

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Martina Procházková

Modelování výskytu mechorostů

Bryophytes distribution modelling

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: Mgr. Matěj Man

Praha, 2017

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, 15. 5. 2017

Martina Procházková

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala především Mgr. Matěji Manovi za odborné vedení a rady a RNDr. Zdeňku Soldánovi, CSc. za konzultace a připomínky k mé bakalářské práci. Dále bych chtěla poděkovat své rodině a všem, kteří mě při zpracování bakalářské práce podporovali.

Abstrakt:

Předmětem této bakalářské práce je shrnutí poznatků o využití modelování výskytu druhů (Species Distribution Modelling) v botanice se zaměřením na mechorosty. Modelování výskytu druhů je metodou využívanou k objasnění vztahu mezi výskytem druhu a environmentálními podmínkami jeho stanoviště. Modelování výskytu druhů skýtá u mechorostů na rozdíl od cévnatých rostlin ještě nevyčerpaný potenciál. Výskyt mechorostů je ovlivněn charakterem jejich šíření a specifickými ekologickými vlastnostmi. Významným faktorem je úzká vazba mechorostů na mikroklimatické podmínky jejich stanovišť. Tato vazba se studuje, chybí ale její zahrnutí do procesu modelování spojené se získáním a použitím dat ve vhodném měřítku.

V současné době vzrůstá zájem o využití modelování výskytu druhů u mechorostů. V rámci Evropy byla tato metoda využita v několika pracích zejména v oblasti Pyrenejského poloostrova, Itálie a severní Evropy. Celosvětově je pak na využití modelování výskytu mechorostů zaměřeno cca 25 odborných článků. Modelování výskytu mechorostů lze použít pro modelování jejich ekologické niky, v biogeografii i k predikci jejich výskytu za budoucího klimatu. Významnou oblastí je také využití této metody k ochraně mechorostů. Modely výskytu mechorostů mohou úspěšně predikovat potenciální výskyt vzácných nebo ohrožených druhů mechorostů a sloužit ke zpřesnění znalostí o jejich ekologii, míře ohrožení a k vytipování nových lokalit výskytu těchto druhů.

Klíčová slova: mechorosty, model, rozšíření, predikce, ekologická nika

Abstract:

The aim of this bachelor thesis is to summarize recent knowledge about Species Distribution Modelling in botany, focusing on bryophytes. Species Distribution Modelling is used to explain the relationship between species occurrences and environmental conditions of their habitats. This method has unused potential in bryophytes compared to vascular plants. The distribution of bryophytes is influenced by their dispersal and ecological characteristics. The most important factor is a close association between bryophytes and microclimatic conditions of their habitats. This association is studied, but is not yet incorporated in the modelling process along with using data in an appropriate scale.

Currently there is an increased interest in bryophytes distribution modelling. In Europe, there are some studies using this method for bryophytes mainly in Iberian Peninsula, Italy and northern Europe. There are approximately 25 articles focused on bryophytes distribution modelling worldwide. This method can be used for ecological niche modelling, in biogeography and for prediction of distribution in future climate. The use of bryophytes distribution modelling for their conservation is also significant. Bryophytes distribution models can successfully predict potential distribution of rare or endangered species and can be used to gain more precise knowledge about their ecology, to assess the threats and to predict new occurrence localities.

Key words: bryophytes, species distribution modelling, prediction, ecological niche

OBSAH:

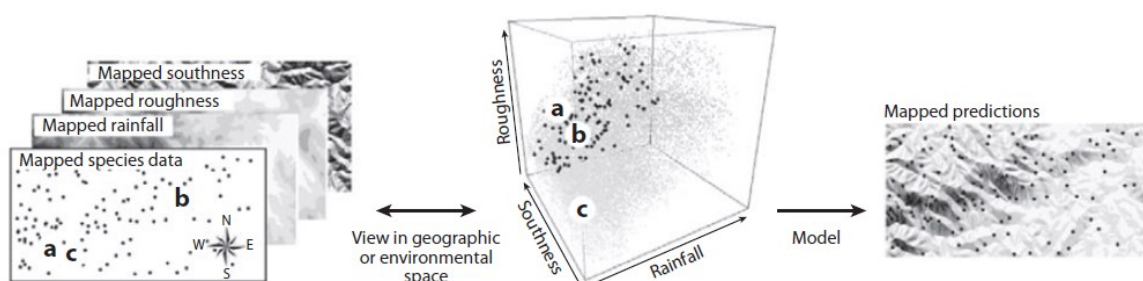
1. ÚVOD	1
2. MODELOVÁNÍ VÝSKYTU DRUHŮ	1
3. POSTUP PŘI MODELOVÁNÍ VÝSKYTU DRUHŮ – KONCEPTUÁLNÍ ČÁST	6
3.1 Ekologická východiska modelování výskytu druhů	7
3.2 Data pro modelování výskytu druhů	8
3.2.1 Biologická data	8
3.2.2 Environmentální data	10
4. POSTUP PŘI MODELOVÁNÍ VÝSKYTU DRUHŮ – STATISTICKÁ ČÁST	11
4.1 Lineární regresní modely	11
4.2 MaxEnt	11
4.3 Umělé neuronové sítě	12
5. VYUŽITÍ A APLIKACE MODELOVÁNÍ VÝSKYTU DRUHŮ	13
5.1 Ochrana přírody a hodnocení biodiverzity	14
5.2 Modelování rozšíření invazivních druhů a jejich potenciálního šíření	15
5.3 Ekologická obnova, reintrodukce a hrozba extinkce druhů	16
5.4 Klimatická změna a predikce rozšíření druhů za budoucího klimatu	17
5.5 Další aplikace modelování výskytu druhů	18
6. MODELOVÁNÍ VÝSKYTU MECHOROSTŮ A LIŠEJNÍKŮ	18
6.1 Vlastnosti mechorostů a lišejníků	18
6.2 Specifika modelování výskytu mechorostů a lišejníků	20
6.3 Modelování ekologické niky	21
6.4 Modelování výskytu vzácných druhů	22
6.5 Modelování biogeografie a výskytu za změny klimatu	24
7. ZÁVĚR	25
8. LITERATURA	27
9. PŘEHLED POUŽITÝCH ZKRATEK	34

SEZNAM OBRÁZKŮ:

Obrázek 1: Postup při modelování výskytu druhů.	1
Obrázek 2: Porovnání velikosti rozlišení používaného v publikovaných modelech výskytu druhů s velikostí živočichů a rostlin, jejichž výskyt byl modelován.	3
Obrázek 3: Porovnání výstupů modelování výskytu virtuálního druhu za použití presence-absence dat (PA) nebo presence-background dat (PB) s reálnou situací.	6
Obrázek 4: Grafické znázornění principu metody MaxEnt.	12
Obrázek 5: Příklad modelování šíření invazivních druhů.	16
Obrázek 6: Příklad modelování ekologické niky mechorostů.	22
Obrázek 7: Příklad modelování výskytu vzácného druhu mechorostu.	24

1. ÚVOD

Modelování výskytu druhů – Species Distribution Modelling (SDM) představuje v současné době hojně využívanou, rozvíjející se a perspektivní metodu pro objasnění vztahu mezi výskytem druhů a environmentálními podmínkami jejich stanovišť. Výstupy modelování mohou dále sloužit k predikci potenciálního výskytu druhů mimo území jejich současného rozšíření a jsou využívány v ekologii, biogeografii a dalších oblastech. Modelování výskytu druhů je používáno pro široké spektrum organismů, některé skupiny jsou ale stále spíše opomíjeny (Elith & Leathwick, 2009). Cílem této práce je shrnout poznatky o využití modelování výskytu druhů především v botanice a zaměřit se na potenciál využití této metody pro mechorosty. Po přihlédnutí k charakteru těchto organismů a specifikům modelování jejich výskytu může tento přístup přispět například k ochraně mechorostů a nalézání nových lokalit vzácných druhů.



Obrázek 1: Postup při modelování výskytu druhů. Data o výskytu druhu a zaznamenané environmentální podmínky, zobrazení těchto dat v mnohorozměrném prostoru a výsledný model predikující výskyt druhu. Podle (Elith & Leathwick, 2009).

2. MODELOVÁNÍ VÝSKYTU DRUHŮ

Modelování výskytu druhů (Species Distribution Modelling, SDM) se využívá především k vysvětlení vztahu mezi výskytem různých druhů organismů a environmentálními podmínkami jejich ekologické niky. Na základě toho lze dále predikovat potenciální místa výskytu organismů, absolutní či relativní pravděpodobnost jejich výskytu v čase, ale i posuzovat vhodnost jednotlivých stanovišť. Důležitými faktory ovlivňujícími výskyt druhů jsou ale i podmínky biotické jako například kompetice, parazitismus, migrační historie a další. Výstupy modelování výskytu druhů jsou tedy zdrojem důležitých a dále využitelných informací. V posledních letech dochází k neustálému rozvoji různých modelovacích metod, ať už se jedná o zavedení nových nebo vylepšení již používaných. Využívají se nejen statistické metody a informační technologie, ale i Geografický informační systém (GIS) nebo dálkový průzkum Země. Přínosný je také rozvoj digitálních databází záznamů o výskytu druhů (v ČR nově například Plant Diversity Analysis and

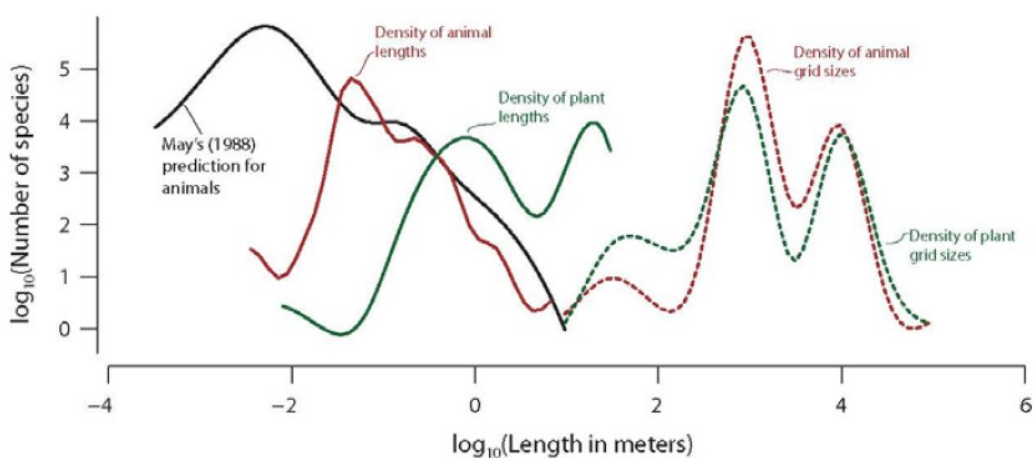
Synthesis Centre PLADIAS). Díky tomu je modelování výskytu druhů oblastí, která v posledních desetiletích zaznamenala velký rozvoj (Franklin & Miller, 2009).

Hlavní ekologickou teorií, ze které modelování výskytu druhů vychází je koncept nikové teorie. Nikový koncept říká, že je možné najít a popsat optimální podmínky pro výskyt daného druhu. Biologický druh by se tedy teoreticky mohl vyskytovat všude tam, kde jsou pro něj příhodné podmínky (Austin, 1985). Principem modelování výskytu druhů je extrapolace získaných dat o výskytu druhů v čase nebo prostoru na základě matematického modelu. Základem je tedy získání dat o výskytu druhů a výběr vhodných environmentálních proměnných, které určují charakter daného stanoviště a tím ovlivňují výskyt daného druhu na tomto místě. Na základě toho lze pomocí modelu určit druhovou niku a posoudit vhodnost konkrétního stanoviště pro daný druh (Franklin & Miller, 2009). Pokud jsou tedy k dispozici spolehlivá data o výskytu druhů, environmentální proměnné jsou dobře zvoleny a analýza probíhá na základě vhodně zvoleného matematického modelu, výsledkem mohou být poměrně spolehlivé mapy pravděpodobného rozšíření druhu (Elith & Leathwick, 2009).

Otázkou ale je, zda vždy dochází k naplnění předpokladů, na kterých jsou obvykle modely výskytu druhů založeny. Tedy zda jsou environmentální podmínky hlavním faktorem ovlivňujícím výskyt druhů a zda jsou dané druhy s těmito podmínkami v rovnováze nebo se rovnováze blíží (Latimer et al., 2006). Vliv na výskyt druhů mohou mít i změny environmentálního prostředí způsobené změnou klimatu nebo vlivem lidské činnosti, mikroevoluce a šíření organismů v rámci krajiny (Peterson, 2003). Modely výskytu druhů mohou popisovat jak druhovou niku, tak i vhodnost daného stanoviště pro vybraný druh. Můžeme se tedy setkat i s označením „modely druhové niky“ („species niche models“), „modely ekologické niky“ („ecological niche models“), „modely založené na teorii niky“ („niche-theory model“), jejichž primárním cílem je stanovit potenciální nebo realizovanou druhovou niku (Rotenberry, Preston & Knick, 2006). Dalším možným označením je „model vhodnosti stanoviště“ („habitat suitability model“) (Hirzel et al., 2006).

Modelování výskytu druhů vychází z tradičních ekologických konceptů a teorií, ale využívá také zmíněných pokroků v oblasti statistiky a informačních technologií. Ekologické kořeny mapování výskytu druhů lze nalézt v raných studiích zkoumajících rozmístění organismů v souvislosti s geografickými nebo environmentálními podmínkami - například Grinnell (Grinnell, 1904) a také zdůrazňujícími úzký vztah mezi daným druhem a prostředím, ve kterém žije – například Whittaker (Whittaker, 1956). Na základě toho se zájem přesunul na mapování výskytu konkrétních druhů spíše než společenstev. V oblasti statistiky byl zásadní rozvoj nových

regresních metod. Zpočátku se používala především lineární regrese, v 70. a 80. letech 20. století se začaly využívat generalizované lineární modely a umožnily další zpřesnění modelování výskytu druhů – například v pracích Austina (Austin, 1985). Přínosným byl také metodologický rozvoj ve fyzické geografii, který umožnil přístup k novým datům a informačním systémům. K rozvoji modelování výskytu druhů také přispěl dálkový průzkum Země, digitální modely zemského povrchu a interpolace klimatických parametrů (Elith & Leathwick, 2009). Důležitá je také současná snaha získávat data o výskytu druhů a environmentální data v jemnějších měřítkách. Dosavadní modelování pravděpodobnosti výskytu druhů probíhá spíše na datech větší prostorové škály v porovnání s velikostí organismu, velikostí jeho niky nebo teritoria (Potter et al., 2013).



Obrázek 2: Porovnání velikosti rozlišení používaného v publikovaných modelech výskytu druhů s velikostí živočichů a rostlin, jejichž výskyt byl modelován. Podle (Potter et al., 2013).

Prvním krokem při modelování výskytu druhů je stanovení celkového konceptu. Zde je nutné mimo jiné přihlídnout k typu organismu, jehož výskyt budeme modelovat. Důležitý je také návrh způsobu sběru dat o výskytu druhů a výběr environmentálních prediktorů. Těch může být více a předpokládá se, že během modelování dojde k vymezení těch zásadních nebo jsou použity jen ty, které jsou považovány za nejvíce relevantní pro vybraný druh (Elith & Leathwick, 2009).

Dalším krokem při modelování je získání a příprava dat, tedy dat environmentálních a biologických. Při sběru biologických dat (výskyt druhů) je rozhodující stanovení odpovídajícího časového, a především prostorového měřítka. Prostorové měřítko zohledňuje velikost jednotlivých oblastí, na kterých je výskyt druhů zaznamenáván (angl. grain), bodový výskyt, výskyt organismů ve čtvercové síti jednotek či desítek metrů a podobně. Důležitá je také celková rozloha studované oblasti, tedy oblasti, kde při modelování dochází k extrapolaci dat (angl. extent). Na základě charakteru biologických dat lze rozlišit takzvaná „presence-absence“ a „presence-only“ data.

„Presence-only“ data na rozdíl od „presence-absence“ dat informují pouze o místech výskytu druhu a neudávají, kde se daný druh nevyskytuje. Tato data se používají především při mapování ve velkých prostorových škálách a jsou s nimi spojené specializované modelovací metody a další specifika. Data o výskytu organismů ale není vždy nutné získávat přímo v terénu, v mnohých studiích se naopak čerpá z již dříve vytvořených map rozšíření druhů často uspořádaných do atlasů (Franklin & Miller, 2009). Další možností je získat data z přesně lokalizovaných herbářových položek, které jsou součástí přírodovědných sbírek. Právě pro tyto údaje je typická datová struktura „presence-only“ tedy v případech literárních, herbářových a databázových excerpcí (Graham et al., 2004).

Statistická část modelování zahrnuje matematickou formulaci modelu, kalibraci modelu a jeho hodnocení (Guisan & Zimmermann, 2000). Formulace modelu spočívá ve výběru vhodné výpočetní metody pro daná data. Jak jsem již zmínila, v posledních desetiletích dochází k neustálému rozvoji různých statistických a výpočetních metod. Mezi základní používané statistické metody patří lineární regresní modely, generalizované lineární modely (GLM), generalizované aditivní modely (GLM), multivariační adaptivní regresní křivky (MARS), multivariační a Bayesovské statistické metody. Dalšími metodami jsou takzvané „machine learning“ metody. Mezi ně patří například metody založené na rozhodovacím stromě (decision tree-based methods), umělé neuronové sítě (artificial neural networks), genetický algoritmus (genetic algorithms) a maximální entropie (maximum entropy) (Franklin & Miller, 2009). Kalibrace modelu zahrnuje posouzení faktorů, které mohou ovlivnit správnost modelování (například výběr klíčových prediktorů, zvážení možnosti jejich vzájemného ovlivnění) a zavedení metod, které sníží riziko chyb. K hodnocení modelu a jeho predikce je nyní k dispozici mnoho různých technik. Používají se například k porovnání predikovaných výskytů s pozorovanými (křížová validace, metoda Bootstrap) (Guisan & Thuiller, 2005).

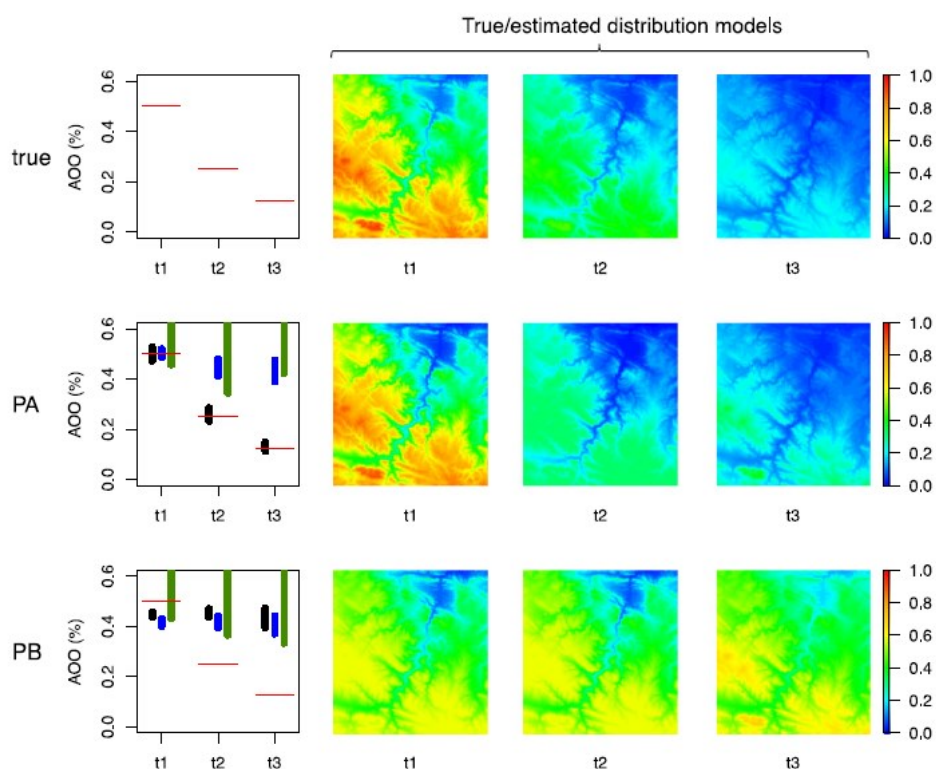
Modelování výskytu druhů se v současnosti používá napříč ekosystémy a u mnoha biologických druhů. Zájem se přesouvá z modelování výskytu suchozemských živočichů a cévnatých rostlin i na další organismy a ekosystémy. Některé jsou ale stále modelovány méně často. Způsob modelování výskytu u různých druhů se samozřejmě liší a přináší s sebou specifika a problémy spojená s charakterem konkrétního druhu organismu. Sesilní a pohyblivé organismy se například liší ve způsobu využívání zdrojů v rámci svého životního prostředí. U sesilních organismů je jednodušší specifikovat jejich životní prostředí a jeho vliv. Pohyblivé organismy naproti tomu mohou využívat širší spektrum zdrojů rozmístěných v rámci krajiny (Elith & Leathwick, 2009).

S mírou mobility daného druhu je kromě definování jeho životního prostředí spojen i výběr vhodného měřítka pro modelování (Guisan & Thuiller, 2005).

Modelování výskytu druhů lze primárně použít k vysvětlení výskytu daného druhu, tedy k porozumění jeho ekologie a vztahu k danému stanovišti. Další možností využití je predikce potenciálního výskytu druhu. Zde můžeme rozlišit dva hlavní přístupy – interpolace a extrapolace. Při interpolaci výskytových dat se predikuje potenciální výskyt v rámci studované oblasti. V tomto případě je důležité nalézt srovnatelné přírodní podmínky jako na místech zaznamenaného výskytu druhu ve stejném čase. Při extrapolaci lze výskyt organismů predikovat na jiná geografická území a s nimi spojené odlišné přírodní podmínky a také pracovat v jiném časovém měřítku. Lze tedy například predikovat výskyt druhu za minulého nebo budoucího klimatu (Elith & Leathwick, 2009).

V současné době se nabízí mnoho možných aplikací modelů výskytu druhů. Mapy přirozeného výskytu druhů a vhodnosti stanovišť skýtají velký potenciál především v oblasti ochrany přírody. Mohou být přínosné pro plánování ochrany druhů, navrhování designu chráněných oblastí a stanovení cílových oblastí pro ochranu konkrétních druhů (Rodríguez et al., 2007). V chráněných oblastech je také potřeba pečlivě plánovat management daného území a lze zde využít predikování vlivu těchto činností na daná stanoviště (Nams, Mowat & Panian, 2006). Další oblasti, kde je možné použít modelování výskytu druhů, je již zmíněná predikce výskytu druhů za změny klimatu a predikce celkového vlivu změny klimatu na biodiverzitu a ekosystémy (Thomas et al., 2004) (Franklin et al., 2013). K tomu dopomohl mimo jiné rozvoj podrobněji zpracovaných scénářů klimatické změny (Guisan & Thuiller, 2005). Aktuální otázkou je také modelování potenciálního výskytu a šíření invazivních druhů organismů (Peterson, 2003) (Peterson, Papes & Kluza, 2003) (Andersen et al., 2004). Dále je také možné využít modelování výskytu druhů při reintrodukcii a ekologické obnově (Carroll et al., 2003), ale i pro predikci rizika vymření a hodnocení životaschopnosti populací (Beissinger & McCullough, 2002). Související oblastí je také modelování dynamiky rostlinných společenstev. Pomocí modelování zde lze odhadnout vlivy antropogenních a přírodních disturbancí na tato společenstva na větších prostorových škálách (Scheller et al., 2008). K dalšímu využití by do budoucna přispěl větší důraz na zahrnutí důležitých ekologických parametrů do modelování (například migračních procesů a biotických interakcí) a také na modelování populační dynamiky (Guisan & Thuiller, 2005). Navzdory současnému širokému spektru využití a neustále se rozvíjejícím statistickým i hodnotícím metodám skýtá modelování výskytu druhů stále jistá rizika, a nelze na ně plně spoléhat. Chyby v procesu modelování způsobené typem dat nebo způsobem jejich sběru tak

mohou způsobit, že se výstupy modelů liší od reálného stavu v přírodních podmínkách. Snaha eliminovat tyto chyby může vést k rozšíření aplikovatelnosti modelů a jejich větší spolehlivosti (Guillera-Arroita et al., 2015). Matematické modelování pravděpodobnosti výskytu druhů přesto nemůže v současné době nahradit terénní výzkum a expertní znalost zkušeného vědce, a to zejména pokud jsou k dispozici jen omezená data. Je tedy chybné, pokud jsou takto výsledky predikčních modelů prezentovány (Fourcade et al., 2013).



Obrázek 3: Porovnání výstupů modelování výskytu virtuálního druhu za použití presence-absence dat (PA) nebo presence-background dat (PB) s reálnou situací. Podle (Guillera-Arroita et al., 2015).

Modelování výskytu druhů se v současné době zaměřuje i na mechorosty. Kromě již zmíněných oblastí se u mechorostů studuje i možnost využití modelování například pro mapování rozložení druhové bohatosti (Hespanhol et al., 2015) nebo k biogeografické regionalizaci bryoflóry určité oblasti (Mateo et al., 2013).

3. POSTUP PŘI MODELOVÁNÍ VÝSKYTU DRUHŮ – KONCEPTUÁLNÍ ČÁST

Modelování výskytu druhů sestává z několika v úvodu zmíněných částí. V následujících kapitolách bych ráda podrobněji popsala jednotlivé fáze vedoucí k vytvoření modelu výskytu druhu a soustředila se na specifika jednotlivých částí modelování. Na tato specifika je důležité

zaměřit pozornost pro získání žádaného výstupu a pro vyvarování se ovlivnění výsledku případnými chybami v procesu modelování.

3.1 Ekologická východiska modelování výskytu druhů

Modelování výskytu druhů nepředstavuje pouze modelování pomocí statistických metod prováděné „od počítače“ bez nutnosti vydávat se do terénu a bez studia ekologických vlastností daného druhu, jak by se mohlo na první pohled zdát. Hlavním východiskem modelování výskytu druhů jsou právě ekologické teorie a poznatky o vztahu mezi určitým druhem organismu a jeho ekologickou nikou. Důležité je tedy vytvořit takzvaný „ekologický model“, který zahrnuje ekologické poznatky a teorie použité nebo testované v rámci modelování a slouží k vyhodnocení a výběru environmentálních podmínek se zásadním vlivem na výskyt vybraného druhu. V mnoha případech je ale ekologická teorie v rámci modelování zanedbávána. Základní ekologickou teorií je teorie niky, ze které vychází další ekologické předpoklady pro modelování výskytu druhů. Ekologická nika může být definována různými způsoby, ale základním pro modelování výskytu druhů je koncept niky podle Hutchinsona (Austin, 2002). V jeho pojetí se jedná o n-dimenzionální nadprostor, kde přírodní podmínky a zdroje představují jednotlivé dimenze. Ekologická nika konkrétního jedince nebo druhu je výsekem tohoto prostoru s podmínkami jemu nejvíce vyhovujícími (Hutchinson, 1957). Zahrnutí ekologické teorie vede k získání robustnějších výsledků s větší schopností vysvětlit výskyt druhu. Hlavními často používanými ekologickými předpoklady při modelování výskytu je rovnováha mezi životním prostředím a danými druhy (tento předpoklad ale není naplněn například u invazivních druhů) nebo předpoklad, že hlavním faktorem ovlivňujícím jejich výskyt jsou právě environmentální podmínky. Dále se testuje, zda je křivka funkční odpovědi druhů na environmentální podmínky nebo gradienty unimodální a symetrická, jak se ve většině případů předpokládá (Austin, 2002). Funkční odpověď druhu ale nemusí být vždy taková. Vlivem extrémních přírodních podmínek nebo mezidruhových interakcí může být křivka neunimodální a zesikmená (Oksanen & Minchin, 2002). Charakter vztahu organismu a environmentálních podmínek je samozřejmě ovlivněn výběrem použitých environmentálních proměnných. Na základě znalostí ekofyziologických a biofyzikálních procesů, které ovlivňují vazbu organismu na prostředí, by měly být zvoleny vhodné proměnné k popisu jejich výskytu (Austin, 2002). Otázkou také je, nakolik je modelování výskytu ovlivněno biotickými interakcemi. Jedná se zejména o kompetici, ale i predaci, symbiózu, parazitismus, opylování, herbivorii a další. Stanovení konceptu modelování závisí také na ekologických a fyziologických vlastnostech konkrétního druhu. To se týká například sesilních a mobilních organismů (odlišné měřítko vlivem potřeby zahrnout všechny habitaty využívané organismy) (Guisan & Thuiller, 2005) nebo specialistů a generalistů (Jiménez-Valverde, Lobo & Hortal, 2008).

Vliv na stanovení konceptu a zahrnutí ekologických teorií má i využití výstupů modelování a jejich aplikace. To se týká především výběru environmentálních proměnných a vhodného měřítka (Austin & Van Niel, 2011).

3.2 Data pro modelování výskytu druhů

Používaný termín „konceptuální model“ (stanovení konceptu) zahrnuje mimo „model ekologický“ i „model datový“ týkající se dat používaných při modelování výskytu druhů (Austin, 2002). Jedná se o data biologická – výskytová data, a data environmentální zaznamenávající přírodní podmínky studované oblasti.

3.2.1 Biologická data

Biologická data mohou být dvojího charakteru. Můžeme použít data z již dříve vytvořených výskytových map, z herbářových položek a přírodních sbírek nebo sbírat výskytová data přímo v terénu. Data z přírodních sbírek (natural history collection data, NHC data) jsou nyní používána pro široké spektrum druhů a zejména pro oblasti, kde jsou současné záznamy o výskytu nedostatečné. Použití těchto dat s sebou ale nese určitá rizika. Tato data mohou obsahovat chybná taxonomická určení druhů (Graham et al., 2004). Dále mohlo dojít ke změnám v taxonomickém označení a pro daný taxon může být použit dřívější název. Sbíraný materiál je ale často stále přístupný a tyto chyby tak mohou být opraveny. Častým případem jsou chyby způsobené nestejným sběrem dat v rámci studované oblasti (dat je často více v blízkosti cest, řek, měst nebo domovů taxonomů). Zavádějící může být i určení místa výskytu daného druhu, to může být určeno velmi přesně nebo naopak velmi obecně. Dalším problémem může být zaměření sběru jen na určité atraktivní oblasti (chráněné oblasti, hotspoty diverzity), které může vést k chybám ve vyhodnocování environmentálních podmínek stanovišť druhů a dále chyby způsobené nestejným časovým rozložením sběru (rozdíly mezi sezónami nebo roky). Taxonomové se také při sběru často zaměřují na větší a „atraktivnější“ skupiny organismů nebo organismy, které je v terénu snazší detekovat. Data pak tedy mohou být nestejně rozložena i mezi taxonomickými skupinami (Newbold, 2010). Výskytová data jsou v současnosti často dostupná i na internetu a dochází k vytváření digitálních databází (například Global Biodiversity Information Facility - GBIF, The World Information Network on Biodiversity – REMIB, v ČR PLADIAS pro cévnaté rostliny) (Graham et al., 2004).

Při sběru výskytových dat v terénu je důležité zaměřit pozornost na řadu faktorů, které by mohly mít vliv na výsledek modelování. Jedná se zejména o návrh způsobu sběru dat a volbu vhodného měřítka časového i prostorového. Při návrhu sběru dat je důležité stanovit optimální velikost a hustotu sběrů (počet sběrů vzhledem k rozloze studované oblasti) (Franklin & Miller, 2009).

Velikostí sběrů rozumíme množství záznamů o výskytu druhů na zkoumané lokalitě (angl. sample size). Velikost sběrů má zásadní vliv na vypovídací schopnost modelu. S nižším počtem výskytových záznamů klesá i spolehlivost modelu (Wisz et al., 2008). Součástí prostorového měřítka je rozloha studované oblasti (angl. extent) a rozlišení sběrových lokalit-velikost jednotlivých oblastí, na kterých je výskyt druhů zaznamenáván (angl. grain). Velikost sběrových lokalit je často malá vzhledem k rozloze oblasti, která je studována. Otázkou také je, zda celková rozloha studované oblasti koresponduje s rozšířením druhu nebo je pouze částí celkové oblasti jeho rozšíření. Časové měřítko se týká frekvence, načasování a délky trvání sběru výskytových dat, které závisí mimo jiné na cíli výzkumu (Franklin & Miller, 2009). Stejně jako u NHC dat i zde může charakter sběru vést k zisku chybných výskytových dat. I v tomto případě jsou data často sbírána nerovnoměrně v rámci studované oblasti a často také oportunisticky. Tyto chyby mohou mít velký vliv zejména pokud kvůli nim nebyly zahrnuty kompletní environmentální podmínky stanovišť vybraného druhu. Výsledkem je chybné zhodnocení vztahu výskytu druhu a environmentálních podmínek jeho stanoviště. Byly zavedeny určité metody snažící se eliminovat vliv těchto chyb, ale zatím nebyl tento problém zcela vyřešen. Dalším problémem může být nedokonalá detekce organismů. Detekce určitého druhu závisí na míře jeho mobility, u velmi mobilních nebo kryptických organismů je často obtížné je v terénu detekovat. Nedokonalá detekce může být ale v některých případech problémem i u sesilných organismů (Guillera-Arroita et al., 2015). Modelování výskytu druhů je často ovlivněno charakterem a ekologickými vlastnostmi daného organismu. Například při modelování pro ochránářské účely se samozřejmě jedná o vzácné organismy, a tedy i data o jejich výskytu jsou často omezená. Dále se předpokládá, že modely výskytu organismů s menšími areály rozšíření a vazbou na užší spektrum environmentálních podmínek jsou často spolehlivější než ty pro druhy s velkými areály rozšíření a velkou tolerancí k environmentálním podmínkám (Hernandez et al., 2006). Vliv může mít i charakter geografického rozšíření druhů (Marmion, Luoto, Heikkinen & Thuiller, 2009). Postup při sběru biologických dat je důležitý také vzhledem k budoucímu účelu modelování (Guillera-Arroita et al., 2015).

Klíčovým faktorem, který ovlivňuje specifika modelování a jeho budoucí využití je rozlišení typu používaných biologických dat na základě toho, jakou informaci obsahují. Jedná se o takzvaná „presence-only“ (někdy označována jako „presence-background“) a „presence-absence“ data. „Presence-only“ data podávají informaci o místech, kde se vybraný druh vyskytuje, ale neinformují o místech, kde tento druh přítomen není. Jedná se o velmi často používaná a u řady druhů často jediná dostupná data (Pearce & Boyce, 2006). Tato data jsou využívána především při modelování výskytu většího počtu druhů na území o velké rozloze (Franklin & Miller, 2009).

NHC data představují ve většině případů právě tento typ dat (Graham et al., 2004). Při použití presence-only dat je důležité použít i takzvaná „background data“. Tato data jsou často označována také jako takzvaná „pseudo-absence“ data, protože není jisté, zda se na těchto místech druh vyskytuje nebo ne. Jedná se o data, která reprezentují šíři dostupných podmínek životního prostředí v modelované oblasti a výskytová data jsou s nimi poté pomocí specializovaných modelovacích technik propojena. Jako background data jsou nejčastěji používána náhodně zvolená místa v rámci studované oblasti. Problém může způsobovat rozdíl mezi presence-only a background daty. Presence-only data jsou totiž často ovlivněna chybami způsobenými nestejným prostorovým rozložením sběru dat, zatímco background data jsou zvolena náhodně (Phillips et al., 2009). Druhý typ dat – presence-absence data naproti tomu rozlišují mezi habitaty, které jsou dostupné a těmi, kde se druh přímo vyskytuje (Franklin & Miller, 2009).

3.2.2 Environmentální data

Environmentální data jsou druhým typem dat potřebným pro modelování výskytu druhů. Zahrnují informace o přírodních podmínkách studované oblasti. I u environmentálních dat je klíčové použití vhodného rozlišení dat (angl. grain), které má vliv na predikční schopnost modelu (Guisan et al., 2007). Problém představuje častý nepoměr mezi použitými environmentálními a biologickými daty. Pro organismy malé velikosti by bylo vhodné používat environmentální data v jemnějším rozlišení. Tento problém se týká především klimatických dat, která jsou vzhledem k jejich charakteru a k technikám jejich získávání dostupná většinou v hrubém rozlišení. Na zmíněné organismy ale nepůsobí klima na takto hrubých škálách, naopak zásadní je vliv mikroklimatických podmínek, které jsou velmi heterogenní a mohou se zásadně lišit od podmínek makroklimatických. Pozornost by se tedy měla zaměřit na získávání těchto dat v jemnějších měřítkách, na rozvoj převodů klimatických dat do jemnějších měřitek a na další metody s tím spojené (Potter et al., 2013). Co se týče typů environmentálních dat základními jsou data ze zmíněných klimatických map, digitálních map terénu, půdních a geologických map. Dále mohou být použity mapy vegetace, záznamy o současné a historické disturbanci, záznamy o rozšíření jiných druhů a krajinné charakteristiky (Franklin & Miller, 2009). Důležitá je volba použitých klimatických charakteristik studovaného území a jejich kombinace s dalšími environmentálními parametry (Bucklin et al., 2015). V současné době dochází k velkému rozvoji technik potřebných k získávání environmentálních dat. Rozvoj Geografického informačního systému (GIS) a zpracovávání digitálních environmentálních vrstev je přínosem pro modelování ekologické niky druhů ve velkých geografických oblastech (Rotenberry et al., 2006).

K modelování na velkých územích slouží i data z dálkového průzkumu Země (DPZ) (Kerr & Ostrovsky, 2003).

4. POSTUP PŘI MODELOVÁNÍ VÝSKYTU DRUHŮ – STATISTICKÁ ČÁST

Biologická a environmentální data popsaná v předchozí kapitole v další fázi modelování slouží k vytvoření matematického modelu, jehož výstupem je mapa potenciální pravděpodobnosti výskytu daného druhu (Elith & Leathwick, 2009). Vzhledem k neustálému rozvoji statistických technik a širokému spektru modelovacích metod není možné zabývat se v této práci všemi v současnosti dostupnými metodami. V této kapitole se budu zabývat popisem lineárních regresních modelů jakožto základní metody používané při modelování výskytu druhů a dále se zaměřím na dvě vybrané statistické techniky, které se řadí mezi takzvané „machine learning“ metody. Je také důležité zmínit, že v současnosti jsou již k dispozici i online predikční softwary – například Maxent, http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/ (Phillips, Anderson & Schapire, 2006); GARP, <http://www.nhm.ku.edu/desktopgarp/> (Stockwell, 1999) nebo Biomapper, <http://www2.unil.ch/biomapper/> (Hirzel et al., 2002).

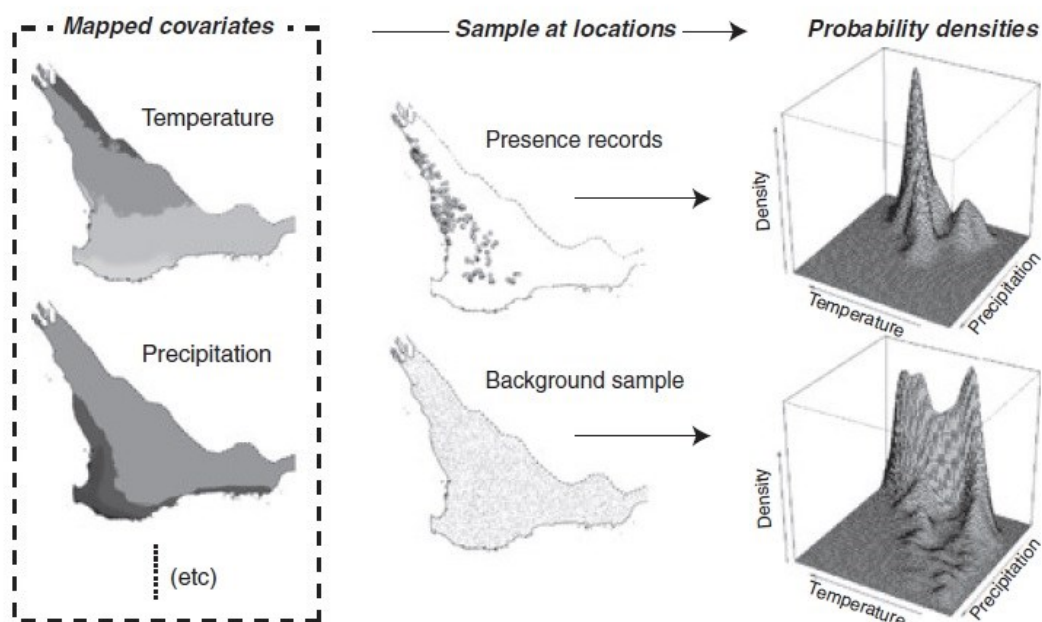
4.1 Lineární regresní modely

Lineární regresní modely jsou založené na predikci závislé proměnné na základě vektoru nezávislých proměnných (prediktorů). Všechna vstupní data jsou použita pro stanovení lineárního vztahu mezi těmito proměnnými. Při vytváření regresních modelů se využívá metoda nejmenších čtverců. Tyto modely mohou poskytovat poměrně stabilní ale v mnoha případech nepřesné výsledky. Souvisejícími metodami jsou v ekologii často využívané generalizované lineární modely (GLM) a generalizované aditivní modely (GAM) (Hastie, Tibshirani & Friedman, 2009). Tyto metody jsou používané zejména pokud jsou k dispozici presence-absence data o výskytu druhů (Elith et al., 2011).

4.2 MaxEnt

MaxEnt je program pro modelování výskytu druhů vytvořený pro použití presence-only výskytových dat (Elith et al., 2011). Vzhledem k časté nedostupnosti výskytových dat a používání presence-only dat z herbářů a databází je MaxEnt v současnosti využíváný ve velkém množství prací lišících se ve velikosti studované oblasti, typu organismu i účelu modelování – například (Tinoco et al., 2009), (Murray-Smith et al., 2009), (Yates et al., 2010). Zájem o tuto metodu plyne také z toho, že v porovnání s jinými metodami používajícími presence-only data poskytuje přesnější výsledky (Elith et al., 2006).

Můžeme rozlišit dva typy dat vstupujících do procesu modelování pomocí MaxEntu. Prvním typem dat jsou zmíněná presence-only data – zaznamenaná místa výskytu daného druhu. Druhým typem jsou takzvaná „background“ neboli „pseudoabsence“ data – náhodně zvolená místa v rámci studované oblasti reprezentující spektrum environmentálních podmínek daného území. Základním principem MaxEntu je porovnání environmentálních podmínek na náhodně zvolených místech s těmi na místech výskytu druhu. Na základě porovnání rozložení pravděpodobnosti v mnohorozměrném prostoru za použití presence-only dat a za použití background dat lze poté vyhodnotit, které environmentální faktory mají zásadní vliv na rozdíly mezi konkrétními stanovišti s ohledem na jejich vhodnost pro daný druh. Výsledkem modelování je snaha o co nejpřesnější určení pravděpodobnosti výskytu druhu za daných environmentálních podmínek. Konečný výstup modelování zohledňuje i další faktory jako je například „sampling effort“ (nerovnoměrné rozložení sběru výskytových dat) (Elith et al., 2011).



Obrázek 4: Grafické znázornění principu metody MaxEnt. Příklad mapovaných nezávislých proměnných (covariates) a porovnání rozložení pravděpodobnosti v mnohorozměrném prostoru na základě zaznamenaných míst výskytu druhu (presence-only data) a na základě náhodně zvolených míst v rámci studované oblasti (background data). Podle (Elith et al., 2011).

4.3 Umělé neuronové sítě

Umělé neuronové sítě (artificial neural networks, ANNs) představují další metodu používanou pro modelování výskytu druhů. Tato metoda je inspirována organismálním nervovým systémem, a to konkrétně tím, jak v něm dochází ke vzniku komplexní informace. I struktura tohoto informačního systému kopíruje nervový systém. Skládá se totiž z velkého počtu vzájemně

propojených jednotek – umělých „neuronů“, které pracují společně a paralelně zpracovávají data. Existují různé typy neuronových sítí dle způsobu propojení neuronů a typu přenosových funkcí. Zásadním rozdílem oproti lineárním modelům či modelu maximální entropie je schopnost systému „učit se“ a vyhodnotit tak velmi komplexní problém, jež není možné snadno matematicky popsat (Olden, Lawler & Poff, 2008). Konkrétním příkladem použití této metody k modelování výskytu druhů je například práce Özesmiho a Özesmiové. Umělé neuronové sítě zde byly využity k modelování prostorového rozložení stanovišť dvou druhů v bažinatých oblastech hnízdících ptáků (*Agelaius phoeniceus*, *Cistothorus palustris*) na území jihozápadní části jezera Erie v USA (Özesmi & Özesmi, 1999). Umělé neuronové sítě se využívají i v dalších oblastech ekologie například ke studiu složení společenstev (Olden, Lawler & Poff, 2008).

5. VYUŽITÍ A APLIKACE MODELOVÁNÍ VÝSKYTU DRUHŮ

V úvodní kapitole jsem zmínila dva hlavní způsoby využití modelování výskytu druhů. Na jedné straně může modelování pomoci nalézt vysvětlení, proč se daný druh vyskytuje na konkrétním stanovišti a jaká je jeho vazba k danému životnímu prostředí. Zde jsou zahrnuty abiotické i biotické faktory přítomné na jeho stanovišti. Výstupy modelování poté mohou být využity ke zpřesnění ekologických teorií a poznatků o ekologii daného druhu a také k testování hypotéz vztahujících se k výskytu druhu. V mnoha případech je primárním cílem právě osvětlení vztahu druhu a podmínek životního prostředí a určení jeho ekologické niky. Jindy je ale naopak žádoucí predikovat výskyt druhu na základě jeho zaznamenaných aktuálních výskytů. Predikce se využívá k interpolaci nebo extrapolaci v prostoru, a tedy k získání modelu potenciálního výskytu druhu v rámci studované oblasti nebo na nových územích. Další možností je predikce výskytu druhu v jiném časovém rámci. Výsledné mapy pravděpodobných výskytů jsou dále využity k testování ekologických hypotéz, porozumění vývoji biodiverzity a jejímu rozmístění a ke konkrétním aplikacím například v oblasti ochrany přírody. V současné době jsou publikovány studie využívající modelování výskytu druhů k širokému spektru aplikací. Zároveň můžeme zaznamenat zájem eliminovat chyby v procesu modelování (týkající se konceptu modelování, sběru a typu dat, modelovacích technik aj.), které mohou mít vliv na jeho výsledek a způsobují, že ne vždy se lze na výstupy modelů plně spoléhat (Elith & Leathwick, 2009). Ke zvýšení míry spolehlivosti modelů a dalšímu rozšíření spektra jejich využití by mimo jiné mohlo přispět kombinování modelování výskytu druhů s dalšími metodami jako je například modelování populační dynamiky a také zahrnutí krajinné dynamiky (Franklin, 2010). Ačkoliv jsou oblasti využití modelování výskytu druhů často navzájem propojené (například predikce úrovně biodiverzity vlivem změny

klimatu (Seo et al., 2009), zahrnutí modelování rozšíření invazivních druhů do hodnocení biodiverzity (Rodríguez et al., 2007)), uvádím zde několik hlavních oblastí, kde lze v současné době zaznamenat zájem o využití modelování výskytu druhů.

5.1 Ochrana přírody a hodnocení biodiverzity

Modelování výskytu druhů poskytuje prostředky k porozumění vztahu výskytu organismů a jejich životního prostředí. Díky tomu je cennou technikou pro ochranné aktivity a hodnocení biodiverzity (druhové bohatosti a rozložení biodiverzity). Modelování může sloužit k efektivnějšímu plánování konkrétní podoby a managementu chráněných území i k určení konkrétních ohrožených druhů organismů. Zásadní je schopnost modelů pracovat s často omezenými daty o výskytu druhů a zároveň poskytovat predikční mapy potenciálního rozšíření druhů (Rodríguez et al., 2007).

Výběr a navrhování oblastí určených k ochraně zahrnuje stanovení jejich počtu, velikosti i umístění. V navrhování chráněných oblastí se využívá určování vhodnosti stanovišť, které je důležité pro přetrvávání a životaschopnost populací. Vhodnost stanovišť je dále významná i pro sledování metapopulační dynamiky. Pomocí modelování výskytu druhů lze také mimo jiné zjišťovat zastoupení druhů v síti chráněných území nebo posuzovat vliv změny pokryvu zemského povrchu (land cover) na úroveň biodiverzity. Prediktivní modely mohou sloužit i k posouzení vlivu činností člověka na úroveň biodiverzity (především vlivu změn ve způsobu zemědělského hospodaření a vlivu rozvíjející se infrastruktury) (Rodríguez et al., 2007).

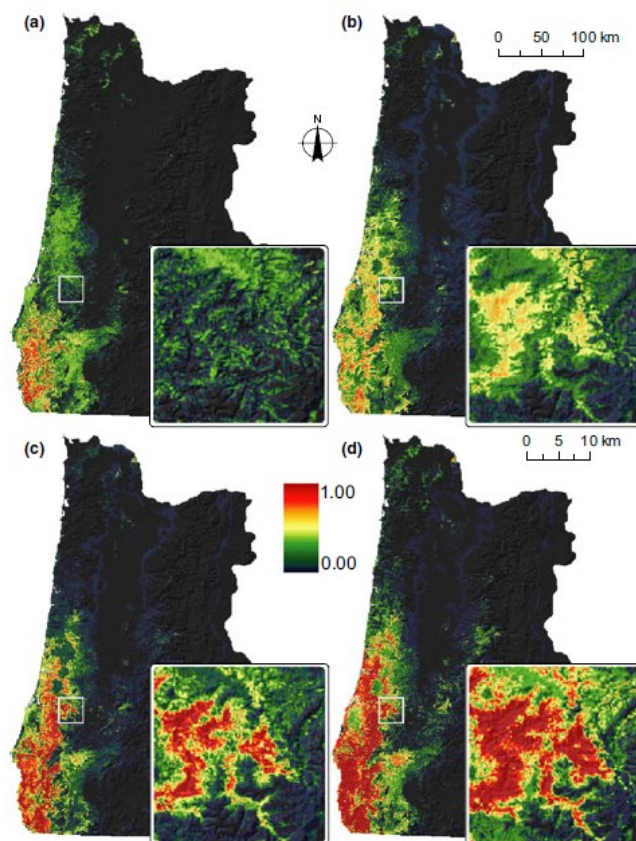
Významným příkladem použití prediktivního modelování k ochraně druhů je takzvaný The Gap Analysis Program (GAP), jehož hlavním cílem bylo vytvoření prediktivních map přirozeně se vyskytujících obratlovců v USA. Tyto mapy dále sloužily jako podklady pro aktivity spojené s ochranou přírody na regionální i národní úrovni. Predikované oblasti výskytu byly porovnány s aktuálním rozsahem chráněných oblastí a díky tomu bylo možné identifikovat potenciální oblasti pro rozšíření sítě chráněných území (Pearlstine et al., 2002). Dalším příkladem je rozsáhlé modelování a prostorová predikce rozšíření více než 4000 druhů (cévnatých rostlin, obratlovců a členovců) vycházející z velkého počtu záznamů o výskytu těchto druhů prováděné na území o rozloze 100 000 km² na severovýchodě Austrálie. To významně přispělo ke konceptuálnímu a metodologickému rozvoji a k plánování ochrany biodiverzity v regionálním měřítku. Jednalo se o jednu z nejrozsáhlejších a nejdéle zpracovávaných případových studií (Ferrier et al., 2002).

5.2 Modelování rozšíření invazivních druhů a jejich potenciálního šíření

V souvislosti s velkými ekologickými i ekonomickými dopady šíření invazivních druhů organismů, je modelování jejich aktuálního i potenciálního rozšíření do dalších oblastí předmětem zájmu mnoha studií. Problém může představovat to, že jejich aktuální výskyt zpravidla nepokrývá celý areál možného rozšíření vlivem bariér zamezujících jejich šíření a dále vlivem extinkce, kompetice a speciace. Hlavním faktorem určujícím jejich geografické rozšíření je ovšem ekologická nika daných druhů v původní oblasti jejich výskytu (Peterson, 2003).

Pozornost se soustředí především na druhy, které již invazivní jsou a šíří se na další území. Důležité ale je zaměřit se i na predikci a prevenci potenciálních invazí, které zatím neproběhly. Lze tedy vytvářet scénáře potenciálních úspěšných i neúspěšných invazí a také hodnotit risk potenciální invaze u druhů, které zatím invazivní nejsou. Předmětem modelování invazí je mimo jiné schopnost šíření druhu, populační biologie a dynamika a prostorová dynamika invazí. Zdrojem dat o výskytu zkoumaných druhů jsou často studie zabývající se hodnocením biodiverzity. Důležitým aspektem je rozdělení modelování na dvě části. První spočívá v modelování ekologické niky daného druhu, pracuje se tedy v ekologickém prostoru. Druhým krokem je projekce této ekologické niky na oblasti potenciální invaze v rámci geografického prostoru (Peterson & Vieglais, 2001).

V práci Petersona můžeme nalézt příklad využití modelování pomocí genetického algoritmu (GARP, Genetic Algorithm for Rule-set Prediction) k určení ekologické niky invazivní vodní rostliny *Hydrilla verticillata* (přeslenice vodní) původem z jihovýchodní Asie. Dalším krokem byla predikce jejího potenciálního šíření v rámci jihovýchodu Severní Ameriky (Peterson, 2003). V další práci predikoval potenciální rozšíření čtyř druhů nepůvodních rostlin v Severní Americe taktéž pomocí metody GARP. Jednalo se o již zmíněný druh *Hydrilla verticillata* (přeslenice vodní), dále *Alliaria petiolata* (česnáček lékařský), *Elaeagnus angustifolia* (hlošina úzkolistá) a *Sericea lespedeza* (lespedézie hedvábitá) (Peterson, Papes & Kluza, 2003). Dalším příkladem je práce zabývající se modelováním potenciálního rozšíření invazivního druhu houby *Phytophthora ramorum* (způsobující tzv. fytoftorové odumírání) v západním Oregonu v USA. Tato práce byla zaměřena především na hodnocení vztahu invazivních organismů a životního prostředí v jednotlivých fázích invaze. U invazivních organismů neplatí předpoklad rovnováhy jejich výskytu s podmínkami životního prostředí. V průběhu invaze se mění aktuální výskyt organismu a areál organismu nekoresponduje s celou šíří jeho ekologické niky (Václavík & Meentemeyer, 2012). Dále uvádím například práci Ficetoly modelující potenciální výskyt invazivního druhu *Rana catesbeiana* (skokan volský) v globálním měřítku (Ficetola, Thuiller & Miaud, 2007).



Obrázek 5: Příklad modelování šíření invazivních druhů. Predikce potenciálního výskytu druhu *Phytophthora ramorum* v západním Oregonu na základě výskytových dat v jednotlivých fázích invaze - (a) 2001, (b) 2001-2004, (c) 2001-2007, (d) 2001-2009. Rozmezí hodnot mezi 0 a 1 představuje pravděpodobnost invaze. Podle (Václavík & Meentemeyer, 2012).

5.3 Ekologická obnova, reintrodukce a hrozba extinkce druhů

Modely výskytu druhů mohou být využívány i k určování oblastí vhodných k reintrodukci druhů a obnově přírodních společenstev. Důležité je zde posouzení vhodnosti stanovišť a určení podmínek, které musí daná oblast splňovat pro udržení životaschopné populace. Dále je nutná znalost historického rozšíření daného druhu. Modelování se také používá k určení ekologických nároků druhu a také k posouzení budoucí vhodnosti stanoviště při změně klimatu. Příkladem může být použití tohoto přístupu k plánování reintrodukčních programů druhu *Gymnogyps californianus* (kondor kalifornský) a *Canis lupus baileyi* (vlk mexický) na území Mexika (Martínez-Meyer et al., 2006) nebo k plánování reintrodukčního programu druhu *Canis lupus* (vlk obecný) na jihu oblasti Rocky Mountain v USA (Carroll et al., 2003). Dále je modelování výskytu druhů využíváno k analýze životaschopnosti populací (Population Viability Analysis, PVA), která poté slouží k predikci možné extinkce druhu a hodnocení hrozeb, které k ní mohou vést (Brigham & Schwartz, 2003). Dalším využitím je krajinné modelování dynamiky rostlinných společenstev, kde se modelování výskytu druhů používá k predikci potenciálního stanoviště druhů. To je poté

využito k simulaci vlivu antropogenních i přírodních vlivů na společenstva rostlin – například vlivu režimu požárů na sukcesi a rostlinná společenstva jako taková (Franklin et al., 2005) (Syphard, Franklin & Keeley, 2006).

5.4 Klimatická změna a predikce rozšíření druhů za budoucího klimatu

Predikce rozšíření druhů za budoucí změny klimatu je v současné době předmětem mnoha studií. Hlavní studovanou oblastí je vliv současné antropogenní změny klimatu. I zde má modelování výskytu druhů svá specifika a je nutné soustředit se na problematické faktory, které mohou způsobovat chyby ve výstupech modelování. Především zde má na rozšíření druhů vliv řada různých faktorů, které nelze zanedbat a zaměřit se pouze na ty klimatické. Zásadní je také správný výběr proměnných a také použití vhodného měřítka. Na územích o velké rozloze může být zanedbána heterogenita životního prostředí vlivem přesvědčení, že jsou zde rozhodující pouze klimatické proměnné (zaznamenané v hrubém měřítku) (Austin & Van Niel, 2011). Důležité je i použití vhodných scénářů budoucí klimatické změny a vhodných simulací klimatu. Může se jednat o takzvané „idealizované“ scénáře (ty stanovují změnu v hodnotách jednotlivých klimatických proměnných) nebo simulace odvozené z klimatických modelů zahrnujících budoucí hodnoty koncentrace skleníkových plynů. Ne všechny klimatické modely jsou ale srovnatelně spolehlivé, pro některé regiony nemusí být modely dostupné a také je žádoucí použití dostatečného počtu klimatických modelů (Beaumont, Hughes & Pitman, 2008). Problémem může být příliš statický přístup, který nezahrnuje schopnost živočichů pohybovat se v rámci krajiny, druhové interakce a další biotické faktory, schopnosti šíření organismů a evoluční mechanismy. Mnoho studií se nyní soustředí na tyto problémy a snaží se je řešit. Důležitý je také rozvoj modelovacích technik a technik používaných k hodnocení modelů (Midgley et al., 2006).

K modelování rozšíření druhů za minulého, současného i budoucího klimatu se používají takzvané modely klimatické obálky (Climate Envelope Models, CEMs). Jedná se o specifický typ modelů výskytu druhů. Tyto modely stanovují vztah mezi výskytem organismů a místními klimatickými proměnnými a dále určují potenciální místa rozšíření nebo změny rozšíření v budoucím klimatu (Pearson & Dawson, 2003). Otázkou ale je, zda jsou tyto modely schopné stejně spolehlivě predikovat rozšíření v jiných regionech a jiných časových úsecích (tedy v jiném klimatu) jako v klimatu současném. Hijmans například porovnával výsledky použití modelů klimatické obálky pro modelování rozšíření druhů za minulého, současného a budoucího klimatu za použití různých statistických metod. Vzhledem k rozdílným výsledkům těchto metod zdůraznil význam posouzení vhodnosti jednotlivých statistických metod pro tento účel a správný výběr statistické metody v závislosti na konkrétní studii (Hijmans & Graham, 2006).

Modelování výskytu druhů lze použít i pro predikci vlivů klimatické změny na celé ekosystémy. Jako příklad uvádím práci Moorové, ve které byl predikován vliv změn klimatu na ekosystémové služby mokřadů (Moor, Hylander & Norberg, 2015). Predikce rozšíření druhů za budoucího klimatu může také sloužit ke stanovení hrozby extinkce určitého druhu. Příkladem může být studie hodnotící pomocí modelů klimatické obálky míru hrozby vymření pro vzorek suchozemských ekosystémů odpovídající asi 20 % terestrického zemského povrchu. Byly použity tři metody a dva scénáře šíření. Scénáře minimálního oteplení klimatu v průměru predikovaly nejnižší podíl druhů odsouzených k vymření – okolo 18 %, scénáře středního oteplení klimatu predikovaly okolo 24 % a scénáře maximální změny klimatu okolo 35 %. Na základě scénáře středního oteplení klimatu studie predikovala 15-37 % druhů daného území a daných taxonů odsouzených do roku 2050 k vymření (Thomas et al., 2004).

5.5 Další aplikace modelování výskytu druhů

S ochranou přírody souvisí využití modelování výskytu druhů k posouzení vlivu různých činností a zásahů v rámci chráněných oblastí a jejich managementu. Jedná se o vliv na stanoviště chráněných druhů a na přírodní zdroje v dané oblasti (Bradbury et al., 2000). Další oblastí je prostorová predikce vhodnosti a kvality stanoviště (Gibson et al., 2004). Modelování výskytu druhů je také využíváno například v paleobiologii. Slouží k modelování a studiu historického rozšíření vyhynulých organismů a ke studiu vývoje biodiverzity a jejího geografického rozložení (Svenning et al., 2011). Dále může být použito k modelování historického rozšíření druhů za minulého klimatu – například ke studiu hypotéz souvisejících s glaciálními refugii stromů mírného pásu v Evropě (Svenning, Normand & Kageyama, 2008). Významné je využití modelování výskytu druhů ke studiu evolučních mechanismů – speciální mechanismy, hybridizace (Swenson, 2008) a fylogeografie (Richards, Carstens & Knowles, 2007).

6. MODELOVÁNÍ VÝSKYTU MECHOROSTŮ A LIŠEJNÍKŮ

6.1 Vlastnosti mechorostů a lišejníků

Mechorosty představující druhou největší skupinu zelených suchozemských rostlin (po krytosemenných) se skládají ze tří hlavních skupin – mechy (*Bryophyta*), játrovky (*Marchantiophyta*) a hlevíky (*Anthocerotophyta*) a představují významnou složku terestrických ekosystémů (Goffinet & Shaw, 2009). Ekologický význam, vysoká úroveň diverzity, evoluční úspěch mechorostů a jejich rozšíření napříč suchozemskými prostředími je důsledkem jejich specifických ekologických a fyziologických vlastností (Vanderpoorten & Goffinet, 2009).

Mechorosty jsou nejmenšími zelenými suchozemskými rostlinami s průměrnou velikostí 0,5 až 10 centimetrů (Medina et al., 2011). Významnou vlastností mechorostů je poikilohydrie v důsledku nepřítomnosti vodivých cévních elementů pro rozvádění a uskladnění vody v tělních orgánech a s tím spojené kolísání obsahu vody v jejich těle. Přesto jsou ale schopny přetrvávat v latentním stavu dlouhou dobu po vyschnutí a znovu se navrátit do původního stavu po rehydrataci. To jim umožňuje přežít v často nepříznivých podmínkách (Oliver & Elten, 2005). Na rozdíl od cévnatých rostlin je gametofyt mechorostů fotosynteticky aktivní a je dominantní formou během životního cyklu. Sporofyt je naproti tomu závislý na živinách dodávaných gametofytem (Medina et al., 2011). Mechorosty jsou také v mnoha případech pionýrskými rostlinami, které hrají důležitou roli ve vývoji půdní vrstvy důležité pro rozvoj společenstev cévnatých rostlin (Vanderpoorten & Goffinet, 2009). Snadné šíření mechorostů umožňují jejich malé a lehké jednobuněčné spory (velikost mezi 7 a 100 μm). Stejně efektivní je i vegetativní šíření pomocí speciálních rozmnožovacích tělísek (množilky/gemy) nebo fragmentů stélek u mnoha druhů. Přenos diaspor je ve většině případů uskutečňován pomocí větru (Frahm, 2008). Lze předpokládat, že vzhledem k jejich snadnému šíření budou mít mechorosty velké areály rozšíření. Přestože mají v zásadě větší areály rozšíření než cévnaté rostliny, nemusí tomu tak být u všech druhů mechorostů (Medina et al., 2011). Některé druhy mohou mít velmi omezené areály rozšíření, přestože produkují velké množství diaspor. To může být způsobeno jejich úzce vymezenou ekologickou nikou, historickými událostmi jako jsou například doby ledové, místním vymíráním, věkem daného taxonu nebo ztrátou schopnosti šíření z neobjasněných důvodů (Frahm, 2008). Zásadním faktorem ovlivňujícím rozšíření a diverzitu mechorostů je jejich úzká vazba na mikroklima daného stanoviště a na jeho diverzitu (Medina et al., 2011). Důkladná znalost zmíněných ekologických vlastností mechorostů a charakteru jejich rozšíření je zásadní pro modelování jejich aktuálního i predikci potenciálního výskytu s dalším využitím například pro jejich ochranu (Poncet, Hugonnot & Vergne, 2015).

Lišejníky mají mnohé specifické vlastnosti, ale také jsou často opomíjenou a co se týče modelování jejich výskytu mechorostům podobnou skupinou organismů. Důležitou vlastností lišejníků je jejich častá schopnost bioindikace a s tím související využití pro biomonitoring. To je způsobeno jejich schopností akumulovat velké množství látek obsažených v prostředí (Conti & Cecchetti, 2001). Modelování výskytu lišejníků lze proto použít mimo jiné pro vytipování vhodných lokalit použitelných pro biomonitoring, tedy oblastí s vysokým zastoupením druhů lišejníků citlivých ke vzdušnému znečištění. Hledání takovýchto oblastí může být za normálních okolností obtížné vzhledem k nedostupnosti nebo nedostatečnosti dat o výskytu lišejníků, ale

predikční modely jejich výskytu mohou tento problém pomoci řešit (Shrestha, Petersen & St. Clair, 2012).

6.2 Specifika modelování výskytu mechorostů a lišejníků

Postup při modelování výskytu mechorostů a lišejníků se shoduje s použitím modelování u jiných organismů, hraje zde ale roli řada faktorů specifických právě pro tyto skupiny a během jednotlivých fází modelování by měl být na tato specifika brán zřetel. V současné době se podrobně studuje například vazba mechorostů na mikroklima jejich stanoviště. Vzhledem k velkému potenciálu využití mikroklimatických dat pro modelování, by bylo žádoucí zaměřit pozornost na tento faktor a zahrnout ho do procesu modelování (Dahlberg et al., 2014). Častým problémem je také nedostatek dat o výskytu mechorostů a lišejníků v mnoha oblastech. Důkladná znalost rozšíření druhů je ale zásadní pro jejich ochranu. Jednou z možností řešení tohoto problému je modelování druhové bohatosti mechorostů a jeho porovnání s aktuálními znalostmi o rozšíření druhu a stanovení oblastí, kde je znalost jejich rozšíření nedostatečná (Callaghan & Ashton, 2008). Důležité je také zaměřit se na vytěžení literárních a herbářových dat o výskytu mechorostů a lišejníků, zpracovávání jejich seznamů a vytváření databází výskytových dat a map jejich rozšíření (Hunter & Webb, 2002). Zásadní pro správné použití výskytových dat je i zvážení chyb, které mohou ovlivňovat proces modelování. Jedná se zvláště o odfiltrování chyby spojené s různou mírou prozkoumanosti území – „sampling effort“ (některé oblasti mohou být studovány více než jiné a je zde tedy zaznamenán větší počet výskytových dat). Zohlednění různé míry prozkoumanosti území při modelování může vést ke zpřesnění studia prostorového rozložení diverzity a environmentálních podmínek, které ho ovlivňují (Chen et al., 2015).

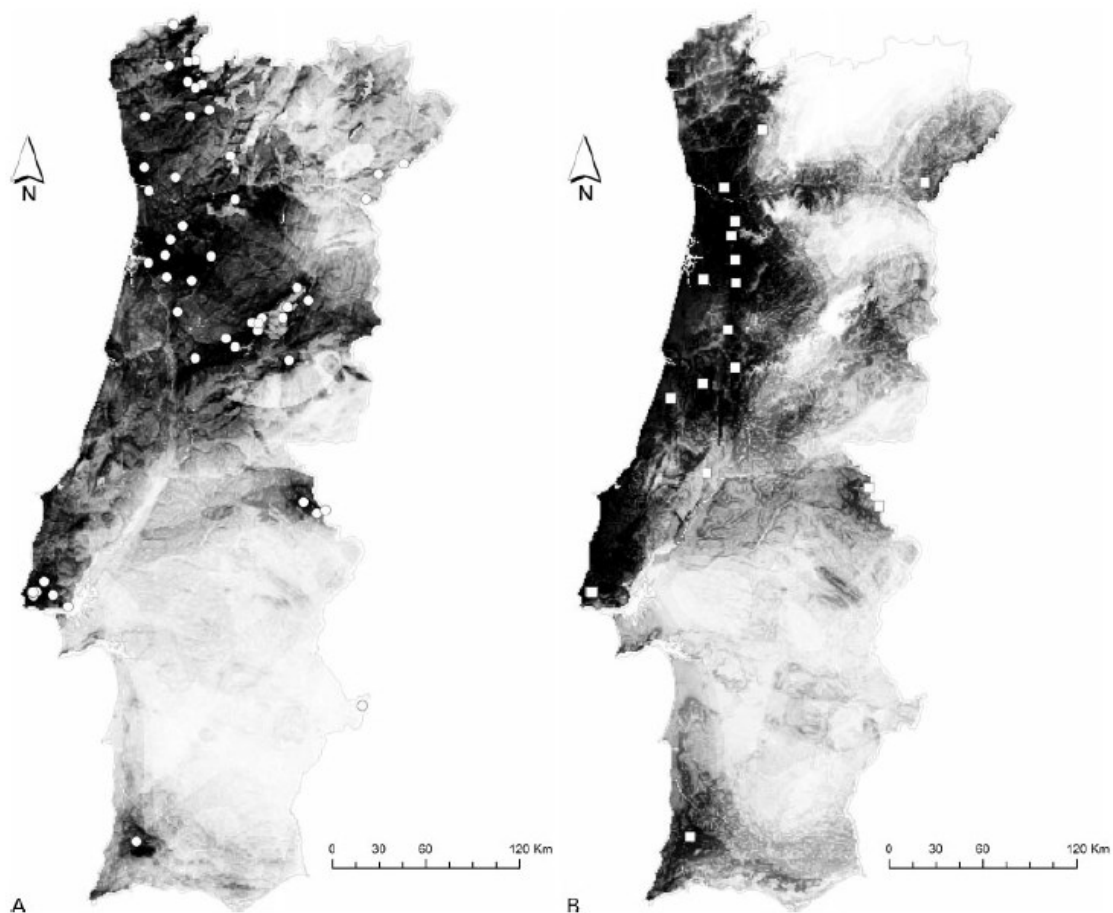
Při výběru používaných environmentálních proměnných je u mechorostů zásadní zaměřit se na zmíněnou úzkou vazbu na podmínky jejich mikrohabitatů. V modelech výskytu jiných skupin organismů je často kladen důraz na vliv klimatických podmínek na jejich výskyt, u mechorostů je důležité zkoumat vliv lokálních environmentálních podmínek. Environmentální podmínky mikrohabitatů a jejich gradienty jsou ale často velmi komplexní a zároveň se projevují až na velmi jemné prostorové škále. Výsledky predikčního modelování pak mohou být ovlivněny zanedbáním této komplexity či používáním environmentálních dat příliš velké prostorové škály (Dahlberg et al., 2014). Výsledky studií ukazují, že diverzita mechorostů se může mezi mikrohabitaty výrazně lišit a environmentální podmínky stanovišť mají zásadní vliv na druhové složení společenstva (Cole et al., 2008). Jiné práce naopak používají modelování k popisu makroklimatické niky druhu, k určení jeho potenciálního rozšíření a hodnocení vlivu použití

různých geografických pozadí (různých rozsahů studované oblasti) pro modelování (Lou et al., 2014).

V rámci statistické části modelování výskytu mechorostů a lišejníků je používáno široké spektrum modelovacích technik související s jejich neustálým rozvojem. V současné době je často používána metoda maximální entropie (MaxEnt) – například (Delgadillo et al., 2012) (Kruijer et al., 2010) (Lou et al., 2014). Dalšími používanými metodami jsou například neparametrická multiplikativní regrese (nonparametric multiplicative regression, NPMR) (Shrestha, Petersen & St. Clair, 2012) a často využívané generalizované lineární modely (generalised linear models, GLM) (Spitale & Mair, 2015).

6.3 Modelování ekologické niky

Modelování výskytu mechorostů a lišejníků stejně jako u jiných skupin organismů primárně slouží k určení ekologických podmínek determinujících výskyt a rozšíření daného druhu a stanovujícím jeho ekologickou niku (Kruijer et al., 2010). V práci Wangenové byly predikční modely výskytu tří druhů jätrovek (*Anastrophyllum donnianum*, *Scapania ornithopodioides*, *Scapania nimbosea*) použity k modelování jejich potenciálního výskytu na regionální úrovni. Zároveň byl měřen jejich růst a pozorováno mikroklima na lokální úrovni, což sloužilo k porozumění jejich ekologii a určení, zda je jejich výskyt ovlivněn spíše vlastnostmi stanoviště nebo limity v šíření (Wangen, 2015). Dále mohou modely aktuálního i potenciálního výskytu mechorostů sloužit k porozumění ekologie druhů nově se vyskytujících na určitém území (Sérgio et al., 2011) nebo k ověření migračních hypotéz (Delgadillo et al., 2012). Modelování výskytu bylo testováno i ve velmi heterogenním prostředí (mechorosty vodních toků nepálské části Himaláji) a srovnáváno s modelováním v prostředí méně heterogenním (Nový Zéland) (Suren & Ormerod, 1998). Na úrovni společenstva i konkrétních druhů může být modelování dále využito ke studiu složení a vývoje společenstva v ranných stádiích rekolonizace, konkrétně například u epifytických mechů a jätrovek rekolonizujících určité území po poklesu znečištění vzduchu v dané oblasti (Richter et al., 2009). Podobné využití modelování výskytu jako u mechorostů můžeme zaznamenat i u lišejníků (Bolliger et al., 2007). Modelování lze také použít u druhů lišejníků citlivých ke znečištění pro zmíněné vytipování oblastí vhodných pro biomonitoring (Shrestha, Petersen & St. Clair, 2012).



Obrázek 6: Příklad modelování ekologické niky mechorostů. Mapy potenciálního výskytu dvou druhů játrovek – *Conocephalum conicum* (A) a *Conocephalum salebrosum* (B) na území Portugalska. Potenciální výskyt byl modelován pomocí metody maximální entropie. Tmavší barva znázorňuje vyšší pravděpodobnost výskytu, kruhy a čtverce výskytová data na základě kterých byly modely vytvořeny. Podle (Sérgio et al., 2011).

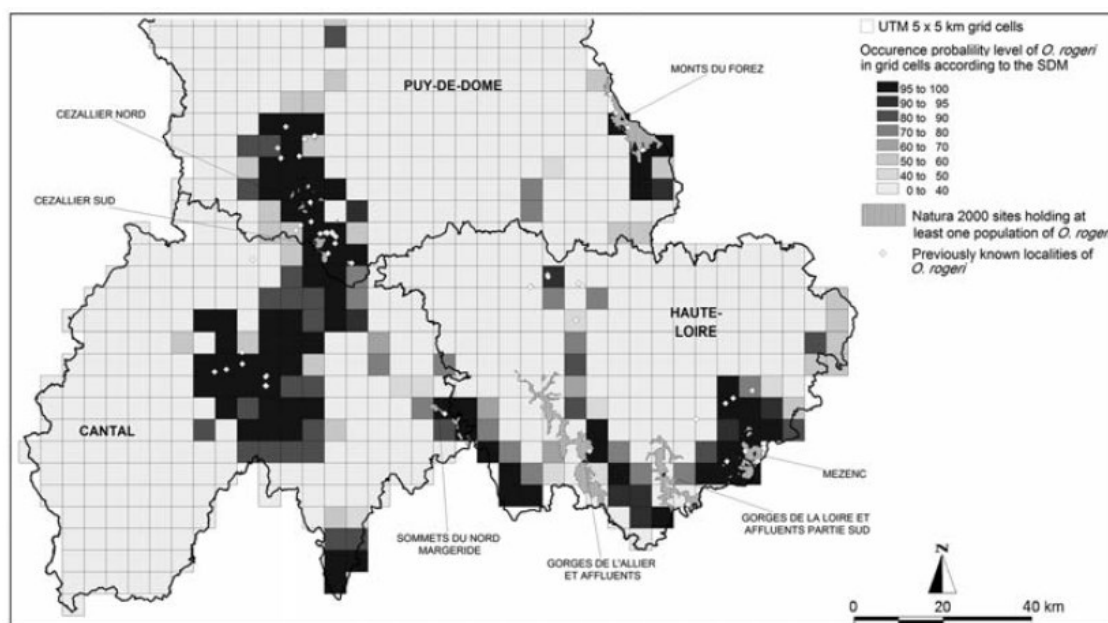
6.4 Modelování výskytu vzácných druhů

Značný potenciál se u mechorostů skrývá ve využití predikčního modelování jejich výskytu pro hledání nových lokalit vzácných a ohrožených druhů. Rozvoj predikčních modelů výskytu vzácných mechorostů a lepší porozumění jejich ekologickým nárokům díky modelování by mohlo být velkým přínosem pro ochranu těchto druhů, nalézání nových lokalit výskytu či plánování managementu konkrétních lokalit. Data o aktuálním výskytu a porozumění prostorové distribuci vzácných a ohrožených druhů mechorostů a lišejníků jsou zásadní pro hodnocení míry jejich ohrožení. Modely potenciálního rozšíření mohou sloužit k biogeografickým analýzám a k určení prioritních oblastí pro ochranu mechorostů (Sodré et al., 2016). Efektivní plánování ochrany druhů často čelí problémům s nedostatkem dat o výskytu druhů v určitých oblastech a modely potenciálního výskytu druhů mohou tento problém řešit (Callaghan & Ashton, 2008). Hespanhol ve své práci srovnával výsledky použití tradičního přístupu při ochraně druhů, tj. přímou

interpolaci výskytových dat z muzejních sbírek s použitím dat z modelů výskytu druhů (konkrétně „stacked species distribution models“, S-SDMs) k hodnocení rozložení druhové bohatosti. Výsledek potvrdil přínos použití modelování výskytu druhů pro hodnocení rozložení druhové bohatosti mechorostů a jim podobných skupin organismů a pro řešení problému s nedostatečně prozkoumanými oblastmi a nedostupnými daty. Přímá interpolace dat z muzejních sbírek totiž může být ovlivněna nerovnoměrným sběrem dat v různých oblastech a nemusí vést ke správnému vyhodnocení oblastí s nejvyšší druhovou bohatostí. Výhodné by mohlo být kombinování obou metod, které by mohlo sloužit k určení oblastí, kde je nutné zvýšit snahu vynaloženou na sběr dat (Hespanhol et al., 2015). V současnosti vzrůstá zájem o predikční modelování výskytu u mechorostů v souvislosti s rostoucím zájmem o jejich ochranu a hodnocení stupně jejich ohrožení vzhledem k probíhajícím změnám jejich životního prostředí a antropogennímu tlaku (Poncet et al., 2015). Červená kniha evropských mechorostů a Červený seznam z roku 1995 byl na základě zasedání Evropské komise pro ochranu mechorostů (European Committee for the Conservation of Bryophytes, ECCB) v Zurichu roku 2011 aktualizován s pomocí Červených seznamů jednotlivých evropských zemí (Hodgetts, 2015). V roce 2012 byl aktualizován Seznam a červený seznam mechorostů České republiky (Kučera, Váňa & Hradílek, 2012) oproti původní verzi z roku 2005 (Kučera & Váňa, 2005). Vybrané druhy mechorostů jsou ale v České republice v současné době chráněny pouze v rámci vyhlášky č.166/2005 Sb. a jejích přílohách Směrnice o stanovištích (č. 92/43 EHS). V rámci aktualizace seznamu zvláště chráněných druhů v České republice by ale měly být poprvé zahrnuty i mechorosty a lišejníky, které byly v rámci ochrany přírody České republiky dosud opomíjeny (Horodynská, Krása, Neuwirthová & Tomášková, 2011). Ministerstvo životního prostředí ČR má v současné době zájem na odborném vytipování druhů mechorostů a lišejníků ČR k zařazení do seznamu zvláště chráněných druhů, o čemž svědčí zadání zakázky k jejich vytipování prostřednictvím Technologické Agentury ČR v ose Beta „Metodika druhové ochrany bezcévných rostlin“ TB050MZP005. Na výsledky tohoto projektu je možné dále navázat a vytvořit pro vybrané druhy predikční modely.

Konkrétním příkladem využití predikčního modelování pro stanovení cílových oblastí pro ochranu daného druhu je práce Ponceta. Tato práce byla zaměřena na modelování potenciálního výskytu ohroženého epifytického mechu *Orthotrichum rogeri* ve francouzském regionu Auvergne, kde je druh na rozdíl od národního měřítka dobře zastoupen. Model výskytu *Orthotrichum rogeri* sloužil ke zpřesnění znalostí o jeho současném rozšíření, které by mohlo být přínosné pro efektivnější plánování jeho ochrany v této oblasti. Při modelování byly použity dva typy dat o výskytu tohoto mechu – již dříve zaznamenaná spolehlivá

výskytová data a nově získaná presence-absence data. Dříve získaná data sloužila k hodnocení výsledků modelování, ke kterému byla použita nová výskytová data. Z důvodu modelování na regionální úrovni nebylo možné použít environmentální data v jemném měřítku. Ke statistickému modelování byla použita mnohonásobná logistická regrese (multiple logistic regression). Výsledky modelování poukázaly na nedostatky v ochraně tohoto druhu v rámci regionální sítě Natura 2000. Problém představovala přílišná fragmentace a/nebo nedostatečná velikost těchto území (Poncet et al., 2015). Dalším příkladem může být predikce výskytu vzácného druhu mechu *Buxbaumia viridis* v jižním Tyrolsku a vyhodnocení nejdůležitějších environmentálních proměnných podmiňujících jeho výskyt v této oblasti (Spitale & Mair, 2015). Sodr  ve sv  pr ci modeloval potenciální v skyt p ti druh  j trovky *Metzgeria* na u zem  Braz lie se zam řen m na jejich ochranu (Sodr  et al., 2016). Co se t y e modelov n i potenciálního v skytu vz cn ch a ohro en ch druh  lišejn k  lze uv st predik n i model roz ir n i vz cn ho cyanolišejn ku *Erioderma mollissimum* na atlantick m pob r h  Kanady (Cameron, Neily & Clayden, 2011).



Obr zek 7: P r klad modelov n i v skytu vz cn ho druhu mechorostu. Mapa zaznamen vaj c  m ru pravd podobnosti v skytu druhu *Orthotrichum rogeri* na u zem  francouzsk ho regionu Auvergne s vyzna en mi lokalitami Natura 2000 (s v skytem alespo  jedn  populace *O. rogeri*) a j z d iv e zn m mi lokalitami v skytu *O. rogeri*. Podle (Poncet et al., 2015).

6.5 Modelov n i biogeografie a v skytu za zm ny klimatu

Mezi dal s  mo n e oblasti vyu it i modelov n i v skytu mechorost  pat r  biogeografick  regionalizace bryofl ry vybran  oblasti. Mateo ve sv  pr ci testoval, zda se vzhledem ke specifick m vlastnostem mechorost  budou jejich biogeografick  regiony li it oproti jin m

skupinám organismů a zda budou tyto regiony velké a bude jich jen několik, což by souviselo s vysokou schopností šíření u mechorostů. Výsledky modelování potvrdily pravdivost druhé hypotézy, ale model je nutné dále testovat za použití dalších dat o výskytu druhů. Autor také zdůrazňuje význam rozvoje integrovaného mapování zahrnujícího výskyt všech druhů organismů klíčových biogeografických oblastí Evropy (Mateo et al., 2013). Stejně jako u dalších organismů lze modelování výskytu mechorostů použít i ke studiu jejich výskytu v historickém i budoucím životním prostředí. Ekofyziologické vlastnosti mechorostů se zdají velmi vhodné pro studium vlivu změny klimatu. Modelování výskytu se v této oblasti často používá ve spojení s molekulární fylogeografií a slouží například k testování hypotéz o refugiích (Désamoré et al., 2012). Modelování výskytu v historickém a budoucím životním prostředí lze dále použít například ve spojení se studiem evolučního původu druhů (Patiño et al., 2013).

7. ZÁVĚR

Modelování výskytu druhů představuje v současné době často využívanou metodu s velkým potenciálem pro využití v mnoha oblastech. Modely výskytu druhů primárně slouží k vysvětlení vztahu mezi výskytem organismu a environmentálními podmínkami jeho ekologické niky, ale mohou být využity i k modelování aktuálního a predikci potenciálního výskytu druhů (Elith & Leathwick, 2009). Výstupy těchto modelů jsou využívány v ekologii, ochranné biologii, biogeografii, evoluční biologii i paleobiologii (Araújo & Guisan, 2006). Modelování výskytu druhů se rozvíjí od 70. let 20. století a od té doby neustále vzrůstá zájem o tuto metodu, o čemž svědčí rostoucí počet publikovaných prací. K dalšímu vývoji přispívají pokroky v rozvoji modelovacích technik (Zimmermann et al., 2010) a technik k získávání biologických a environmentálních dat (Kerr & Ostrovsky, 2003) (Rotenberry et al., 2006) a dostupnost výskytových databází (Graham et al., 2004). Dále je kladen důraz na zpřesňování výstupů modelování výskytu druhů, zvyšování spolehlivosti této metody a s tím spojené rozšíření spektra možných aplikací (Austin & Van Niel, 2011) (Guillera-Aroita et al., 2015).

V rámci své literární rešerše jsem se zabývala jednotlivými kroky vedoucími k vytvoření modelu výskytu druhu. Během jednotlivých fází modelování výskytu druhů je důležité zaměřit se na vyloučení chyb, které mohou mít vliv na přesnost výsledků modelování. Při určování celkového konceptu modelování je nutné vyhodnotit správnost ekologických předpokladů a teorií, ze kterých má modelování vycházet a zohlednit i charakter modelovaného organismu a biotické interakce jako je symbióza, predace a další (Elith & Leathwick, 2009). Co se týče používaných

dat, modelování výskytu druhů se nejčastěji potýká s chybami plynoucími z designu a způsobu jejich sběru nebo s použitím nevhodného měřítka souvisejícím s často příliš hrubým měřítkem dostupných dat. Tyto faktory mohou mít zásadní vliv na výstupy modelování (Potter et al., 2013). V souvislosti s častým využíváním presence-only dat je také důležité rozvíjet metody k vyloučení možných chyb způsobených charakterem těchto dat (Elith & Leathwick, 2009). Vzhledem k širokému spektru dostupných modelovacích technik je zásadní jejich správný výběr s ohledem na účel modelování a na typ organismu. Různé modelovací techniky mohou poskytovat odlišné výsledky (Araújo & Guisan, 2006). Je tedy potřebné zaměřit se na srovnávání výsledků jednotlivých modelovacích technik (Muñoz & Felicísimo, 2004) (Elith & Graham, 2009) (Marmion, Parviainen, Luoto, Haikkinen & Thuiller, 2009). Dále jsem se věnovala přehledu jednotlivých oblastí využití modelování výskytu druhů. V současnosti se nabízí široké spektrum možných aplikací jako je například modelování šíření invazivních druhů nebo plánování ochrany druhů. Vždy je ale potřebné, aby byl proces modelování uzpůsoben jeho budoucímu účelu (Guillera-Aroita et al., 2015).

Hlavním předmětem mé práce bylo modelování výskytu mechorostů. U mechorostů má predikční modelování na rozdíl od cévnatých rostlin ještě nevyčerpaný potenciál. Specifickým faktorem při modelování výskytu těchto organismů je jejich úzký vztah k environmentálním podmínkám jejich mikrohabitatů (Dahlberg et al., 2014). Tato vazba se studuje, ale zohlednění mikroklimatických podmínek v procesu modelování spojené s použitím dat ve vhodném měřítku chybí, a to zejména kvůli příliš podrobné datové škále mikrohabitatů. Zohlednění charakteru mechorostů během modelovacího procesu a získání dat v jemnějších měřítkách by mohl vést k přesnějším výsledkům modelování a dalšímu zvýšení zájmu o použití této metody u mechorostů. Modelování výskytu druhů lze využít k modelování ekologické niky mechorostů (Kruijer et al., 2010), k predikci jejich výskytu za budoucího klimatu (Patiño et al., 2013) i v biogeografii (Mateo et al., 2013). Modelování potenciálního výskytu mechorostů může také znamenat velký přínos pro jejich ochranu. Pomocí predikčních modelů lze vytipovat nové lokality vzácných a ohrožených druhů (Sodré et al., 2016). V České republice se jedná o aktuální otázku vzhledem k současné přípravě novelizace vyhlášky o chráněných druzích, která by měla poprvé zahrnovat mechorosty a lišejníky a zájmu na vytipování druhů k zahrnutí do tohoto seznamu. Příležitost pro vypracování své diplomové práce spatřuji právě ve vytvoření predikčního modelu potenciálního výskytu vybraných vzácných druhů mechorostů s důrazem na mikroklimatické podmínky.

8. LITERATURA

- Andersen, M. M. C., Adams, H., Hope, B. & Powell, M. (2004): Risk analysis for invasive species: general framework and research needs. *Risk Analysis : An Official Publication of the Society for Risk Analysis*, 24 (4), 893–900.
- Araújo, M. B. & Guisan, A. (2006): Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33 (10), 1677–1688.
- Austin, M. P. (1985): Continuum Concept, Ordination Methods, and Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16 (1), 39–61.
- Austin, M. P. (2002): Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157, 101–118.
- Austin, M. P. & Van Niel, K. P. (2011): Improving species distribution models for climate change studies: Variable selection and scale. *Journal of Biogeography*, 38, 1–8.
- Barros, F. S. M., Siqueira, M. F. & Costa, D. P. (2016): Modeling the potential geographic distribution of five species of Metzgeria Raddi in Brazil, aiming at their conservation. *The Bryologist*, 115 (2), 341–349.
- Beaumont, L. J., Hughes, L. & Pitman, A. J. (2008): Why is the choice of future climate scenarios for species distribution modelling important? *Ecology Letters*, 11 (11), 1135–1146.
- Beissinger, S. R. & McCullough, D. R. (2002): Population viability analysis. University of Chicago Press, Chicago.
- Bolliger, J., Bergamini, A., Stofer, S., Kienast, F. & Scheidegger, C. (2007): Predicting the potential spatial distributions of epiphytic lichen species at the landscape scale. *Lichenologist*, 39 (3), 279–291.
- Bradbury, R. B., Kyrkos, A., Morris, A. J., Clark, S. C., Perkins, A. J. & Wilson, J. D. (2000): Habitat associations and breeding success of yellowhammers on lowland farmland. *Journal of Applied Ecology*, 37 (5), 789–805.
- Brigham, C. A., Schwartz, M. W. (Eds.) (2003): Population viability in plants: Conservation, management, and modeling of rare plants. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Bucklin, D. N., Basille, M., Benschoter, A. M., Brandt, L. A., Mazzotti, F. J., Romañach, S. S., Speroterra, C., Watling, J. I. (2015): Comparing species distribution models constructed with different subsets of environmental predictors. *Diversity and Distributions*, 21 (1), 23–35.
- Callaghan, D. & Ashton, P. (2008): Knowledge gaps in bryophyte distribution and prediction of species-richness. *Journal of Bryology*, 30 (2), 147–158.
- Cameron, R. P., Neily, T. & Clayden, S. R. (2011): Distribution prediction model for Erioderma mollissimum in Atlantic Canada. *The Bryologist*, 114 (1), 231–238.
- Carroll, C., Phillips, M. K., Schumaker, N. H. & Smith, D. W. (2003): Impacts of Landscape Change on Wolf Restoration Success: Planning a Reintroduction Program Based on Static and Dynamic Spatial Models. *Conservation Biology*, 17 (2), 536–548.
- Cole, H., Newmaster, S. G., Bell, F. W., Pitt, D. & Stinson, A. (2008): Influence of microhabitat on bryophyte diversity in Ontario mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 1867–1876.

- Conti, M. E. & Cecchetti, G. (2001): Biological monitoring: lichens as bioindicators of air pollution assessment - A review. *Environmental Pollution*, 114 (3), 471–492.
- Dahlberg, C. J., Ehrlén, J. & Hylander, K. (2014): Performance of forest bryophytes with different geographical distributions transplanted across a topographically heterogeneous landscape. *PLoS One*, 9 (11), 1–9.
- Delgadillo, C., Luis Villasenor, J. & Ortiz, E. (2012): The potential distribution of *Grimmia* (Grimmiaceae) in Mexico. *Bryologist*, 115 (1), 12–22.
- Désamoré, A., Laenen, B., Stech, M., Papp, B., Hedenäs, L., Mateo, R. G. & Vanderpoorten, A. (2012): How do temperate bryophytes face the challenge of a changing environment? Lessons from the past and predictions for the future. *Global Change Biology*, 18, 2915–2924.
- Elith, J. & Graham, C. H. (2009): Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 32, 66–77.
- 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., Townsend Peterson, A., Phillips, S. J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. & 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. *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 and Conservation*, 11 (12), 2309–2338.
- Ficetola, G. F., Thuiller, W. & Miaud, C. (2007): Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - The American bullfrog. *Diversity and Distributions*, 13 (4), 476–485.
- Fourcade, Y., Engler, J. O., Besnard, A. G., Rödder, D. & Secondi, J. (2013): Confronting expert-based and modelled distributions for species with uncertain conservation status: A case study from the corncrake (*Crex crex*). *Biological Conservation*, 167 (1), 161–171.
- Frahm, J. P. (2008): Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). *Biodiversity and Conservation*, 17 (2), 277–284.
- Franklin, J. (2010): Moving beyond static species distribution models in support of conservation biogeography. *Diversity and Distributions*, 16 (3), 321–330.
- Franklin, J., Davis, F. W., Ikegami, M., Syphard, A. D., Flint, L. E., Flint, A. L. & Hannah, L. (2013): Modeling plant species distributions under future climates: How fine scale do climate projections need to be? *Global Change Biology*, 19 (2), 473–83.
- Franklin, J. & Miller, J. A. (2009): Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction. Cambridge University Press, Cambridge.

- Franklin, J., Syphard, A. D., He, H. S. & Mladenoff, D. J. (2005): Altered fire regimes affect landscape patterns of plant succession in the foothills and mountains of southern California. *Ecosystems*, 8 (8), 885–898.
- Gibson, L. A., Wilson, B. A., Cahill, D. M. & Hill, J. (2004): Modelling habitat suitability of the swamp antechinus (*Antechinus minimus maritimus*) in the coastal heathlands of southern Victoria, Australia. *Biological Conservation*, 117 (2), 143–150.
- Goffinet, B. & Shaw, A. J. (2009): Bryophyte biology. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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 and Evolution*, 19 (9), 497–503.
- Grinnell, J. (1904): The Origin and Distribution of the Chestnut-Backed Chickadee. *The Auk - Ornithological Advances*, 21 (3), 364–382.
- Guillera-Aroita, G., Lahoz-Monfort, J. J., Elith, J., Gordon, A., Kujala, H., Lentini, P. E., McCarthy, M. A., Tingley, R. & Wintle, B. A. (2015): Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography*, 24 (3), 276–292.
- Guisan, A., Graham, C. H., Elith, J. & Huettmann, F. (2007): Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions*, 13 (3), 332–340.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005): Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2000): Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135 (2), 147–186.
- Hastie, T., Tibshirani, R. & Friedman, J. (2009): The Elements of Statistical Learning: Data mining, Inference, and Prediction. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Hernandez, P., Graham, C. H., Master, L. L. & Albert, D. L. (2006): The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29 (5), 773–785.
- Hespanhol, H., Cezón, K., Felicísimo, Á. M., Muñoz, J. & Mateo, R. G. (2015): How to describe species richness patterns for bryophyte conservation? *Ecology and Evolution*, 5 (23), 5443–5455.
- Hijmans, R. J. & Graham, C. H. (2006): The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, 12 (12), 2272–2281.
- Hirzel, A. H., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. (2002): Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83 (7), 2027–2036.
- 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.
- Hodgetts, N. (2015): Checklist and country status of European bryophytes – towards a new Red List for Europe. *Irish Wildlife Manuals*, 84, 125.
- Horodynská E., Krása A., Neuwirthová H. & Tomášková, L. (2011): K aktualizaci seznamu zvláště chráněných druhů. *Ochrana přírody*, 1, 14–17.

- Hunter, M. L. & Webb, S. L. (2002): Enlisting Taxonomists to Survey Poorly Known Taxa for Biodiversity Conservation: A Lichen Case Study. *Conservation Biology*, 16 (3), 660–665.
- Hutchinson, G. E. (1957): Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Chen, S., Ferry Slik, J. W., Mao, L., Zhang, J., Sa, R., Zhou, K. & Gao, J. (2015): Spatial patterns and environmental correlates of bryophyte richness: Sampling effort matters. *Biodiversity and Conservation*, 24 (3), 593–607.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M. & Hortal, J. (2008): Not as good as they seem: The importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14 (6), 885–890.
- Kerr, J. T. & Ostrovsky, M. (2003): From space to species: Ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (6), 299–305.
- Kruijer, H. J. D., Raes, N. & Stech, M. (2010): Modelling the distribution of the moss species *Hypopterygium tamarisci* (Hypopterygiaceae, Bryophyta) in Central and South America. *Nova Hedwigia*, 91 (3-4), 399–420.
- Kučera, J. & Váňa, J. (2005): Seznam a červený seznam mechorostů České republiky (2005). *Příroda*, 23, 1–104.
- Kučera, J., Váňa, J. & Hradílek, Z. (2012): Bryophyte flora of the czech republic: Updated checklist and red list and a brief analysis. *Preslia*, 84 (3), 813–850.
- Latimer, A. M., Wu, S., Gelfand, A. E. & Silander, J. A. (2006): Building Statistical Models to Analyze Species Distributions. *Ecological Applications*, 16 (1), 33–50.
- Lou, Y.-X., He, S. & Guo, S.-L. (2014): Using macroclimatic models to estimate the distribution ranges of taxonomically challenging taxa, an example with *Macromitrium cavaleriei* Cardot &Thér. (Orthotrichaceae). *Journal of Bryology*, 36 (4), 271–278.
- Marmion, M., Luoto, M., Heikkinen, R. K. & Thuiller, W. (2009): The performance of state-of-the-art modelling techniques depends on geographical distribution of species. *Ecological Modelling*, 220 (24), 3512–3520.
- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R. K. & Thuiller, W. (2009): Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 15 (1), 59–69.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A. T., Servín, J. I. & Kiff, L. F. (2006): Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*, 40 (4), 411.
- Mateo, R. G., Vanderpoorten, A., Muñoz, J., Laenen, B. & Désamoré, A. (2013): Modeling Species Distributions from Heterogeneous Data for the Biogeographic Regionalization of the European Bryophyte Flora. *PLoS One*, 8 (2), 1–11.
- Medina, N. G., Draper, I. & Lara, F. (2011): Biogeography of mosses and allies. Does size matter? In Fontaneto, D.: Biogeography of microorganism. Is everything small everywhere? Cambridge University Press, Cambridge.
- Midgley, G. F., Hughes, G. O., Thuiller, W. & Rebelo, A. G. (2006): Migration rate limitations on climate change-induced range shifts in Cape Proteaceae. *Diversity and Distributions*, 12 (5), 555–562.
- Moor, H., Hylander, K. & Norberg, J. (2015): Predicting climate change effects on wetland ecosystem services using species distribution modeling and plant functional traits. *Ambio*, 44 (1), 113–126.

- Muñoz, J. & Felicísimo, Á. M. (2004): Comparison of statistical methods commonly used in predictive modelling. *Journal of Vegetation Science*, 15 (2), 285–292.
- Murray-Smith, C., Brummitt, N. A., Oliveira-Filho, A. T., Bachman, S., Moat, J., Lughadha, E. M. N. & Lucas, E. J. (2009): Plant diversity hotspots in the Atlantic coastal forests of Brazil. *Conservation Biology*, 23 (1), 151–163.
- Nams, V. O., Mowat, G. & Panian, M. A. (2006): Determining the spatial scale for conservation purposes - An example with grizzly bears. *Biological Conservation*, 128 (1), 109–119.
- Newbold, T. (2010): Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Progress in Physical Geography*, 34 (1), 3–22.
- Oksanen, J. & Minchin, P. (2002): Continuum theory revisited: What shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling*, 157 (2–3), 119–129.
- Olden, J. D., Lawler, J. J. & Poff, N. L. (2008): Machine learning methods without tears: A primer for ecologists. *The Quarterly Review of Biology*, 83 (2), 171–193.
- Oliver, M. J., Velten, J. & Mishler, B. D. (2005): Desiccation Tolerance in Bryophytes : A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats? *Integrative and Comparative Biology*, 45 (5), 788–799.
- Özesmi, S. L. & Özesmi, U. (1999): An artificial neural network approach to spatial habitat modelling with interspecific interaction. *Ecological Modelling*, 116 (1), 15–31.
- Patiño, J., Medina, R., Vanderpoorten, A., González-Mancebo, J. M., Werner, O., Devos, N., Mateo, R. G., Lara, F. & Ros, R. M. (2013): Origin and fate of the single-island endemic moss *Orthotrichum handiense*. *Journal of Biogeography*, 40, 857–868.
- Pearce, J. L. & Boyce, M. S. (2006): Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, 43 (3), 405–412.
- Pearlstone, L. G., Smith, S. E., Brandt, L. A., Allen, C. R., Kitchens, W. M. & Stenberg, J. (2002): Assessing state-wide biodiversity in the Florida Gap analysis project. *Journal of Environmental Management*, 66 (2), 127–144.
- 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. & Vieglais, D. A. (2001): Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem. *BioScience*, 51 (5), 363–372.
- Peterson, A. T., Papes, M. & Kluza, D. (2003): Predicting the potential invasive distributions of four alien plant species in North America. *Weed Science*, 51 (6), 863–868.
- Peterson, A. T. (2003): Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78 (4), 419–433.
- Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J. & Ferrier, S. (2009): Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19 (1), 181–97.
- Poncet, R., Hugonnot, V. & Vergne, T. (2015): Modelling the distribution of the epiphytic moss *Orthotrichum rogeri* to assess target areas for protected status. *Cryptogamie, Bryologie*, 36 (1), 3–17.

- Potter, K. A., Woods, H. A. & Pincebourde, S. (2013): Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biology*, 19 (10), 2932–2939.
- Richards, C. L., Carstens, B. C. & Lacey Knowles, L. (2007): Distribution modelling and statistical phylogeography: An integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *Journal of Biogeography*, 34 (11), 1833–1845.
- Richter, S., Schuütze, P. & Bruelheide, H. (2009): Modelling epiphytic bryophyte vegetation in an urban landscape. *Journal of Bryology*, 31 (3), 159–168.
- 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.
- Rotenberry, J. T., Preston, K. L. & Knick, S. T. (2006): Gis-based modeling for mapping species` habitat. *Ecology*, 87 (6), 1458–1464.
- Seo, C., Thorne, J. H., Hannah, L. & Thuiller, W. (2009): Scale effects in species distribution models: Implications for conservation planning under climate change. *Biology Letters*, 5 (1), 39–43.
- Sérgio, C., Vieira, C., Claro, D. & Garcia, C. (2011): *Conocephalum salebrosum* Szweykowski, Buczkowska & Odrzykoski (Marchantiopsida): Modelling the occurrence of a hygrophytic species new to the bryoflora of Portugal, Madeira and Azores. *Journal of Bryology*, 33 (1), 30–34.
- Shrestha, G., Petersen, S. L. & St. Clair, L. L. (2012): Predicting the distribution of the air pollution sensitive lichen species *Usnea hirta*. *The Lichenologist*, 44 (4), 511–521.
- Scheller, R. M., Van Tuyl, S., Clark, K., Hayden, N. G., Hom, J. & Mladenoff, D. J. (2008): Simulation of forest change in the New Jersey Pine Barrens under current and pre-colonial conditions. *Forest Ecology and Management*, 255 (5–6), 1489–1500.
- Spitale, D. & Mair, P. (2015): Predicting the distribution of a rare species of moss: The case of *Buxbaumia viridis* (Bryopsida, Buxbaumiaceae). *Plant Biosystems*, [publikováno online].
- Stockwell, D. (1999): The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13 (2), 143–158.
- Suren, A. M. & Ormerod, S. J. (1998): Aquatic bryophytes in Himalayan streams: Testing a distribution model in a highly heterogeneous environment. *Freshwater Biology*, 40 (4), 697–716.
- Svenning, J. C., Fløjgaard, C., Marske, K. A., Nógues-Bravo, D. & Normand, S. (2011): Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*, 30 (21–22), 2930–2947.
- Svenning, J. C., Normand, S. & Kageyama, M. (2008): Glacial refugia of temperate trees in Europe: Insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology*, 96 (6), 1117–1127.
- Swenson, N. G. (2008): The past and future influence of geographic information systems on hybrid zone, phylogeographic and speciation research. *Journal of Evolutionary Biology*, 21 (2), 421–434.
- Syphard, A. D., Franklin, J. & Keeley, J. E. (2006): Simulating the effects of frequent fire on southern California coastal shrublands. *Ecological Applications*, 16 (5), 1744–1756.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Phillips, O. L. & Williams, S. E. (2004): Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.

- Tinoco, B. A., Astudillo, P. X., Latta, S. C. & Graham, C. H. (2009): Distribution, ecology and conservation of an endangered Andean hummingbird: The Violet-throated Metaltail (*Mettallura baroni*). *Bird Conservation International*, 19 (1), 63–76.
- Václavík, T. & Meentemeyer, R. K. (2012): Equilibrium or not? Modelling potential distribution of invasive species in different stages of invasion. *Diversity and Distributions*, 18 (1), 73–83.
- Vanderpoorten, A. & Goffinet, B. (2009): Introduction to bryophytes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wangen, K. (2015): Understanding the Ecology of Three Mixed Northern Hepatic Mat Species at Regional Scale through Species Distribution Modelling, and Local Scale through Growth Measurements and Micro-Climatic Assessment. [diplomová práce], Norwegian University of Science and Technology.
- Whittaker, R. H. (1956): Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 26 (1), 1–80.
- Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H. & Guisan, A. (2008): Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14 (5), 763–773.
- Yates, C. J., McNeill, A., Elith, J. & Midgley, G. F. (2010): Assessing the impacts of climate change and land transformation on *Banksia* in the South West Australian Floristic Region. *Diversity and Distributions*, 16 (1), 187–201.
- Zimmermann, N. E., Edwards, T. C., Graham, C. H., Pearman, P. B. & Svenning, J. C. (2010): New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 33 (6), 985–989.

9. PŘEHLED POUŽITÝCH ZKRATEK

ANN	artificial neural network, umělá neuronová síť
CEM	climate envelope model, model klimatické obálky
DPZ	dálkový průzkum Země
ECCB	European Committee for the Conservation of Bryophytes
GAM	generalised additive model, generalizovaný aditivní model
GAP	The Gap Analysis Program
GARP	genetic algorithm for rule-set prediction, genetický algoritmus
GBIF	Global Biodiversity Information Facility
GIS	Geografický informační systém
GLM	generalised linear model, generalizovaný lineární model
MARS	multivariate adaptive regression splines, multivariační adaptivní regresní křivky
NHC data	natural history collection data, data z přírodních sbírek
NPMR	nonparametric multiplicative regression, neparametrická multiplikativní regrese
PLADIAS	Plant Diversity Analysis and Synthesis Centre
PVA	Population Viability Analysis, analýza životaschopnosti populace
REMIB	The World Information Network on Biodiversity
SDM	Species Distribution Modelling, modelování výskytu druhů
S-SDM	stacked species distribution model