants with specialized pollination systems. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *184*(1), 122–136.
- Reiter, N., Whitfield, J., Pollard, G., Bedggood, W., Argall, M., Dixon, K., Davis, B., & Swarts, N. (2016). Orchid re-introductions: An evaluation of success and ecological considerations using key comparative studies from Australia. *Plant Ecology*, *217*(1), 81–95.
- Rodríguez, J. P., Brotons, L., Bustamante, J., & Seoane, J. (2007). The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, *13*(3), 243–251.
- Santos, X., Brito, J. C., Caro, J., Abril, A. J., Lorenzo, M., Sillero, N., & Pleguezuelos, J. M. (2009). Habitat suitability, threats and conservation of isolated populations of the smooth snake (*Coronella austriaca*) in the southern Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, *142*(2), 344–352.
- Swarts, N. D., & Dixon, K. W. (2009). Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*, *104*(3), 543–556.
- Swarts, N. D., Sinclair, E. A., Francis, A., & Dixon, K. W. (2010). Ecological specialization in mycorrhizal symbiosis leads to rarity in an endangered orchid. *Molecular Ecology*, *19*(15), 3226–3242.
- Thuiller, W. (2007). Biodiversity: Climate change and the ecologist. *Nature*, *448*, 550–552.
- Thuiller, W., Araújo, M. B., & Lavorel, S. (2003). Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science*, *14*(5), 669–680.
- Tsiftsis, S., Tsiripidis, I., & Trigas, P. (2011). Identifying important areas for orchid conservation in Crete. *European Journal of Environmental Sciences*, *1*(2).
- Tyre, A. J., Tenhumberg, B., Field, S. A., Niejalke, D., Parris, K., & Possingham, H. P. (2003). Improving Precision and Reducing Bias in Biological Surveys: Estimating False-Negative Error Rates. *Ecological Applications*, *13*(6), 1790–1801.
- Wan, J., Wang, C., Han, S., & Yu, J. (2014). Planning the priority protected areas of endangered orchid species in northeastern China. *Biodiversity and Conservation*, *23*(6), 1395–1409.
- Wang, H.-H., Wonkka, C. L., Treglia, M. L., Grant, W. E., Smeins, F. E., & Rogers, W. E. (2015). Species distribution modelling for conservation of an endangered endemic orchid. *AoB Plants*, *7*.
- Waterman, R. J., & Bidartondo, M. I. (2008). Deception above, deception below: Linking pollination and mycorrhizal biology of orchids. *Journal of Experimental Botany*, *59*(5), 1085–1096.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N. M., ... Svenning, J.-C. (2013). The role of biotic interactions in shaping

distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88(1), 15–30.

Yee, T. W., & Mitchell, N. D. (1991). Generalized additive models in plant ecology. *Journal of vegetation science*, 2(5), 587–602.