

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí
Katedra aplikované geoinformatiky a územního plánování



Modelování distribuce ptačích druhů

(Modelling the distribution of bird species)

Disertační práce

Ing. Martin Tejkal

Školitel: prof. Ing. Jiří Zezulák, DrSc.

Konzultant: Ing. Petra Šimová, Ph.D.

Praha, 2015

© 2015
Martin Tejkal



Prohlášení

Prohlašuji, že jsem disertační práci vypracoval samostatně a že jsem uvedl všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpal.

Martin Tejkal

V Praze dne

.....

PODĚKOVÁNÍ

Rád bych zde poděkoval všem, kteří mi pomáhali během doktorského studia a tak se zasadili o vznik této práce.

Jmenovitě chci poděkovat mému školiteli Jirkovi Zezulákovi za potřebný nadhled a bezmeznou důvěru v moji práci. Velmi děkuji Petře Šímové za její cenné rady a připomínky, studijní zázemí a osobní přístup. Děkuji tímto i spoluautorům článků, kterým vděčím za řadu cenných zkušeností, nejen s publikováním vědeckých výsledků. Za nakažlivou chuť do vědy, spojené s ochranou tetřeva hlušce, vděčím příteli Martinu Mikolášovi. Zpětně děkuji Vojtovi Kodetovi za prvotní návrh tématu disertační práce. Rád bych zde poděkoval také mým kolegům, kteří v dokončení této práce mnohdy věřili více než já a poskytli mi velmi přátelské prostředí. Velké díky za podporu a všestrannou pomoc patří i mým rodičům, kamarádům a především mé ženě Vandě.

Závěrem bych rád poděkoval za poskytnuté granty, bez kterých by tato práce nemohla vzniknout. Práce byla finančně podpořena Celouniverzitní grantovou agenturou ČZU (CIGA 20124215) a Interní grantovou agenturou FŽP ČZU (IGA 20124258 a IGA 20124215).

VĚNOVÁNÍ

Mým rodičům.

Obsah

1. ÚVOD.....	9
2. CÍLE DISERTAČNÍ PRÁCE.....	10
3. LITERÁRNÍ REŠERŠE.....	11
3.1. Ekologické aspekty	11
3.1.1. Základní pojetí	11
3.1.2. Ekologické aspekty.....	12
3.2. Data potřebná k modelování	16
3.2.1. Druhov data	16
3.2.2. Environmentální data	17
3.3. Tvorba, přehled a srovnání modelů.....	20
3.3.1. Obecné principy vytváření modelů.....	20
3.3.2. Přehled modelovacích technik	22
3.3.3. Srovnání modelovacích technik.....	27
3.4. Hodnocení modelů	28
3.4.1. Měření přesnosti modelů	29
3.4.2. Problémy v modelování.....	33
3.5. Budoucí výzvy	34
4. VÝSLEDKY DISERTAČNÍ PRÁCE.....	37
4.1. Článek I.	39
4.2. Článek II.	61
4.3. Článek III.	91
4.4. Článek IV.	133
4.5. Článek V.	145
5. KOMENTÁŘ K VÝSLEDKŮM DISERTAČNÍ PRÁCE.....	168
6. ZÁVĚR.....	179
7. LITERATURA	181

1. ÚVOD

Prostorová distribuce rostlin, živočichů a ostatních organismů byla vždy centrálním zájmem studia ekologie (Krebs 1994). Krebs ekologii definuje jako vědeckou disciplínu zkoumající druhové interakce, které určují jejich distribuci a početnost. Počátkem druhé poloviny 19. století začala být distribuce organismů studována v rámci zoologie, botaniky, limnologie, paleontologie a dalších oblastí, nicméně s minimálním vzájemným přesahem v rámci těchto vědeckých disciplín. Teprve vznik teorie ostrovní biogeografie (MacArthur & Wilson 1967) se zasloužil o společný zájem několika tradičních oborů a přispěl ke vzniku biogeografie jako samostatné disciplíny.

Biogeografické teorie, jako teorie popisující distribuci druhů a to co ji ovlivňuje, začaly být brzy využívány pro řadu ekologických aplikací. Mnoho těchto aplikací bylo a je v současné době vyvíjeno za účelem předvídat rozšíření druhů v prostoru a čase v rámci procesu nazývaném jako modelování druhové distribuce („*Species distribution modeling*“; SDM). Hlavní myšlenkou tohoto modelování je propojení environmentálních faktorů prostředí s druhovou distribucí, pomocí statistických funkcí a algoritmů. Zejména v posledním desetiletí je patrný stále rostoucí zájem o modelování druhové distribuce, ve kterém jsou získané informace využívány v celé řadě oborů (např. v ekologii, evoluční biologii, biogeografii). Současně k rozvoji SDM výrazně přispívá i rychlý rozvoj informačních technologií, díky kterému je dnes možné pořídit a zpracovat velké objemy dat a sdílet je v rámci celého světa (Peterson *et al.* 2011).

Proč tedy modelovat vztahy na stanovišti a vytvářet prostorové predikce druhové distribuce? Jedním z důvodů je například snaha zmapovat výskyt (nejen vzácných) druhů, odhad jejich diverzity, snaha porozumět vztahům mezi nimi a jejich prostředím a z nich plynoucím ekologickým závěrům, testovat biogeografické hypotézy, hodnotit nebezpečí potenciální invaze druhů, možnost jejich reintrodukce, nebo snaha určit, jaký vliv má charakter krajiny (nebo její měřítko) na distribuci a početnost organismů v prostředí. SDM lze dále využít například k predikci hodnoty nebo vhodnosti biotopu v dosud neprozkoumaných územích a to i v minulém či budoucím období, nebo k odhadu dopadu klimatických změn na druhovou diverzitu (Franklin 2009; Peterson *et al.* 2011).

Výsledkem SDM bývají nejčastěji predikční mapy zobrazující vhodnost biotopu, nebo distribuci druhu v prostoru. Lze je využít jako podklad pro plánování ochrany životního prostředí, hodnocení biodiverzity, návrhu managementu cenných biotopů či jejich obnově (Elith & Leathwick 2009).

I přes intenzivní rozvoj SDM, o čemž svědčí řada dosud publikovaných zahraničních studií, nebyla tato problematika v podmínkách České republiky dosud blíže představena. Zejména pak její potenciál v ochranářské praxi (např. pro odhad rozšíření ohrožených druhů nebo hodnocení kvality jeho biotopu). Současně nebyla v SDM studiích věnována patřičná pozornost ověření výsledků predikce pomocí časově nezávislého souboru dat.

Při volbě cílové skupiny živočichů, které by posloužily účelům této práce, byly záměrně vybrány právě ptačí druhy. Ty jsou obecně považovány za dobré indikátory změn v biologické rozmanitosti, díky kterým lze odvodit informace o výskytu/biologii řady dalších druhů (Bibby et al. 1992). Předkládaná práce ve své rešeršní části nicméně záměrně seznamuje čtenáře s problematikou SDM v širších souvislostech, než by bylo vzhledem k jejímu tématickému zaměření zapotřebí. Důvodem je dosud minimálnímu povědomí o tomto tématu v České Republice a snaha poskytnout čtenáři širší teoretický základ. I přesto je však rešeršní část (vzhledem k obsáhlosti řešeného tématu), pouze jakýmsi shrnutím, odkazujícím na podrobnější informace v odborných studiích.

2. CÍLE DISERTAČNÍ PRÁCE

- A. Využít modelování druhové distribuce ptačích druhů v souboru studií zaměřených na:
- a. modelování druhové distribuce ohrožených druhů ptáků v ČR
 - b. využití SDM k odhadu rozšíření tetřeva hlušce v Karpatech vzhledem k probíhající asanační těžbě lesních porostů
 - c. zkoumání vlivu časové ne/závislosti testovacích dat na výsledek modelování vodních ptáků v ČR
- B. Formulovat na základě výše uvedených studií potenciál SDM v ochraně ptačích druhů včetně doporučení k ověření jeho výsledků.

3. LITERÁRNÍ REŠERŠE

3.1. Ekologické aspekty

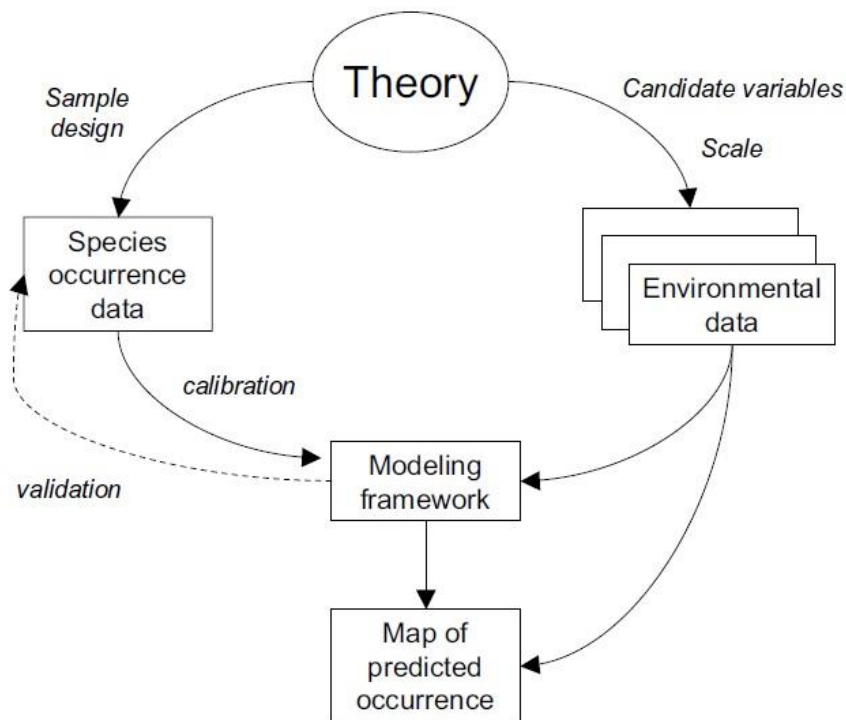
Zejména v posledním desetiletí je patrný obrovský zájem o modelování distribuce nejrůznějších druhů jako výsledek stále rostoucí potřeby po informacích o jejich geografickém rozšíření a stavu biodiverzity v různých oblastech světa (Elith *et al.* 2006; Graham *et al.* 2006). Vzhledem k tomu, jakým rozvojem tato problematika stále prochází, je vhodné popsat základní terminologii používanou při modelování druhové distribuce, oblast využití těchto modelů a ekologické aspekty samotného modelování.

3.1.1. Základní pojetí

Detailní znalosti o ekologické a geografické distribuci druhů v prostoru jsou základem pro plánování jejich ochrany, předpovídání jejich ne/výskytu (Funk & Richardson 2002; Rushton *et al.* 2004) a pro porozumění ekologickým a evolučním činitelům ovlivňujícím jejich biodiverzitu (Ricklefs 2004; Graham *et al.* 2006). Data o výskytu většiny druhů jsou však v současnosti bohužel příliš rozptýlena, což znemožňuje jejich další využití v mnoha aplikacích (Elith *et al.* 2006). Modelování distribuce druhů se tak pokouší poskytnout predikce distribuce druhů v prostoru a čase, nejčastěji pomocí predikčního modelu, založeném na extrapolaci environmentálních dat v prostoru. Samotný modelovací proces tvoří několik základních komponent, které ve své studii uvádí Franklin (2009; viz Obr. 1).

Základní koncept SDM vychází z modelu druhové niky („species niche model“), či modelu ekologické niky („ecological niche model“), jehož cílem je popsat empiricky vztahy mezi distribucí druhu v prostoru a čase a environmentálními proměnnými. Zatímco SDM mohou být hodnoceny pro svůj „ekologický realismus“, který je shodný se znalostmi limitujících faktorů a křivek odpovědí druhu na ně, samotná data (o výskytu druhů a environmentální proměnné prostředí) bližší určení nebo potvrzení existence a rozsahu druhové niky umožňují jen zřídka (Austin 2002).

Obr. 1. Diagram zobrazuje komponenty modelování druhové distribuce (Franklin 2009).



Modely druhové distribuce jsou také někdy označovány jako „habitat suitability models“, popisující vhodnost biotopu podporovat existenci druhů (např. Hirzel *et al.* 2006; Hirzel & Le Lay 2008). Někdy jsou však označovány také jako “predictive habitat distribution models” (Guisan & Zimmermann (2000), “spatially explicit habitat suitability models” (Rotenberry *et al.* 2006) či „bioclimatic envelope models“ (Araújo & Peterson 2012). Blížšímu vysvětlení jednotlivých termínů se věnuje Araújo & Peterson (2012) nebo Peterson & Soberón (2012).

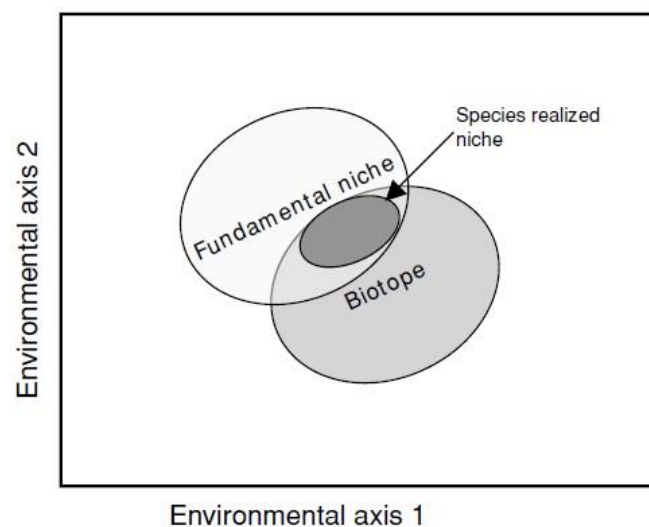
3.1.2. Ekologické aspekty

Jak z výše uvedeného schématu vyplývá, před samotným modelováním je důležité prozkoumat funkční vztahy mezi organismy a jejich prostředím v širším ekologickém rámci (Austin 2002; Guisan & Zimmermann 2000).

Koncept druhové niky

Mnohé ekologické teorie, související s modelováním druhové distribuce, diverzity a struktury společenstva, jsou nejčastěji diskutovány ve vztahu ke konceptu druhové niky (Austin & Smith 1989; Austin 2002; Guisan & Thuiller 2005; Araújo & Guisan 2006; Austin 2007; Hirzel & Le Lay 2008). Koncept druhové niky je pro ekologii klíčový a historie jeho vývoje je diskutována v mnoha vědeckých článcích a publikacích. Během jeho vývoje byl interpretován několika způsoby. Jednu z nejstarších, avšak v současné době stále platných definic, popsal Hutchinson (1987). Ten definoval niku jako „hyperprostor“ tvořený environmentálními podmínkami prostředí, v rámci kterých mohou druhy přežívat a množit se. Právě Hutchinson rozlišil niku fundamentální (potenciální) definovanou jako odpověď druhů na prostředí (zdroje) při absenci biotických interakcí (konkurence, predace, atd.) a niku realizovanou (aktuální), definovanou jako environmentální prostor, ve kterém mohou druhy přežívat a množit se v rámci biotických interakcí (Obr. 2). Jak je z obrázku patrné, realizovaná nika bývá často považována za nedílnou součást niky fundamentální, ačkoliv tomu tak vždy nemusí být (Austin 2002). Do tohoto konceptu lze zařadit i niku klimatickou, definovanou pouze klimatickými faktory prostředí (Pearson & Dawson 2003).

Obr. 2. Vymezení fundamentální a realizované niky (Hutchinson 1987).



Pulliam (1988) na základě tohoto konceptu rozlišil dva druhy biotopů. „Zdrojové“, kde lokální reprodukce přesahuje mortalitu a „zanikající“, v nichž se jedinci sice nachází, ale nepřispívají k populačnímu růstu. S tímto rozdělením pracuje teorie metapopulační dynamiky, s jejíž pomocí Hanski (1999) popisuje modelování populací a skupin, které jsou vzájemně prostorově odděleny. Výsledkem jeho práce je tvrzení, dokazující možnou existenci druhů na nevhodných lokalitách, či naopak nevýskytu na vhodných lokalitách. Toto současné chápání konceptu niky je dle Franklin (2009) třeba mít na paměti, protože mnoho SDM studií spoléhá pouze na data o výskytu druhů nebo data o jejich početnosti a nezohledňuje rozdíl mezi vhodností a skutečnou obsazeností biotopů.

Z předchozích odstavců této kapitoly lze vyvodit následující otázky: co je vlastně modelováno pomocí SDM? Fundamentální nika druhu, realizovaná nika, nebo pravděpodobnost obsazení biotopu? Mnoho studií identifikuje a popisuje jako výsledek SDM niku realizovanou (např. Austin 2002; Thuiller *et al.* 2004; Guisan & Thuiller 2005), protože modely většinou pracují s daty o aktuálním výskytu druhů. Naopak Soberón & Peterson (2005) argumentují, že je SDM založeno především na klimatických proměnných v malých měřítkách (modelování bioklimatické niky) a je podmíněno nikou fundamentální. To otvírá diskusi o správném pojmenování procesu modelování distribuce. Když je realizovaná nika popsána statistickým modelem a mapována v geografickém prostoru, představuje „potenciální distribuci“, nebo modelování „vhodnosti biotopu“ (Araújo & Guisan 2006; Soberón 2007). Jiní autoři ve spojení s SDM striktně preferují tvorbu „biotopového nebo distribučního modelu“ (Jiménez-Valverde *et al.* 2008), či termín „prostorová predikce“ (Kearney 2006). Nejvíce autorů však v současnosti užívá termín „distribuční model“ ve snaze vyjádřit fakt, že je tento model podmíněn distribucí druhu v prostoru a predikuje jeho potenciální prostorovou distribuci, nebo vhodnost biotopu (Franklin 2009; Peterson *et al.* 2011).

Při použití konceptu niky v modelování statické druhové distribuce je důležité navíc předpokládat, že jsou druhy v (kvazi-)equilibriu se současnými environmentálními podmínkami (tzn. podmínky pro výskyt druhu jsou v prostoru i čase neměnné) a že pozorovaná distribuce a abundance průkazně indikuje environmentální tolerance a zdrojové požadavky druhů. Omezením tohoto předpokladu se zabývá zejména Guisan & Zimmermann (2000) a Austin (2002) poukazující na fakt, že by tomu tak mělo být ve

všech studiích o SDM. Některé druhy se však mohou stále šířit do vhodnějších biotopů, například ve snaze následovat poslední glaciální maximum, nebo se přizpůsobovat klimatické změně. V případě predikce těchto druhů je tak žádoucí stanovit konkrétní fázi migrace/invaze (Václavík & Meentemeyer 2012)

Vzhledem k vzrůstajícímu využití SDM v testování hypotéz v evoluční biologii se dále nabízí otázka, zda mají blízce příbuzné taxonomické druhy podobné klimatické nároky, i když je jejich aktuální distribuce v prostoru oddělena (Kozak & Wiens 2006). Tento předpoklad vychází z teorie o „konzervatismu ekologické niky“, která popisuje tendenci druhů zachovat charakteristiky jejich fundamentální niky napříč evolučním časem, či stabilizací přírodní selekce (Wiens 2004; Wiens & Graham 2005). V současné době existují některé studie tento předpoklad potvrzující (Huntley *et al.* 1989), nebo naopak vyvracející (Ackerly 2003).

Faktory ovlivňující druhovou distribuci

Austin (2002) dříve popsal typy faktorů, které ovlivňují druhovou distribuci, a rozdělil je na „proximální“ (příčinné), spojené primárně s růstem a přežitím rostlin, a „distální“ (zástupné nebo náhradní), ovlivňující dostupnost živin strukturou půdy, pH nebo samotným půdním typem. Distální faktory jsou spojeny se zdroji a omezeními prostředí (s proximálními faktory), a proto korelují s druhovou distribucí. Oproti proximálním faktorům je lze jednodušeji pozorovat a měřit. Jako příklad těchto faktorů uvádí Austin dostupnost některých živin v kořenové zóně rostlin.

Austin & Smith (1989) dále uvádí faktory přímého gradientu, které mají přímý vliv na výskyt nebo početnost druhu. Jsou pro organismy důležité z fyziologického hlediska, ale nejsou jimi spotřebovávány (např. teplota, pH, vodivost). Další jsou faktory zdrojového gradientu reprezentované proměnnými, které jsou organismy spotřebovávány nebo používány (např. voda, světlo, živiny, kořist, vhodná hnízdiště). Posledním typem jsou faktory nepřímého gradientu, které nemají vliv na distribuci nebo početnost druhu (distální faktory), jsou dobře měřitelné a často se z nich odvozují předchozí dva typy proměnných. Lze za ně považovat např. zeměpisnou šířku a délku, nadmořskou výšku, úhel sklonu svahu nebo jeho orientaci ke světovým stranám. V ideálním případě by měly do SDM vstupovat ve formě env. proměnných vždy pouze

faktory přímé a zdrojové. To je však vzhledem k nejčastější dostupnosti těchto nepřímých obtížné.

Také biotické faktory ve formě nejrůznějších vnitro/mezidruhových interakcí (konkurence, mutualismus, predace, parazitismus, atd.) ovlivňují do určité míry distribuci druhů, nicméně vždy v kombinaci s abiotickými faktory prostředí (Soberón 2007). Jejich empirické vyjádření je však i v současnosti stále obtížné a tak lze jen obtížně kvantifikovat jejich skutečný význam pro modelování druhové distribuce (Meier *et al.* 2010).

V souvislosti s již zmiňovanými (environmentálními) gradienty prostředí (Whittaker 1967), významně ovlivněnými biotickými faktory, je třeba zmínit i odpovědní křivky druhu („*response curves*“), zobrazujících jeho distribuci právě podél gradientů prostředí (Austin & Smith 1989). Tyto křivky zobrazují vztah početnosti druhu (případně jeho výskytu, fitness, atd.) s hodnotou příslušné environmentální proměnné.

Předchozí odstavce popisují faktory ovlivňující druhovou distribuci pouze obecně. Pro účely jejího modelování je třeba sestavit koncepční model, ve kterém jsou proměnné prostředí konkrétněji definovány. Vzhledem k rozdílné povaze zkoumaných druhů je třeba přistupovat k jeho návrhu individuálně. Přestože ani sebelepší koncepční model nezaručí přesný výběr nejdůležitějších proximálních faktorů, může alespoň pomoci v identifikaci nejvhodnějších proměnných či jejich odpovídajících náhrad (Franklin 2009).

3.2. Data potřebná k modelování

Jak již bylo popsáno, SDM pracuje s daty o výskytu konkrétního druhu (biologická data) a environmentálními proměnnými prostředí (environmentální data), přičemž vždy je třeba klást patřičný důraz na jejich kvalitu.

3.2.1. Druhová data

Druhová data si lze představit např. jako ne/výskyt druhu (v dalším textu uváděném také jako jeho presenci či absenci) vztažený k lokalitě pozorování. Nicméně může jít i o početnost druhu, množství biomasy nebo druhové bohatství (Thogmartin *et*

al. 2004). Data jsou často součástí muzejních sbírek či atlasů (Graham *et al.* 2004, Newbold 2010), stále častěji ale pochází z mapování druhu v rámci individuálních studií, či mezi/národních nálezových databází. Výhodou dat pocházejících z muzejních sbírek a často i nálezových databází je především jejich obsáhlost a snadná dostupnost. Jak však řada autorů uvádí, tato data jsou často neaktuální (časově; data sbírána pro jiný účel), neúplná (pouze ve vybrané části zájmového území; chybí informace o absenci druhu), nepřesně zaměřena (místo GPS souřadnic pouze popis lokality), neobsahují podrobnější informace o způsobu jejich sběru, či jsou pořízena nad mapami malých měřítek (Graham *et al.* 2004; McPherson *et al.* 2004, 2006; Newbold 2010, Duputié *et al.* 2014). Naopak data pořízená pomocí individuální vzorkovací strategie postrádají většinu výše zmíněných chyb, nicméně jejich sběr je často finančně nákladný (Edwards *et al.* 2006; Hernandez *et al.* 2006). Z nedávné studie (Tessarolo *et al.* 2014) dokonce vyplývá, že spíše než způsob sběru dat („sampling design“) má na výsledek predikce vliv počet množství nálezových dat a velikost modelovaného území. Obecně se ale dostupnost a sdílení obou typů dat v průběhu let výrazně zlepšuje, zejména díky rychlému rozvoji informačních technologií (Peterson *et al.* 2011).

Součástí výběru (příp. sběru) dat je i odhad optimální velikosti zkoumaného vzorku. Řada studií potvrdila pozitivní vztah mezi velikostí vzorku a přesností distribučního modelu (Cumming 2000; Hirzel & Gusian 2002; Stockwell & Peterson 2002; Hernandez *et al.* 2006; Wisz *et al.* 2008), nicméně některé uvádějí, že k optimální přesnosti stačí zajistit pouze 50 - 100 pozorování (Stockwell & Peterson 2002; Loiselle *et al.* 2008), nebo dokonce méně než 30 (Elith *et al.* 2006; Kremen *et al.* 2008). Takové zjištění může být důležité zejména pro modelování vzácných druhů, pro které je počet záznamů o jejich výskytu často nedostačující (Graham *et al.* 2004, Hernandez *et al.* 2006).

3.2.2. Environmentální data

Predikce druhové distribuce se kromě dat o výskytu druhů opírá i o tzv. environmentální proměnné (nejčastěji ve formě geodat), které reprezentují zdrojové gradienty prostředí nebo jiné faktory podmiňující druhovou distribuci v odpovídajícím měřítku. Tyto proměnné lze rozdělit do několika skupin v závislosti na jejich typu (následuje výčet těch nejpoužívanějších).

Mezi nejpoužívanější proměnné v SDM lze zařadit *klimatické podmínky*, dostupné v odpovídající podobě (a většinou i kvalitě) pro prakticky všechny oblasti světa (Franklin 2009). V současné době téměř všechny studie o SDM zohledňují ve svých modelech data o průměrné, minimální/maximální teplotě či úhrnu srážek, případně jejich sezónní změny (Franklin 2009). Vzhledem ke specifičnosti cílů jednotlivých studií neexistuje univerzální sada klimatických proměnných, a tak je studium výběru těch nejvhodnějších stále aktuální.

Další významná skupina proměnných popisuje *topografické podmínky prostředí*. Moore *et al.* (1991) ve své práci rozlišil primární terénní atributy (odvozené přímo z digitálního modelu terénu, např. nadmořská výška, orientace, sklon svahu, atd.) a atributy sekundární (nejčastěji ve formě indexů, topografické vlhkostní indexy, teplotní a radiační indexy), které jsou vypočteny z kombinace dvou nebo více atributů primárních. Existuje ještě mnoho dalších základních terénních charakteristik (Moore *et al.* 1991; Franklin 1995; Wilson & Gallant 2000), nicméně výše uvedené patří v SDM mezi nejčastěji používané. Kromě údajů odvozených z nadmořské výšky lze z topografických map získat i další informace např. o síti vodních toků, vodních plochách či silniční síti (Franklin 2009).

Také rostlinná společenstva (*vegetace*) reprezentující jednotlivé biotopové třídy a strukturu biotopu jsou v SDM považovány za důležité prediktory (Leyequien *et al.* 2007). Vegetační mapy jsou relativně dobře dostupné pro celé kontinenty, ovšem za cenu nízkého rozlišení. Příkladem mapování vegetačního krytu je například celosvětový projekt („Land cover“) stále častěji využívaný k analýze globální klimatické změny v regionálním a kontinentálním měřítku (Foley *et al.* 2005) nebo jeho evropská obdoba CORINE (Coordination of Information for the Environment) Land Cover (Ahlqvist 2005).

Mezi další používané environmentální proměnné patří například proměnné, popisující *charakter krajiny* („landscape patern“). Příkladem jejich využití jsou studie zkoumající vhodnost biotopu zohledněním půdního krytu, heterogenity nebo podobnosti některých krajinných prvků (vodní toky, okraje lesa nebo silniční síť; Fleishman *et al.* 2002; McAlpine *et al.* 2008). Podobně lze do modelování druhové distribuce zahrnout i *biotické interakce* (vliv vnitro/mezidruhové konkurence, predátorů, parazitů, atd.), které jsou často opomíjeny, neboť autoři předpokládají, že jsou ve výsledném modelu (realizované niky) automaticky zahrnuty (Austin 2002). Ve

skutečnosti jsou druhové interakce vztaženy spíše k lokálním měřítkům (Pearson & Dawson 2003), což však nemusí platit obecně (Araújo & Luoto 2007; Heikkinen *et al.* 2007).

Kvalita dat

Kvalita obou typů vstupních dat má zásadní vliv na přesnost (výkon) predikčních modelů (např. Hernandez *et al.* 2006; Guisan *et al.* 2007; Lobo 2008; Dormann *et al.* 2008; Moudrý & Šímová 2012; Stolar & Nielsen 2015) a v konečném důsledku i na návrh ochrannářských opatření (Costa *et al.* 2010; Guisan *et al.* 2013). Faktorů způsobujících nepřesnost dat a tak i výsledného modelu je celá řada (viz Barry & Elith 2006, Moudrý & Šímová 2012). Předmětem zvýšeného zájmu jsou například chyby způsobené nepřesným určením pozice jedince a výběr vhodného měřítka (rozlišení) vstupních dat (Graham *et al.* 2004).

Nepřesné určení pozice druhu je ovlivněno více faktory, patří mezi ně například chyba při georeferencování, nepřesné zaměření druhu na místě, specifické chyby GPS přístroje či jeho obsluhy (Graham *et al.* 2004, 2008). Některé z nich jsou typické především pro záznamy pocházející z muzejních sbírek (Graham *et al.* 2004; McPherson *et al.* 2004; Newbold 2010) a jejich význam pro modelování druhové distribuce je stále zkoumán (Graham *et al.* 2008; Johnson & Gillingham 2008; Osborne & Leitaó 2009; Naimi *et al.* 2011).

Chyba spojená s nepřesným zaměřením pozice je často úzce spojena i s výběrem a volbou odpovídajícího rozlišení environmentálních proměnných a měřítkem analýzy (Osborne & Leitaó 2009), které by mělo respektovat odlišné prostorové nároky modelovaných druhů (Edwards *et al.* 2006; Franklin 2009; Moudrý & Šímová 2012). Vliv změny měřítka na predikční schopnost modelu zkoumalo několik studií. Například Kaliontzopoulou *et al.* (2008) prokázali zhoršení výkonu modelu užitím hrubšího měřítka. Naopak Guisan *et al.* (2007) nezaznamenal při použití hrubších měřítek výraznou změnu ve výkonu predikčních modelů. Přestože jsou pro SDM v současné době používána stále přesnější data, potřeba důkladného studia nepřesnosti prostorového zaměření je stále aktuální (Heikkinen *et al.* 2006; Johnson & Gillingham 2008; Dormann *et al.* 2008).

3.3. Tvorba, přehled a srovnání modelů

Je zřejmé, že pro pochopení složitějších procesů pouhý popis dat nestačí. Je třeba vytvořit model skutečného systému, který lze chápat jako zjednodušené zobrazení zkoumané skutečnosti (Guisan & Zimmermann 2000). Níže jsou uvedeny obecné principy tvorby predikčního modelu, jejich základní popis a vzájemné srovnání.

3.3.1. Obecné principy vytváření modelů

Vzhledem k povaze reálných dat, která často nespĺňují klasické předpoklady (rozložení závisle proměnné či prediktivních proměnných, lineárnost modelovaných vztahů, atd.), je třeba se pro výběr nejvhodnější prediktivní metody dobře orientovat v datech, dostupných metodách a principu jejich vytváření (Guisan & Zimmermann 2000).

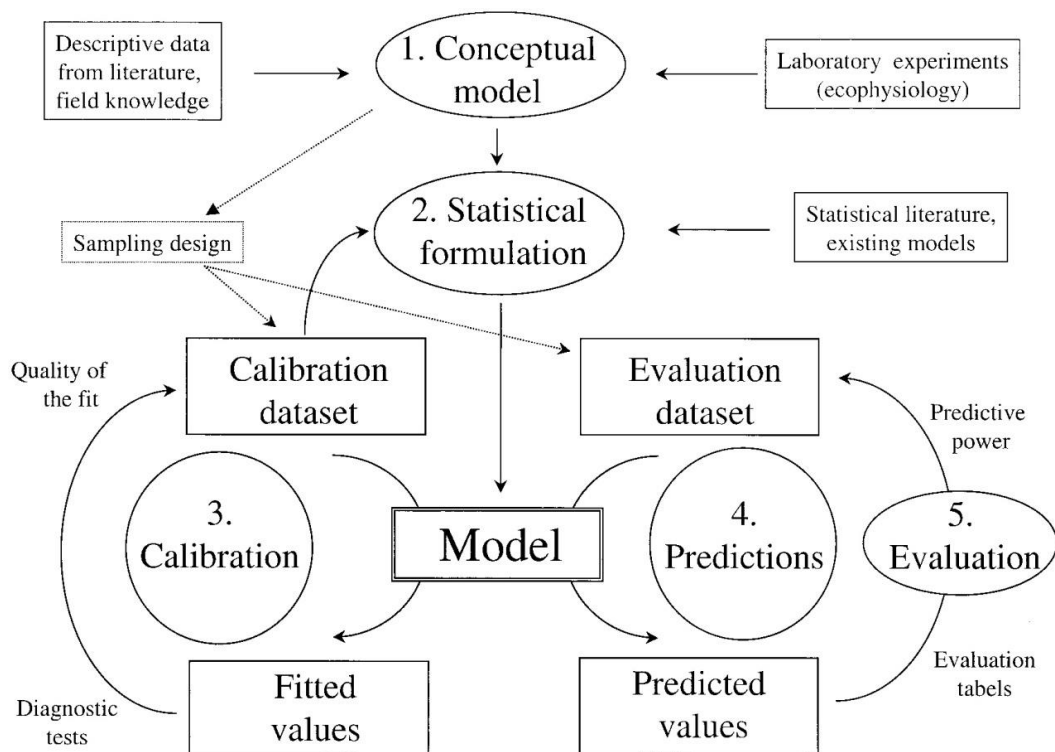
V současnosti existuje velké množství modelů, které se snaží co nepřesněji distribuci druhů v prostoru popsat (Elith & Leathwick 2009; Franklin 2009). V této snaze se uplatňují zejména stochastické prostorově heterogenní modely, které jsou zpravidla charakterizovány třemi základními vlastnostmi. Patří mezi ně možnost zobecnění, odhad přesnosti a zachycení skutečného stavu druhové distribuce. Jejich vzájemný vztah popisuje Levins (1966), dle kterého mohou být zlepšovány pouze dvě vlastnosti zároveň, zatímco třetí se úměrně tomu zhoršuje. Dle tohoto kritéria dělí Guisan & Zimmermann (2000) stochastické modely na *analytické*, *mechanistické* a *empirické*. Zároveň však tito autoři přiznávají, že je v praxi obtížné jednotlivé modely striktně do těchto tří skupin klasifikovat, a zdůrazňují, že jsou SDM nejčastěji označovány za modely empirické. Jiné rozdělení modelů druhové distribuce představují ve své práci např. Robertson *et al.* (2003), ve které rozlišují modely dynamické a statické korelativní. *Dynamické modely* jsou složitější a zároveň mladší, pokud jde o jejich praktické využití, a jsou založeny na detailních znalostech ekologie, šíření a interakce daného druhu a prostředí. Principem je v podstatě simulace šíření jednotlivých jedinců například pomocí metod buněčných automatů apod. Jde o mechanistické modely operující s průběhem šíření v čase. Tyto metody jsou spíše „experimentální“ a příliš náročné na nutné znalosti daného druhu, přičemž je obtížné vytvořit obecný model aplikovatelný na více druhů. *Statické korelativní modely* jsou naopak založené na analýze vztahu aktuálního rozšíření

(prostorové distribuce) druhu (např. presence/absence, biomasa, pokryvnost, atd.) k různým faktorům prostředí hledající časově nezávislou rovnováhu a jsou v tomto ohledu mnohem univerzálnější a robustnější.

Samotný proces sestavení predikčního modelu je zpravidla složen z několika kroků (Obr. 3.)

1. Tvorba koncepčního modelu: např.: volba zkoumaného druhu, příp. způsobu sběru dat, volba území a měřítka analýzy, volba a úprava vstupních dat
2. Statistická formulace analýzy: výběr odpovídající modelovací techniky na základě předchozího kroku
3. Tvorba modelu: tvorba modelu na trénovacím (kalibračním) souboru dat a ověření jeho výsledků na testovacím (validačním) souboru dat
4. Interpretace výsledků modelu, zhodnocení jeho omezení

Obr. 3. Schéma tvorby modelu (Guisan & Zimmermann 2000).



3.3.2. Přehled modelovacích technik

Současný počet dostupných metod pro modelování druhové distribuce je obrovský (Guisan & Zimmermann 2000; Guisan & Thuiller 2005, Franklin 2009) a vzájemné hodnocení jejich predikčních schopností zůstává v oblasti ekologie a ochrany přírody i nadále velmi potřebné (Vaughan & Ormerod 2005; Elith *et al.* 2006, Franklin 2009, Peterson *et al.* 2011). Vzhledem k velkému počtu těchto metod a jejich neustálému rozvoji následuje pouze stručný přehled těch nejznámějších.

GLM (Generalized Linear Models) jsou matematickým rozšířením klasických lineárních modelů s větší tolerancí pro různé distribuční vlastnosti vysvětlovaných proměnných. Jsou založeny na vztahu průměru vysvětlované proměnné a lineární kombinaci vysvětlujících proměnných (tzv. „link function“). Narozdíl od klasických lineárních modelů mohou data pocházet kromě normálního rozdělení také z některého z exponenciálních rozdělení (Guisan *et al.* 2002). Právě díky tomu našly GLM široké uplatnění v SDM, neboť řada vysvětlujících proměnných nespĺňuje kriteria normálního rozdělení, a lze je po jejich transformaci do jiného rozdělení využít. Nejen díky tomu je řada autorů označuje za jedny z nejvhodnějších modelů pro modelování druhové distribuce (např. Guisan & Zimmermann 2000; Guisan *et al.* 2002, Elith *et al.* 2006), což dokládá i jejich nejčastější využití v SDM (Sadia *et al.* 2015).

GAM (Generalized Additive Models) jsou neparametrickým rozšířením GLM podobně využívajícím „link function“ a „vyhlazení“ funkce vysvětlujících proměnných. Jejich hlavní výhoda spočívá ve schopnosti vyrovnat se se silně nelineární odpovědí na vysvětlující proměnné. Jsou založeny na vztahu průměru vysvětlované a lineární kombinaci vysvětlujících proměnných (Guisan *et al.* 2002). Ve srovnání s GLM poskytují ve většině případů lepší výsledky (Austin 2002; Ferrier *et al.* 2002; Araújo *et al.* 2005; Meynard & Quinn 2007). Pro vytváření modelů potenciálního rozšíření druhů jsou ve spojení s GIS využívány již dlouhou dobu (Franklin 2009) pro široké spektrum testovaných otázek a taxonů.

MARS (Multivariate Adaptive Regression Splines) jsou kombinací GAM a regresních stromů. Gradient odpovědi závisle proměnné na vysvětlující proměnné je při výpočtu

nejprve automaticky rozdělen na jednotlivé úseky, pro které je pak samostatně spočítán regresní model. To umožňuje zachytit i velmi komplexní odpovědi, interakce či stavy, kdy se koeficient funkce odpovědi závisle proměnné s průběhem vysvětlujících proměnných mění (Friedman 1995). Tato technika je vhodná zejména při velkém počtu vysvětlujících proměnných a obsáhlém souboru záznamů o výskytu druhu, zejména oproti GAM (Leathwick *et al.* 2006, Elith & Leathwick 2009). Přes určité výhody byla tato technika dosud využita pouze v několika studiích (vzhledem k nedávnému využití v SDM), nicméně o to více zaměřených na její popis a srovnání s ostatními predikčními modely (Leathwick *et al.* 2006; Prasad *et al.* 2006).

CART (Classification And Regression Trees) jsou podobně jako předchozí metoda součástí obecnějšího rámce technik nazývaného rozhodovací stromy (Decision Trees) a pro SDM začaly být využívány relativně nedávno. CART jsou jakousi obdobou mnohonásobně regrese, kdy je vysvětlována proměnná pouze jedna, vysvětlujících pak několik. Výhodou této metody (oproti regresi) je méně požadavků na kvalitu vysvětlujících proměnných. Pokud je závislá proměnná kvantitativní, je počítán regresní strom. Pokud je kvalitativní, jde o klasifikační strom (Breiman 1984). Další výhodou je jejich neparametričnost, jednoduchá interpretace, možnost pracovat s kategoriálními i spojitými prediktory a tolerance k odlehkým hodnotám (Franklin 2009). Nevýhodou je naopak poměrně vysoká nestabilita, kdy i malá změna v datech může vést k rozdílnému stromu (Prasad *et al.* 2006).

Nadstavbou nad rozhodovacími stromy jsou rozhodovací lesy (Random forests). Mohou být použity pro klasifikaci i regresi a odstraňují některé problémy, které nastávají při použití stromů, zejména jejich nestabilitu. Tím se však zároveň ztrácí hlavní výhoda stromů, kterou je jejich přehlednost. Lesy se používají především pro predikci a zjištění významnosti prediktorů. Regresní les je pak tvořen z regresních stromů a výsledná hodnota daného pozorování je většinou definována jako vážený průměr regresních funkcí jednotlivých stromů (Hastie *et al.* 2009). Mezi nejznámější lesy užívané v SDM patří Bootstrap Aggregating (Breiman 1996), BRT (Boosted Regression Trees; Freund & Schapire 1996) a Random Forests (Breiman 2001).

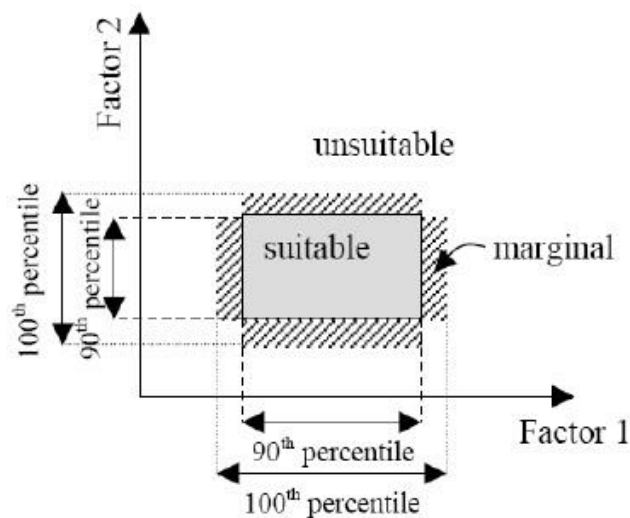
GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Production) si lze představit jako sadu pravidel schopnou poradit si s málo strukturovanými daty, nevhodnými pro klasické statistické metody a gradientové analýzy (Sánchez-Flores 2007). Tato metoda, pracující výhradně s presenčními daty, hledá náhodné vazby mezi presencí/absencí druhu a hodnotami environmentálních proměnných a vytváří sadu pravidel pro predikci (Stockwell & Peters 1999). Dle některých autorů má tato metoda za určitých okolností silnou tendenci k „overpredikci“ (snaze nadhodnocovat výsledky), což se projeví i ve výpočetních chybách (Hernandez *et al.* 2006; Elith & Graham 2009).

ANN (Artificial Neural Networks) jsou systémy chovající se jako nelineární regresní modely s mnoha parametry. Využívají model neuronové sítě s libovolným množstvím vstupních, výstupních a skrytých uzlů, kterými data prochází. Výsledkem je numerický výstup či klasifikace (Franklin 2009). Častěji než pro modelování potenciálního rozšíření bývají tyto metody využívány ke klasifikaci. Modely založené na neuronových sítích nejsou pro modelování rozšíření druhů tak používané jako například již zmíněné GLM a GAM. V současné době se rychle rozvíjejí a oproti ostatním mají pro modelování některé výhody. Mezi ně patří například identifikace nelineární odpovědi proměnných prostředí a schopnost zpracovávat zároveň více typů proměnných (Pearson *et al.* 2002). Nevýhodou je pak poměrně náročné testování všech nastavení sítě a zjištění objektivitu modelu, které vyžaduje určité zkušenosti. Také prediktory vstupující do modelu jsou buď spojité popř. binární, přičemž neuronové sítě neumí pracovat s kategoriálními vstupy.

EO (Environmental envelopes) se používají především ke zjištění optimální distribuce určitého druhu tak, že definují mnohorozměrný prostor („hyperprostor“; Obr. 4.) environmentálních proměnných, ve kterém se daný druh pravděpodobně nachází (model navíc pracuje pouze s daty o výskytu druhu, nikoliv s daty o jeho absenci). Tyto obálky jsou definovány lineárně (ohraničeny přímkami, rovinami, atd.) a jsou často součástí specializovaných softwarových balíčků umožňujících spolupráci s GIS (Guisan & Zimmermann 2000). Jedním z nejčastěji používaných modelů v rámci EO je BIOCLIM, který k vytvoření obálky používá pouze klimatických proměnných (Busby 1991), což může vést k silnému zjednodušení ve snaze zachytit biotop druhu (Baumont *et al.* 2005).

Přesto může v určitých ohledech poskytovat lepší výsledky než MaxEnt (Booth *et al.* 2014). Pro přesnější zachycení environmentálního prostoru sledovaného druhu vyvinuli Walker & Cocks (1991) model HABITAT použitím multidimenzionální polygonální obálky. Guisan & Zimmermann (2000) ve své práci poukazují na velmi podobné výsledky obou metod. Jiným přístupem je model DOMAIN. Obálky jsou zde založeny na Gowerově metrice, která indikuje stupeň podobnosti mezi novou lokalitou a lokalitou již klasifikovanou (Carpenter 1993), navíc se ukázaly jako vhodnější pro případ omezeného množství záznamů o výskytu druhu (Guisan & Zimmermann 2000). Další metodou je LIVES, která předpokládá, že je výskyt druhu určen pouze environmentálním faktorem, který nejvíce ovlivňuje jeho distribuci (Graham *et al.* 2008). Tento faktor je určen na základě minimální podobnosti s ostatními faktory prostředí pomocí upravené Gowerovy metriky (Carpenter 1993; Li & Hilbert 2008).

Obr. 4. Dvourozměrné zobrazení environmentální obálky (Skidmore *et al.* 1996).



SVM (*Support Vector Machines*) je semiparametrická metoda vhodná především pro klasifikaci do menšího počtu skupin, lze ji však rovněž použít pro regresi. Tento algoritmus je většinou určen pro řešení problému dvou tříd (presence/absence), kde se SVM snaží definovat „nadrovinu“ ve vícedimenzionálním prostoru, která tyto třídy odděluje (Guo *et al.* 2005). V tomto smyslu je jistou analogií diskriminační analýzy (Franklin 2009). Právě nalezení rozdělovací nadroviny může být za určitých okolností

problémem, který lze minimalizovat použitím vhodných optimalizačních algoritmů (Guo *et al.* 2005). I přes dosud omezené využití SVM v SDM byly prokázány uspokojivé výsledky této metody při méně než 40 záznamech o výskytu (Drake *et al.* 2006). Podobné a lepší výsledky SVM zaznamenává studie srovnávající více metod predikujících šíření invazních patogenů v lesním ekosystému (Guo *et al.* 2007).

MAXENT (Maximum Entropy) začal být užíván v SDM relativně nedávno, přesto je v současnosti nejpoužívanější modelovací algoritmus (Sadia *et al.* 2015), implementovaný do uživatelsky přívětivé softwarové aplikace (Phillips *et al.* 2006; Phillips & Dudík 2008; Elith *et al.* 2011). MAXENT odhaduje druhovou distribuci nalezením distribuce maximální entropie, s přihlédnutím k omezení, že očekávaná hodnota každé environmentální proměnné (nebo její transformace) odpovídá jejímu empirickému průměru (Phillips *et al.* 2006). Tato metoda vyvolala velký zájem poté, co se ukázala její vysoká predikční přesnost, v porovnání s většinou metod, pracujících pouze s presenčními daty (např. Elith *et al.* 2006; Gibson *et al.* 2007; Elith & Graham 2009). Navíc se ukázalo, že je tyto výsledky schopna poskytnout i v případě velmi malého počtu záznamů o výskytu (Hernandez *et al.* 2006; Pearson *et al.* 2007). Přes určité metodické nedostatky této metody a mnohdy neuvážené používání (např. Royle *et al.* 2012, Yackulic *et al.* 2013), byla shledána matematickým ekvivalentem dobře známých zobecněných lineárních modelů (Renner & Warton 2013).

ENFA (Ecological Niche Factors Analysis) je technikou výhradně pro presenční data. Jde o metodu založenou na vícerozměrném popisu lokalit s výskytem druhu (obdoba PCA). Určí se centroid výskytu druhu (střed env. podmínek, nejvhodnější pro výskyt druhu) a centroid celého prostoru env. podmínek (jako výběr os, vysvětlujících největší variabilitu dat). Výsledkem rozdílu centroidů je tzv. „marginality of niche“ sledovaného druhu (Hirzel *et al.* 2002). I přes jisté výhody je tato metoda (podobně jako GARP) náchylná k příliš optimistickým predikcím zejména v porovnání s GLM a GAM (Zaniewski *et al.* 2002; Olivier & Wotherspoon 2006).

3.3.3. Srovnání modelovacích technik

Vzhledem k množství dostupných modelovacích technik je před jejich použitím důležité vzít v úvahu, zda/do jaké míry se jejich výsledky mohou lišit. Nicméně otázka „Která metoda je nejvhodnější/nejlepší?“, zůstává i přes intenzivní výzkum v této oblasti nadále nezodpovězena. Řada provedených studií totiž ukázala podstatně odlišné výsledky (např. Thuiller 2003; Segurado & Araújo 2004; Thuiller *et al.* 2004; Elith *et al.* 2006; Pearson *et al.* 2006; Tsoar *et al.* 2007; Thuiller *et al.* 2009). Rozdíly mezi jednotlivými technikami byly závislé například na tom, zda: (1) byla pro modelování použita presenční i absenční data nebo pouze data presenční (Pearson *et al.* 2006), (2) byla v případě nepoužití absenčních dat použita výhradně data presenční, nebo tzv. „pseudoabsence“ (lokality s předpokládanou, nikoliv prokázanou absencí výskytu zkoumaného druhu; Elith *et al.* 2006), (3) zda byl použitý model parametrický či neparametrický (Segurado & Araújo 2004) nebo (4) jak model extrapoloval rozsah dat v rámci jeho kalibrace (Pearson *et al.* 2006).

Volba odpovídající modelovací techniky závisí navíc do značné míry na konkrétním cíli modelování (Peterson *et al.* 2011, Guisan *et al.* 2013). Například Elith *et al.* (2006) hodnotil schopnost modelovací techniky simulovat *aktuální* distribuci pomocí běžných statistických testů porovnávajících modely na základě schopnosti správně určit presenci a absenci výskytu. Pearson *et al.* (2006) naopak mezi sebou hodnotil prediktivní výkon modelovacích technik pouze na základě jejich schopnosti správně určit pozorovaný výskyt (presenci) jedince. Ve své studii vycházel z přesvědčení, že účelem modelování by měla být identifikace *potenciální* distribuce druhu a že místa s predikovanou absencí se časem mohou stát vhodným biotopem. S ohledem na výše uvedené rozdíly je problematické rozhodnout, který model je obecně „nejlepší“ (tzn. je schopen nejlépe identifikovat komplexní vztahy ve vstupních datech).

Někteří z autorů doporučují modelovat druhovou distribuci užitím více modelovacích technik současně („consensus forecasting“), aby bylo možné kvantifikovat chyby vyplývající z volby některé z nich, nebo mezi nimi nalézt případnou shodu (např. Elith *et al.* 2006; Franklin 2009; Thuiller 2003, 2009). Například Marmion *et al.* (2009) ověřili, že prostý nebo vážený průměr výsledků více modelovacích metod vedl k lepší a spolehlivější predikci oproti výsledkům jednotlivých metod. Obecně je pak nejdůležitější,

pochopit správně předpoklady a chování použité modelovací techniky, tak aby byl jejich výsledek co nejpřesněji interpretován.

3.4. Hodnocení modelů

Hodnocení přesnosti modelované predikce je obecně označováno termínem „validace“ a je důležitým krokem v tvorbě modelu (Araújo & Guisan 2006). Validace modelu nám zpravidla umožňuje určit vhodnost modelu pro konkrétní účel využití či vzájemně modelovací techniky porovnat (Pearce & Ferrier 2000). Tato kapitola popisuje různé strategie rozdělení dat, v rámci kterých může být přesnost modelu testována, a především pak různé přístupy, kterými je přesnost modelů testována. Podobně jako v předchozí kapitole neexistuje jediný „nejlepší“ přístup, který lze pro hodnocení přesnosti predikce doporučit. Jejich volba je opět do značné míry závislá na cíli modelování, typu vstupních dat a typu modelovací techniky (Elith & Leathwick 2009).

Tvorba testovací sady dat

Za účelem testování prediktivní přesnosti modelů je nezbytné mít k dispozici data, na kterých lze výsledek nezávisle ověřit. Tato data jsou obecně označována jako *testovací* kvůli rozlišení od dat *trénovacích* (kalibračních), která slouží k vytvoření modelu. V řadě studií je přesnost predikce modelu testována na testovacích datech, která pocházejí ze stejného datového vzorku jako data trénovací, což může dle některých autorů vést k nadhodnocení výsledku predikce (Araújo *et al.* 2005, Roberts & Hamann 2012; Eskildsen *et al.* 2013). V ideálním případě by testovací data měla být nezávislá na datech kalibračních a pocházet například z: (1) jiného časového období (např. Fleishman *et al.* 2002, Araújo *et al.*, 2005; Eskildsen *et al.* 2013; Smith *et al.* 2013), (2) jiného regionu (Peterson 2003), (3) jiného prostorového rozlišení (např. Araújo *et al.* 2005; Seguardo & Araújo 2004) nebo (4) by měla být sbírána v rámci jiného terénního průzkumu či různými pozorovateli (Elith *et al.* 2006, Newbold *et al.* 2010).

V praxi je získání nezávislého trénovacího a testovacího vzorku dat velmi obtížné (málo záznamů o ne/výskytu druhu), a proto oba vzorky často pocházejí ze stejného vstupního datového souboru, vytvořeného pomocí některé z technik jejího dělení (Guisan & Zimmermann 2000, Newbold 2010). Nejjednodušší je rozdělit původní soubor

dat na trénovací a testovací vzorky náhodně (např. Pearson *et al.* 2002) nebo prostorově (např. Peterson & Shaw 2003). Vzájemný poměr dat v obou vzorcích bývá často zvolen subjektivně (Hastie *et al.* 2009). S ohledem na celkový počet dostupných dat je většinou zvoleno 70-75% dat na trénování modelu a zbývajících 25-30% dat na jeho testování. Alternativou jednorázového dělení dat bývá „Bootstrapping“, pomocí kterého jsou data z původního souboru dat vybírána opakovaně a náhodně (Pearce & Ferrier 2000). Další užitečnou a často používanou metodou k rozdělení původního souboru dat je tzv. „Cross-validation“ (křížová validace) - konkrétně „k-fold crossvalidation“, kdy je původní datová sada náhodně rozdělena do k podsad ($k > 2$), přičemž je z těchto podsad vybrána jedna jako testovací a na ostatních je model trénován (proces je následně opakován k krát, kde je každá z k podsad použita právě jednou pro trénování modelu; Fielding & Bell 1997). Extrémním případem předešlé techniky je tzv. „Leave-one-out crossvalidation (někdy označovaná jako „Jack-knife“), kdy je z původního souboru dat vybrán vždy jeden vzorek (výskyt) pro testování modelu a zbytek pro jeho trénování (Rykiel 1996). Obecně je křížová validace vhodnější pro menší datové soubory (Pearson *et al.* 2007), naopak pro velké datové soubory se doporučuje spíše bootstrap (Hastie *et al.* 2009). Současně je výhodou křížové validace v tom, že pro testování modelu používáme vždy nezávislý datový soubor.

3.4.1. Měření přesnosti modelů

Pro určení spolehlivosti modelu byla vyvinuta celá řada indexů. Primárním výstupem predikčních modelů jsou nejčastěji mapy ze spojitých dat (výskyt druhu vyjádřen např. pravděpodobností 0 - 100%) a lze je hodnotit pomocí tzv. *threshold-independent* indexů. V mnohých případech je třeba spojitý výsledek rozdělit zvolením odpovídající diskriminační hladiny (threshold) do binární podoby (ne/výskyt) a dále ho hodnotit pomocí *threshold-dependent* indexů (Liu *et al.* 2009).

Threshold-independent indexy

V případě, že je výsledek modelování spojitý, hodnocení jeho přesnosti pomocí metrik odvozených z matice změn bude citlivé na výběr metody stanovující

diskriminační hladinu pro převod výsledku do binární podoby, čímž může dojít ke ztrátě části informací (Fielding & Bell 1997; Guillera-Aroita *et al.* 2015). Proto je často vhodnější odvodit testovací statistiku, která v hodnocení modelu počítá s celým spektrem možných diskriminačních hladin. Toho lze dosáhnout pomocí statistiky známé jako AUC (*Area Under the ROC Curve*), která je v současnosti k tomuto účelu v SDM nejčastěji využívána. AUC je odvozena z grafu ROC (*Receiver Operating Characteristic curve*) křivky. ROC křivka vyjadřuje vztah mezi specificitou a senzitivitou při různých hodnotách diskriminačních hladin. Hodnotu AUC představuje suma plochy pod ROC křivkou nabývající hodnot od 0,5 do 1, kdy je možné hodnoty 0,5 vykládat jako náhodnou předpověď, hodnoty vyšší ukazují lepší výsledky než náhodné. Právě hodnota AUC se používá pro srovnání modelů, nejčastěji u logistické regrese nebo klasifikačních modelů. AUC se interpretuje jako pravděpodobnost, že když model vybere náhodně jedno pozitivní a jedno negativní pozorování (v SDM je to náhodně vybraná lokalita výskytu druhu a lokalita, kde se druh nevyskytuje), pak model přiřadí vyšší skóre pozitivnímu pozorování. K testování AUC lze použít Mann-Whitney nebo Wilcoxonův test, popisující celkovou schopnost modelu rozlišovat mezi dvěma případy - ne/výskytem (Hanley & McNeil 1982). AUC hodnoty 0,5-0,7 jsou považované za malé (špatný výkon modelu), 0,7-0,9 za střední a >0,9 za vysoké (Swets 1988; Manel *et al.* 2001). I když je AUC v současnosti nejpoužívanější přesnostní metrikou výkonu prediktivního modelu (Sadia *et al.* 2015), nedokáže vyjádřit všechny aspekty tohoto rozdílu (např. rozsah a závažnost chyb, jejich prostorové rozložení, kalibrace modelu; např. Austin 2007; Lobo *et al.* 2007, 2008; Jiménez-Valverde 2012). Tyto aspekty mohou být hodnoceny pomocí některého z dalších threshold-independent indexů.

Mezi takové lze zařadit například standardní Pearsonův korelační koeficient, který je v případě binárního charakteru jedné z proměnných nazýván „biserial correlation“ (Elith *et al.* 2006; Elith & Graham 2009). Výhodou této korelace mezi pozorovaným ne/výskytem a pravděpodobností modelované predikce je fakt, že bere v úvahu velikost rozdílu mezi predikcí a pozorováním, zatímco AUC pracuje pouze s hodnotou. K hodnocení modelů lze využít také Spearmanův korelační koeficient (Phillips *et al.* 2009).

V případě spojité závisle proměnné lze k odhadu přesnosti predikce (variability vysvětlené modelem) využít i měření běžně používané u regrese. Jde například o koeficient determinace a devianci běžně používané v GLM a GAM (Franklin 2009).

Threshold-dependent indexy

Pokud je výsledek modelu v binární podobě, je možné testovat jeho přesnost pomocí indexů odvozených z tabulky matice změn (viz Obr. 5). Z toho důvodu může být výhodné převést spojité výsledky do binární podoby pomocí odpovídající diskriminační hladiny určující rozmezí mezi predikovaným výskytem a nevýskytem druhu (Manel *et al.* 2001).

Obr. 5. Matice změn („confusion matrix“) s dvěma typy predikčních chyb: (b) falešná pozitivita (chyba I. druhu) a (c) falešná negativita (chyba II. druhu).

		pozorovaný	
		ano	ne
predikovaný	ano	<i>a</i>	<i>b</i>
	ne	<i>c</i>	<i>d</i>

V současné době je pro výběr odpovídající diskriminační hladiny používána řada metod (Liu *et al.* 2009), přičemž tím nejjednodušším je stanovit libovolnou hladinu. To je však ve většině případů velmi subjektivní způsob a postrádá ekologické opodstatnění (Liu *et al.* 2005). Mezi další jednoduché metody patří například diskriminační hladina „*Lowest predicted value*“ (LPV), která je definována jako nejnižší předpovězená hodnota pravděpodobnosti spojená s některým ze záznamů o výskytu druhu. *Sensitivita* (Se) definovaná jako pravděpodobnost, že model správně predikuje pozorování (presenci) druhů (jde o podíl správně přiřazených presencí, ze všech pozorovaných presencí) nebo naopak *specificita* (Sp), definovaná jako pravděpodobnost správné predikce absence výskytu (tj. podíl správně přiřazených absencí, ze všech pozorovaných absencí). Obě metriky jsou velmi úzce spjaty s chybou I. a II. Druhu (Liu *et al.* 2009). Měření obecné

přesnosti (*overall accuracy* - OA) je jednou z nejčastěji používaných metod měření přesnosti modelu rozšířené v řadě vědeckých oborů včetně ekologie. Jde o pravděpodobnost, že je pozorování správně předpovězeno. Tento index nicméně nezohledňuje velikost skupin ani rozdílnost oproti náhodnému výsledku, a proto může dojít k nadhodnocení, či podhodnocení kvality výsledku (Fielding & Bell 1997). Další široce užívanou metrikou je Kohenovo kappa (Cohen 1960) jako řešení nadhodnocení přesnosti OA. Kappa je vhodnou metrikou, pokud mají všechny chyby v matici stejnou důležitost. V případě, kdy se může význam chyb lišit, je lepší použít vážené Kappa. Určitým úskalím může být subjektivní nastavení těchto vah (Couto 2003). Odds Ratio (OR) je široce používaným měřením představujícím míru rizika. Je definováno jako podíl pravděpodobnosti výskytu jevu k pravděpodobnosti jeho nevýskytu pro dvě různé hodnoty nezávisle proměnných (Fielding & Bell 1997). Odds Ratio není definováno v případě, že je falešná pozitivita nebo falešná negativita rovná nule, což může nastat při velmi vysoké přesnosti modelu (Liu *et al.* 2009).

Výběr odpovídající diskriminační hladiny je do značné míry závislý na typu vstupních dat a výzkumné otázce, která má být zodpovězena. V případě použití presenčních i absenčních dat je obecně žádoucí vyvážit počet pozorovaných presencí (výskytu) a absencí (nevýskytu), které jsou modelem správně predikovány, a tak maximalizovat shodu mezi pozorovanou a predikovanou distribucí druhu. Naopak v případě stanovení diskriminační hladiny pouze s pomocí presenčních dat je třeba maximalizovat počet pozorovaných presencí, které jsou modelem správně predikovány, spíše než minimalizovat počet absencí, které byly nesprávně predikovány jako presence (protože některé absence mohou být zaznamenány ve zdánlivě vhodném prostředí (Pearson *et al.* 2006).

Podrobný popis těchto a dalších metod, včetně jejich srovnání a doporučení pro jejich výběr, popisuje např. Bean *et al.* (2012) nebo Liu *et al.* (2005, 2009, 2011).

3.4.2. Problémy v modelování

I přes značné rozšíření SDM se stále neodstranila řada problémů, které ho provázejí buď již od počátku, nebo vznikly v průběhu jeho rychlého a intenzivního vývoje. Tyto problémy lze nejčastěji spojit s neurčitostí a chybami v použitých datech, výběru metod, jejich subjektivnímu vyhodnocení nebo interpretaci výsledku (Beale & Leannon 2012; Ray & Burgman 2006). Částečná neurčitost je navíc dána specifickým vnitřním mechanismem každé z modelovacích technik počítajících predikci jako průměrný odhad pro konkrétní území, přičemž nelze očekávat, že by byl tento problém v blízké budoucnosti vyřešen (Franklin 2009, Peterson *et al.* 2011)

Popisem chyb spojených s modelováním druhové distribuce se ve svých studiích věnovala řada autorů. Jedním z prvních byl Austin (2002), který poukazuje na špatné propojení statistiky a ekologie v rámci SDM mající za následek použití nevhodných modelovacích technik. Stejný autor se tomuto tématu věnuje i ve své další studii, ve které opět poukazuje na nedostatečné „ekologické ukotvení“ SDM, problematický výběr environmentálních proměnných a modelovacích metod a jejich vzájemné srovnání (Austin 2007). Podobně Jimenez-Valverde *et al.* (2008) kritizují neuvážené používání velkého množství modelovacích technik a jejich vzájemné porovnání, nejasnosti v pochopení rozdílu mezi modelováním potenciální a aktuální distribuce, častou absencí podrobného koncepčního a metodologického rámce v publikovaných studiích. Rocchini *et al.* (2011) ve své práci naopak poukazují na nedostatky při tvorbě predikčních map, zejména pak v opomíjení popisu a kvantifikaci míry jejich neurčitosti. Guisan *et al.* (2006) kritizují časté ignorování nebo nevhodné zohlednění prostorových vztahů mezi daty a druhy, jako například prostorovou autokorelaci dat, šíření a migraci druhů, zohlednění biotických a abiotických interakcí.

Výše uvedená kritika nedostatků a chyb v modelování druhové distribuce je pouze výčtem několika z nich (viz např. také Barry & Elith 2006; Beale & Leannon 2012; Cayuela *et al.* 2009; Godsoe 2012; Graham *et al.* 2008; Lobo *et al.* 2010; Newbold 2010; Oliver *et al.* 2012; Wisz *et al.* 2008; Yackulic *et al.* 2012) a jen dokazuje intenzivní (resp. spíše bouřlivý) vývoj této problematiky.

3.5. Budoucí výzvy

V současné době je SDM široce rozšířenou metodou tvořící závěry o rozšíření druhů v závislosti na rozdílných ochrannářských, ekologických a evolučních procesech (Zimmermann *et al.* 2010, Franklin 2013). Mnoho úsilí bylo dosud věnováno zejména zlepšení statistické a metodologické stránky SDM zahrnující: implementaci nových statistických metod (Phillips *et al.* 2006; Prasad *et al.* 2006; Elith *et al.* 2009), vlivu plánu vzorkování na výkon modelu (Edwards *et al.* 2006; Guisan *et al.* 2006), vlivu velikosti vzorku na přesnost modelů (Stockwell & Peterson 2002; Zimmermann *et al.* 2007; Wisz *et al.* 2008), odstranění prostorové autokorelace (Dormann *et al.* 2007), srovnání statistických metod v SDM (Elith *et al.* 2006) nebo hodnocení modelů (Segurado & Araújo 2004; Allouche *et al.* 2006; Smulders *et al.* 2010). Během posledního desetiletí bylo navíc poukázáno na řadu nevyřešených problémů (Austin 2002, 2007; Pearson & Dawson 2003; Guisan & Thuiller 2005; Araújo & Guisan 2006; Lobo *et al.* 2007, 2010; Elith & Graham 2009; Elith & Leathwick 2009), které jsou v současných studiích SDM zohledněny se střídavými úspěchy (Zimmermann *et al.* 2010). Mnohem méně autorů se ve svých studiích zabývalo přímým řešením ochrany druhů nebo makroekologickými a evolučními koncepty a teoriemi, vyjma teorie niky (Zimmermann *et al.* 2010). Stále ještě zbývá prozkoumat řadu nejasností, což by mělo vést ke zvýšení důvěry ve výsledky SDM (Araújo & Guisan 2006; Franklin 2013). Na tyto nejasnosti a možné budoucí směry jejich průzkumu upozorňuje několik studií.

Dle Araújo & Guisan (2006) by mělo jít například o (1) jasné definování niky v SDM (fundamentální/realizovaná); (2) zlepšení plánu vzorkování dat; (3) zlepšení parametrizace modelovacích strategií; (4) zlepšení výběru vhodného modelu spolu s prediktory a (5) zlepšení technik vyhodnocení modelů. Zimmermann *et al.* (2010) ve své práci představují 9 studií, pocházejících z workshopu v Riederlapu (2008), které svým obsahem výrazně přispívají k rozvoji nových trendů ve využití a aplikaci SDM. Předmět jejich zájmu je sdružen do pěti oblastí: (1) ověření platnosti equilibria jako jednoho ze stěžejních předpokladů v SDM (Graham *et al.* 2010; Svenning *et al.* 2010); (2) ověření stability niky během evoluce (Pearman *et al.* 2010); (3) vliv a zahrnutí biotických interakcí/prediktorů do SDM (Meier *et al.* 2010; Pellissier *et al.* 2010); (4) potřeba vhodného plánu vzorkování (Albert *et al.* 2010; Le Lay *et al.* 2010) a (5) potřeba

využití SDM v modelování druhových invazí (Richardson *et al.* 2010; Vicente *et al.* 2010; Václavík & Meentemeyer 2012). Naopak studie Guisan & Thuiller (2005) poukazuje na potřebný rozvoj SDM zejména v těchto směrech: (1) průzkum jiných pohledů na vztah mezi konceptem niky a druhovou distribucí (např. pomocí disperzních limitů a dynamiky rozvoje a propadu); (2) posouzení, jak blízko má modelovaný druh k *equilibriu*; (3) posouzení vlivu konkurence na omezení distribuce druhu podél gradientu prostředí; (4) hodnocení vhodnosti různých mapových měřítek v závislosti na chování druhu, schopnosti jeho disperze, rozsahu studované oblasti a povaze dat; (5) vylepšení pracovního rámce pro hodnocení chyb a nepřesností v SDM. Také Elith & Leathwick (2009) na závěr své práce popisují několik doporučení a předpokladů budoucího rozvoje SDM. (1) je třeba redukovat nepřesnost modelů, blíže jí charakterizovat a zhodnotit její vliv na rozhodování; (2) dojde k rozvoji nových technik a statistik pro výběr a hodnocení modelů; (3) bude rozšířeno využití výhradně presenčních dat a dojde k dalšímu rozvoji metod pro řešení chyb a vyhodnocování výsledků; (4) cyklus vývoje, implementace a hodnocení (zahrnující experimentální testování) by mohl pomoci pochopit a posílit vazby na ekologickou teorii a přispět k rozvoji ekologicky důležitých prediktorů; (5) mnoho aplikací by mohlo mít užitek z pokroku v modelování biotických interakcí a dalších ekologických procesů; (6) pokud má být SDM použito pro extrapolaci dat, je třeba více zhodnotit, zda se pro tento účel hodí. Je třeba opatrně vyvíjet cílené studie, zaměřené na sledování výkonu modelů v rozdílném prostorovém/časovém měřítku a míře *equilibria*.

4. VÝSLEDKY DISERTAČNÍ PRÁCE

- I. Mikolaš M., Kalafusova I., **Tejkal M.**, Černajova I., Michalova Z., Hlasny T., Barka I., Zrnikova K., Bače R. & Svoboda M. (2013). Stav habitatu jadrovej populácie hlucháňa hôrneho (*Tetrao urogallus*) v Západných Karpatoch: Je ešte pre hlucháňa na Slovensku miesto? *Sylvia* 49: 79–98.
- II. **Tejkal M.**, Mikoláš M. & Volf O. (2015). Fragmentace prostředí a její vliv na populaci tetřeva hlušce na Šumavě a v Bavorském lese. (*Sylvia* - přijato).
- III. **Tejkal M.**, Mikoláš M., Kuemmerle T., Griffiths P., Svoboda M., Leitão P. J., Hlásny T. & Morrissey R. C. (2015). Logging impacts on capercaillie (*Tetrao urogallus*) habitat distribution and connectivity in the Carpathians. (Recenzní řízení v *Biological Conservation*).
- IV. Mikoláš M., Svitok M., **Tejkal M.**, Leitão P. J., Morrissey R. C., Svoboda M., Seedre M. & Fontaine J. B. (2015). Evaluating forest management intensity on an umbrella species: capercaillie persistence in central Europe. *Forest Ecology and Management* 354: 26–34.
- V. **Tejkal M.**, Musil P. & Musilová Z. (2015). Effects of temporally dependent and independent evaluation on the performance of species distribution models. (Recenzní řízení v *Ecological Informatics*).

4.1. Článek I.

Stav habitatu jadrovej populácie hlucháňa hôrneho (*Tetrao urogallus*) v Západných Karpatoch: Je ešte pre hlucháňa na Slovensku miesto?

Mikolaš M., Kalafusova I., Tejkal M., Černajova I., Michalova Z., Hlasny T., Barka I., Zrnikova K., Bače R. & Svoboda M.

Sylvia 49: 79–98 (2013).

Stav habitatu jadrovej populácie hlucháňa hôrneho (*Tetrao urogallus*) v Západných Karpatoch: Je ešte pre hlucháňa na Slovensku miesto?

Habitat conditions of the core population of the Western Capercaillie (Tetrao urogallus) in the Western Carpathians: Is there still place for the species in Slovakia?

Martin Mikoláš^{1, 2}, Ivana Kalafusová^{2, 3}, Martin Tejkal⁴, Ivana Černajová⁵, Zuzana Michalová¹, Tomáš Hlásny^{6, 7}, Ivan Barka^{6, 7}, Katarína Zrníková⁸, Radek Bače¹, Miroslav Svoboda¹

¹ Fakulta lesnická a dřevořáská ČZU v Praze, katedra pěstování lesa, Kamýčka 129, CZ-165 21 Praha 6; e-mail: mikolasm@fld.czu.cz

² PRALES, o. z., Odrnovie 563, SK-013 22 Rosina, Slovensko

³ ŠOP SR, Správa CHKO Strážovské vrchy, Orlové 189, SK-017 01 Považská Bystrica, Slovensko

⁴ Fakulta životního prostředí ČZU v Praze, katedra aplikované geoinformatiky a územního plánování, Kamýčka 129, CZ-165 21 Praha 6

⁵ Přírodovědecká fakulta UK, katedra botaniky, Benátská 2, CZ-128 01 Praha 2

⁶ Národné lesnícke centrum, T. G. Masaryka 22, SK-960 92 Zvolen, Slovensko

⁷ Fakulta lesnická a dřevořáská ČZU v Praze, katedra ochrany lesa a entomologie, Kamýčka 129, CZ-165 21 Praha 6

⁸ Fakulta ekológie a environmentalistiky TU vo Zvolene, katedra plánovania a tvorby krajiny, T. G. Masaryka 24, SK-960 53 Zvolen, Slovensko

Mikoláš M., Kalafusová I., Tejkal M., Černajová I., Michalová Z., Hlásny T., Barka I., Zrníková K., Bače R. & Svoboda M. 2013: Stav habitatu jadrovej populácie hlucháňa hôrneho (*Tetrao urogallus*) v Západných Karpatoch: Je ešte pre hlucháňa na Slovensku miesto? *Sylvia* 49: 79–98.

Územie Nízkyh Tatier a Veľkej Fatry predstavuje jadrovú populáciu hlucháňa hôrneho (*Tetrao urogallus*) v Západných Karpatoch. Po veternej smršti v roku 2004 tu došlo k významným zásahom do jeho habitatu. Pre záchranu tohto vtáčieho druhu sú kľúčové ucelené informácie o kvalite a rozlohe habitatu, ktoré sme spracovali v tejto štúdií, pomocou dvoch metodických prístupov. V rokoch 2011–2012 sme v uvedených pohoriach vykonali hodnotenie prostredia a výskytu tetrao hlucháňa na 666 bodových transektoch umiestnených na línii o dĺžke 132 km. Na posúdenie vhodnosti habitatov na úrovni porastu sme použili index vhodnosti habitatu (HSI). Na vytvorenie modelu vhodného habitatu na úrovni krajiny sme využili komplexný model MaxEnt. HSI na plochách suchého lesa bolo štatisticky významne vyššie v porovnaní s asanovanou plochou. HSI bol najvyšší pre prales, nižší pre hospodársky les a najnižší pre holiny. Z aplikácie modelu MaxEnt vyplynulo, že na úrovni krajiny najlepšie vysvetľovali prítomnosť hlucháňa premenné: priemerná ročná teplota, priemerné júlové zrážky, krajinná pokrývka, nadmorská výška (m n. m.), druhové zloženie porastu a zakmenenie porastu. Potenciálne vhodné územie pre výskyt hlucháňa malo rozlohu 180 km² (16 % lesných porastov modelové-

ho územia). Táto rozloha je pre minimálnu životaschopnú populáciu hlucháňa nedostatočná. Dochádza k fragmentácii habitatu vykonanými lesohospodárskymi zásahmi. Ohrozenie zdrojovej populácie hlucháňa predstavuje ohrozenie celoslovenskej populácie. Je potrebné zabrániť ďalšej strate vhodných porastov a zmeniť spôsob manažmentu.

*The area of the Nízke Tatry and Veľká Fatra Mts. is considered a core population habitat of the Western Capercaillie (*Tetrao urogallus*) in the Western Carpathians. Considerable interventions occurred in this habitat after the windstorm in 2004. We provide complex information about the quality and size of the suitable habitat – representing key data for successful conservation of this species – obtained by two methodological approaches. Habitat characteristics were recorded at 666 points on a 132 km transect during the years 2011–2012. To assess habitat suitability at the level of forest stands, we used the habitat suitability index (HSI). To create a habitat suitability model at the landscape level, we used the complex MaxEnt model. HSI was significantly higher in unmanaged forests affected by bark-beetle, compared to managed areas. The highest HSI values were obtained in primary forests, lower in managed forests and lowest in clear-cuts. Application of the MaxEnt model showed that Capercaillie presence is best explained by the following variables: mean annual temperature, mean July precipitation, type of land cover, altitude, tree species composition, and canopy closure. The potential suitable habitat was 180 km² in size (16% of the forests in the study area). However, this area is not sufficient for a minimum viable population. Furthermore, the suitable habitat is being fragmented by salvage logging practices. The threat to the source population represents a threat to the entire Slovak population of the species. It is crucial to stop further loss of Capercaillie habitats through changes in forest management.*

Keywords: endangered species, forest management, habitat assessment, habitat loss, minimum viable population

ÚVOD

Hlucháň hôrný (*Tetrao urogallus*) je dôležitým elementom prírodného dedičstva Karpát. Populácia hlucháňa najmä v strednej a západnej Európe prudko ustupuje (Storch 2001). Hlucháň je zaradený v prílohe 1 Európskej Smernice o ochrane vtáctva a je na zozname v čerenej knihe väčšiny krajín západnej, strednej a juhovýchodnej Európy (Storch 2000). Nízka reprodukcia spôsobená priamym a nepriamym vplyvom lesného hospodárstva je hlavný dôvod poklesu populácií tetrao hlucháňa v Európe (Wegge et al. 2005), pretože vývojové štádiá nasledujúce po veľkoplošnej ťažbe značne znižujú potravnú ponuku a úkrytové možnosti pre juvenilné jedince (Lakka & Kouki 2009). Na Slovensku boli podľa Sanigu (1994) hlavné príčiny

poklesu hluchánich populácií lesohospodárska činnosť (veľkoplošné holoruby a následný vznik tmavých monokultúr a chemizácia pesticídmi), znečisťovanie ovzdušia, ktoré priamo ovplyvňuje zdravotný stav jedincov a taktiež znižuje potravinovú ponuku hmyzu a rastlín (Porkert 1982), nadmerný lov, vyrušovanie inými ľudskými aktivitami a prirodzené negatívne faktory (napr. predácia). Telemetrické údaje ukázali, že hlucháne počas roka využívajú plochu 132–1207 ha, priemerne 550 ha (Storch 1995). Hlucháň je kvôli obrovským priesorovým nárokom veľmi citlivý na fragmentáciu lesa (Storch 1997, Kurki et al. 2000).

V roku 1972 poľovnícka štatistika uvádzala pre územie Slovenska 3700 kohútov, v roku 1992 bol na Slovensku odhadovaný počet jedincov 1100–2000 (Saniga

1992). Na základe pozorovaní z rokov 1981 až 2003 zaznamenal Saniga (2003) vo Veľkej a Malej Fatre, Kremnických vrchoch, Starohorských vrchoch a Nízkych Tatrách zánik tokanísk a značný pokles početnosti – na 22,1 % u kohútov a na 13,3 % u sliepok z pôvodného stavu. Je jednoznačné, že početnosť hlucháňa na Slovensku klesá. Dnes žije vo fragmentovaných a vzájomne izolovaných populáciách približne 300–600 kohútov (Saniga in litt.). Vážnosť situácie si pre záchranu hlucháňa na Slovensku vyžaduje podrobný plán manažmentu, na ktorý sú potrebné jasné ukazovatele životaschopnosti populácie. Plošný podiel vhodného habitatu vo fragmentovanej krajine je považovaný za dobré merítko životaschopnosti metapopulácie (Hanski 1998).

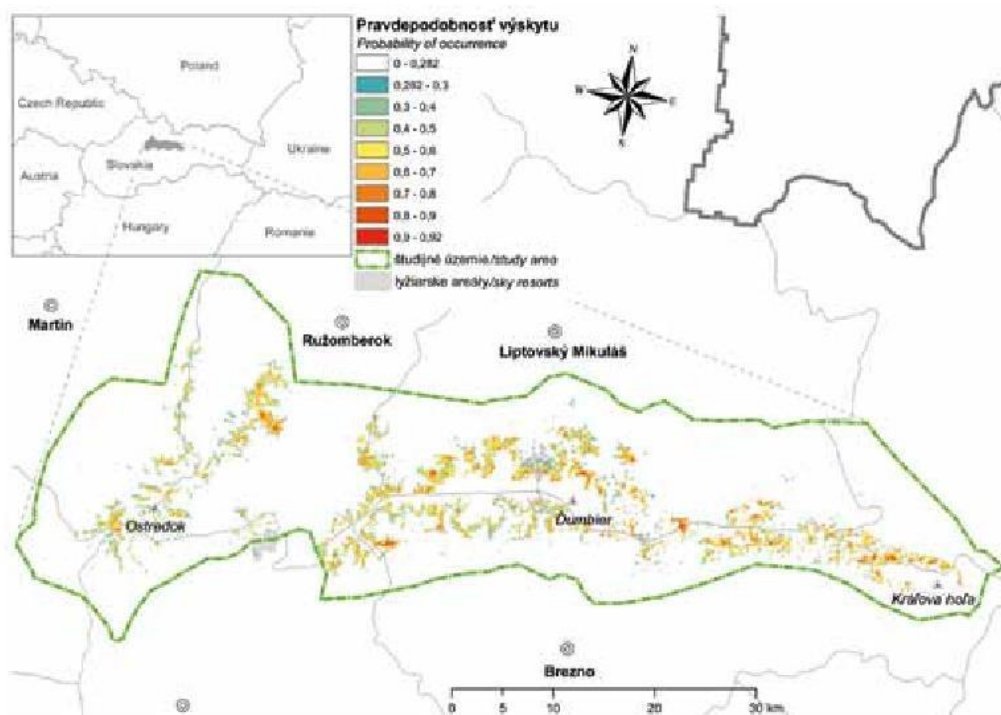
Grimm & Storch (2000) vytvorili stochastický populačný model, ktorého cieľom bolo zistiť, aká veľká je minimálna životaschopná populácia hlucháňa, ak pravdepodobnosť vyhynutia v priebehu 100 rokov má byť nižšia ako 1 %. Model predpovedá minimálnu životaschopnú populáciu s počtom okolo 470 jedincov, vyžadujúcu vhodný habitat s rozlohou až 250 km². Vychádzajúc z týchto parametrov, v podmienkach Slovenska je pre dosiahnutie takejto rozlohy habitatu nutné zachovať prepojenie minimálne medzi Nízkymi Tatrami a Veľkou Fatrou, ktoré by mali slúžiť ako zdrojová populácia. Vetrová smršť z 19. 11. 2004 zasiahla rozsiahlu plochu lesných porastov v študovanej oblasti, najmä v národnom parku Nízke Tatry. Následne došlo ku gradácii podkôrneho hmyzu a spracovaniu kalamity. Celkovo v Nízkych Tatrách od roku 2004 došlo k vzniku odťažovaných plôch s rozlohou viac ako 10 000 ha. Na väčšine územia ešte stále dochádza k spracovaniu kalamity, preto je základnou otázkou prežitia hlucháňa na Slovensku, akým spôsobom sa bude vyvíjať manažment týchto oblastí.

Cieľom tejto štúdie je predložiť komplexné informácie potrebné k záchrane tohto ohrozeného druhu v Západných Karpatoch. Cieľom je (i) vyhodnotiť vplyv kalamičných asanačných opatrení na kvalitu habitatu a výskyt hlucháňa, (ii) zistiť geografické rozšírenie a celkovú rozlohu vhodného habitatu zdrojovej populácie hlucháňa v Západných Karpatoch na úrovni krajiny a (iii) overiť použiteľnosť metodiky indexu vhodnosti habitatu podľa Storch (2002) na území Slovenska pre plánovanie manažmentu na úrovni porastu. Výsledky budú slúžiť ako podporný nástroj pri rozhodovaní o manažmente územia s výskytom hlucháňa hôrneho.

METODIKA

Študovaná oblasť

Lokality výskumu sa nachádzajú v dvoch orografických celkoch – Nízkych Tatrách a Veľkej Fatre, pričom sa študovaná oblasť rozkladá na ploche 1717 km² (obr. 1). Obe pohoria spadajú do Fatransko-tatranskej oblasti (Miklós et al. 2006). Nadmorské výšky stúpajú od 900 do 1550 m n. m. Klíma je charakteristická krátkym letom bohatým na zrážky. Priemerná teplota v júli je 14,5 °C a v januári 5,5 °C. Priemerné zrážky sa pohybujú medzi 1000–1400 mm. V študovanej oblasti dominujú spoločenstvá smrekových lesov čučoriedkových na podzolových typoch pôd, na ne nadväzujú jedľovo-smrekové lesy a jedľové lesy, prípadne na minerálne bohatšom podloží smrekové lesy vysokobylinné (Michalko et al. 1986). Prírodné lesné spoločenstvá sú v súčasnosti v značnej miere premenené na hospodárske lesy, často s pozmenenou druhovou skladbou porastotvorných drevín. Rozsiahle plochy lesov aj na hornej hranici lesa sú ovplyvnené asanačnou kalamičnou ťažbou a chemickými postrekmi.



Obr. 1. Mapa potenciálneho rozšírenia tetrova hlucháňa v študovanom území hodnotená pomocou modelu MaxEnt. Farebná škála vyjadruje pravdepodobnosť výskytu tetrova hlucháňa. Územia, ktoré vyhodnotil model ako nevhodné ($<0,282$), sú reprezentované bielou farbou.

Fig. 1. Map of potential distribution of the Capercaillie in the studied area based on the MaxEnt model. The colour scale indicates probability of Capercaillie occurrence. Areas predicted by the model as unsuitable ($<0,282$) are shown in white.

TERÉNNÉ PRÁCE A ZBER DÁT

Porasty s lokalitami boli vybrané na základe predpokladaného výskytu hlucháňa hôrneho. Terénny prieskum sa uskutočnil v letnom období (júl – september) v rokoch 2011–2012, kedy je plne vyvinutá pozemná vegetácia. Celkovo bolo zmapovaných 666 plôch na 132 km dlhom transekte. Pre hodnotenie kvality habitatu hlucháňa bola zvolená metodika HSI, pretože je to finančne nenáročný nástroj, ktorý je jednoduché použiť aj pre praktický manažment. Územie bolo mapované v transektoch, každých 200 m boli priradené súradnice bodu, na ktorom boli na kruhovej ploche s polomerom 20 m odčítané a podrobne zaznamena-

né všetky kľúčové charakteristiky habitatu hlucháňa podľa metodiky na výpočet indexu vhodnosti habitatu (HSI, Storch 2002): sklon svahu (v triedach 0: $< 5^\circ$, 2: $6-15^\circ$, 3: $26-35^\circ$, 4: $36-45^\circ$, 5: $>45^\circ$), pokryvnosť čučoriedky (%), výška bylinnej etáže (v triedach 1: 1–10 cm, 2: 11–20 cm, 3: 21–30cm atď.), pokryvnosť drevinného zmladenia (v triedach 1: $< 25\%$, 2: 26–50 %, 3: 51–75 %, 4: $>75\%$), sukcesné štádium porastu (1: mladina, 2: žrdkovina, 3: žrdovina, 4: kmeňovina, 5: starý porast, 6: vekovo rôznorodý porast, 0: žiadny les), korunový zápoj (%), drevinové zloženie, prítomnosť medzier v poraste a prítomnosť preferovaných krmných stromov (*Abies alba*, *Pinus sylvestris*, *Pinus mugo*, *Pinus cembra*). Pobytové znaky (trus,

perie, škrupiny, prachovisko atď.) sme hľadali po dobu 10 minút na výskumnej ploche každého bodu. Pokiaľ to bolo možné určiť, zaznamenali sme pohlavie, ako aj sezónu nálezu (podľa druhu konzumovanej potravy). Okrem toho sme na každej ploche určili, či ide o suchý les, odťaženú plochu alebo prales. Tieto informácie sme následne použili k porovnaniu vhodnosti habitatu a využívania habitatu na jednotlivých stanovištiach. Či sa daná výskumná plocha nachádza v pralese/pralesnom spoločenstve, sme určili podľa mapy pralesov Slovenska pochádzajúcou z podrobného mapovania v roku 2009–2010 (www.pralesy.sk). Ako prales je chápaný relatívne nedotknutý les (znaky po bývalej ľudskej činnosti nie sú evidované, alebo sú ťažko identifikovateľné a málo evidentné) s prirodzeným drevinovým zložením, s výskytom typických druhov ekosystému, zachovalou prirodzenou vekovou, vertikálnou, horizontálnou a priestorovou štruktúrou, s primeranou prítomnosťou mŕtveho dreva (stojaceho a ležiaceho) v rôznych štádiách rozkladu a s prítomnosťou jedincov drevín, ktorých vek sa blíži fyzickému veku. Za prales sa považujú aj mladšie vývojové štádiá lesa, ktoré vznikli po prírodnej disturbancii (Jasík et al. 2009).

Výpočet indexu vhodnosti habitatu HSI – habitat suitability index (podľa Storch 2002)

Pre každú zo zaznamenaných premenných Storch (2002) zostavila funkciu pre výpočet indexu vhodnosti (suitability index, SI). SI nadobúda hodnoty medzi 0 (nehodný) a 1 (optimálny). Indexy vhodnosti sú následne skombinované do rovníc určujúcich hodnoty HSI. HSI sa počíta samostatne pre zimný a letný habitat, ktoré sa následne kombinujú do celoročného HSI. HSI, rovnako ako SI, nadobúda hodnoty od 0 do 1.

Z pôvodného modelu na výpočet HSI

sme vynechali nadmorskú výšku, ktorá vyjadrovala vzdialenosť od poľnohospodársky využívaných dolín. Dôvodom bolo, že všetky hodnotené plochy sa vyskytovali vo výške nad 900 m n.m., kde je hodnota tohto SI konštantná.

HSI pre zimný habitat sa počíta na základe sukcesného štádia porastu, korunového zápoja, prítomnosti preferovaných kŕmnych stromov a sklonu svahu:

$$HSI_{zimna} = (SI_{sukcesia} \times SI_{korun. zápoj}) \times \sqrt{(SI_{kŕmne stromy} \times SI_{sklon})}$$

Najdôležitejšou zložkou HSI_{zimna} je štruktúra stanovišta, vyjadrená pomocou sukcesného štádia porastu a korunového zápoja. Oboje môžu byť limitujúce, ich nulové hodnoty vedú k nulovému HSI_{zimna} . Sklonu svahu a prítomnosti preferovaných kŕmnych stromov je pridelená nižšia váha. SI_{sklon} je vždy >0 . $SI_{kŕmne stromy}$ je nulový len v prípade bezlesia.

HSI pre letný habitat kombinuje sukcesné štádium porastu, korunový zápoj, pokryvnosť čučoriedky, pokryvnosť drevinného zmladenia, výšku bylinnej etáže a sklon svahu:

$$HSI_{leto} = 0,25 * \{(SI_{sukcesia} * SI_{korun. zápoj}) + (2SI_{čučoriedka} * SI_{zmladenie}) + SI_{byliny}\} * SI_{sklon}$$

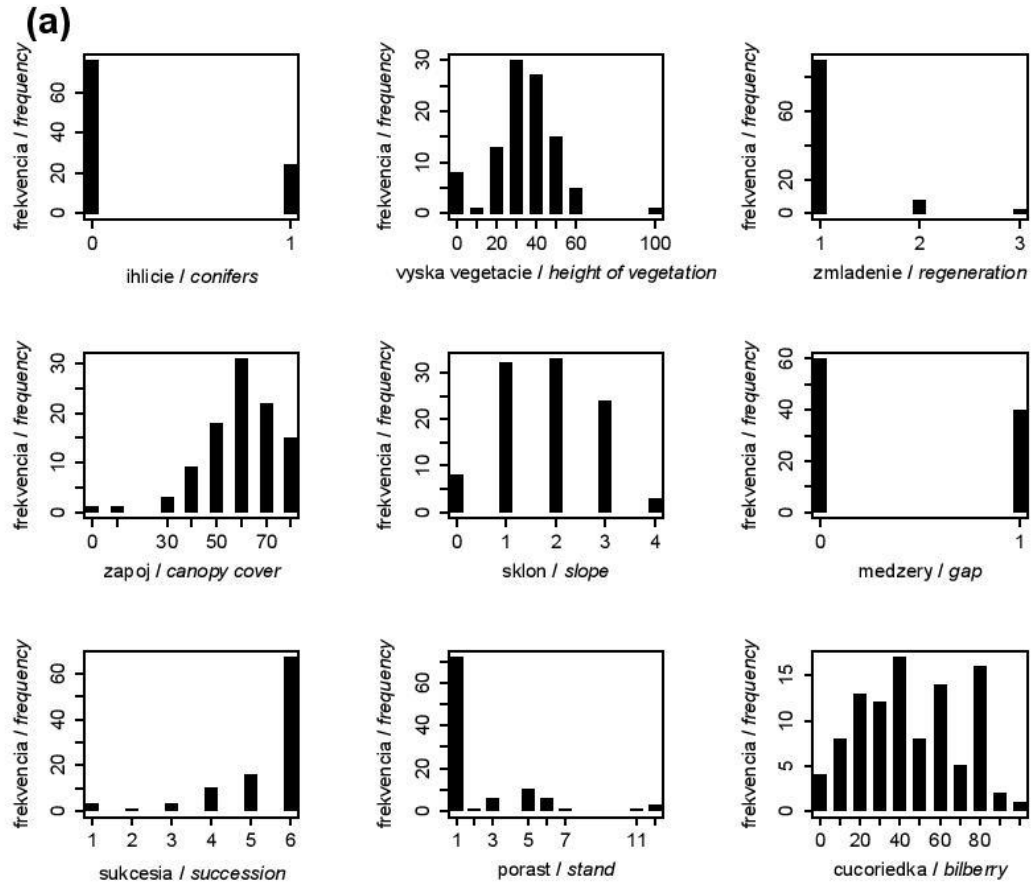
Štruktúra stanovišta, typ vegetácie – vyjadrený pomocou pokryvnosti čučoriedky a pokryvnosti drevinného zmladenia a výška bylinnej etáže majú vzájomne kompenzujúci efekt. Najväčšia váha je pridelaná typu vegetácie. Sklon svahu môže opäť znížiť vhodnosť habitatu.

Celoročný HSI je geometrickým priemerom HSI_{leto} a HSI_{zimna} :

$$HSI_{rok} = \sqrt{(HSI_{zimna} * HSI_{leto})}$$

Oba HSI sa teda vzájomne kompenzujú, ten s nižšou hodnotou je však limitujúci.

Pre podrobnejšie informácie k výpočtu HSI pozri Storch (2002).



Obr. 2. Histogramy jednotlivých premenných: a) charakterizujúcich habitat s pozitívnym záznamom hlucháňa hôrneho; b) charakterizujúcich habitat s pozitívnym záznamom juvenilných jedincov. Vystetlenie jednotlivých premenných: ihličie (prítomnosť preferovaných kŕmnych stromov), výška vegetácie - výška bylinnej etáže (v triedach 1: 1-10 cm, 2: 11-20 cm, 3: 21-30 cm atď.), zmladenie (pokryvnosť drevinného zmladenia: v triedach 1: < 25 %, 2: 26-50 %, 3: 51-75 %, 4: >75 %), zápoj (korunový zápoj (%)), sklon svahu (v triedach 0: < 5°, 2: 6-15°, 3: 26-35°, 4: 36-45°, 5: >45°), medzery - prítomnosť medzier v poraste, sukcesia (sukcesné štádium porastu: 1: mladina, 2: žrdkovina, 3: žrdovina, 4: kmeňovina, 5: starý porast, 6: vekovo rôznorodý porast, 0: žiadny les), drevinové zloženie - v triedach (1. *Picea abies*, 2. *Picea abies* + *Pinus* sp., 3. *Picea abies* + *Abies alba*, 4. *Picea abies* + *Larix decidua*, 5. *Picea abies* + *Fagus sylvatica*, 6. *Picea abies* + *Sorbus aucuparia*, 7. *Picea abies* + iné listnaté stromy, 8. *Pinus* sp., 9. *Abies alba* + iné listnaté stromy, 10. *Fagus sylvatica*, 11. *Fagus sylvatica* + *Picea abies*, 12. *Fagus sylvatica* + *Abies alba*), čučoriedka - pokryvnosť čučoriedky *Vaccinium myrtillus* (%).

Štatistické vyhodnotenie vhodnosti a využívania habitatu

S využitím popisnej štatistiky sme skonštruovali histogramy pre jednotlivé premenné prostredia, aby sme ukázali vhodné vlastnosti habitatu pre výskyt druhu.

Na testovanie vzťahu medzi hodnotou HSI a zaznamenanými pobytovými znakmi, teda na overenie funkčnosti HSI v podmienkach Západných Karpát, sme použili všeobecný lineárny model (GLM) kvazibinomickéj rodiny so spojovacou

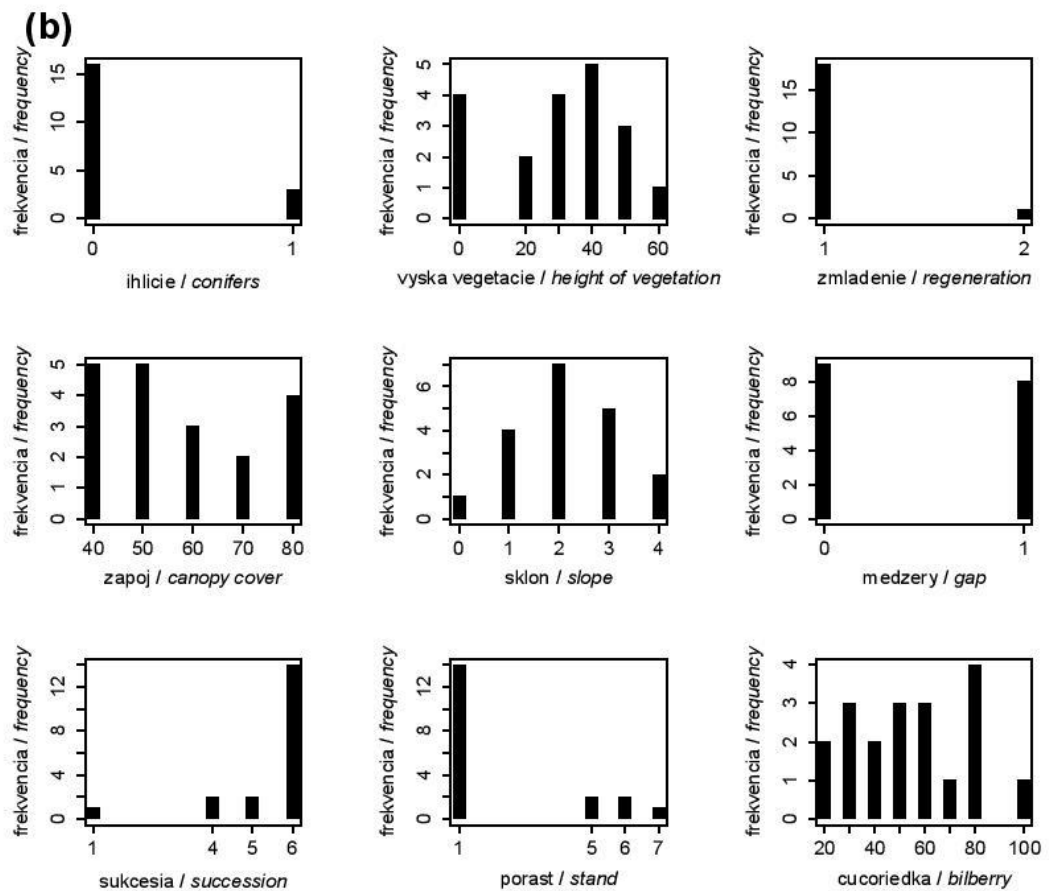


Fig. 2. Histograms of particular habitat variables: a) characterising a habitat with confirmed *Capercaillie* presence; b) characterising a habitat with confirmed presence of *Capercaillie* juveniles. Legend: conifers – presence of preferred feeding trees, height of herb vegetation (in categories: 1: 1–10 cm, 2: 11–20 cm, 3: 21–30 cm etc.), regeneration (coverage of rejuvenated woody plants: in categories 1: < 25 %, 2: 26–50 %, 3: 51–75 %, 4: >75 %), canopy cover (in %), slope – slope inclination (in categories: 0: < 5°, 2: 6–15°, 3: 26–35°, 4: 36–45°, 5: >45°), gaps – presence of gaps in the stand, succession – succession stages (1. thicket, 2. pole timber, 3. stake wood, 4. mature forest, 5. old stand, 6. age-heterogeneous stand, 0: forest-free area), type of stand – species composition of the stand (in categories – 1. *Picea abies*, 2. *Picea abies* + *Pinus* sp., 3. *Picea abies* + *Abies alba*, 4. *Picea abies* + *Larix decidua*, 5. *Picea abies* + *Fagus sylvatica*, 6. *Picea abies* + *Sorbus aucuparia*, 7. *Picea abies* + other deciduous trees, 8. *Pinus* sp., 9. *Abies alba* + other deciduous trees, 10. *Fagus sylvatica*, 11. *Fagus sylvatica* + *Picea Abies*, 12. *Fagus sylvatica* + *Abies alba*), bilberry – bilberry cover (*Vaccinium myrtillus*) (in %).

funkciou logit. Na vyhodnotenie vplyvu asanačných opatrení a na vyhodnotenie rozdielov HSI medzi jednotlivými typmi stanovišť sme použili neparametrický Kruskal-Wallisov test.

Pre každý z desiatich intervalov HSI

(1 = nevyhovujúci, 10 = excelentný) sme vypočítali percento plôch s pobytovým znakom a Ivlevov index I (Krebs 1989) na základe relatívnej dostupnosti plochy (A – percento zo všetkých plôch) a relatívneho využívania (U – percen-

to zo všetkých nájdených pobytových znakov):

$$I = (U - A)/(U + A).$$

Ivlevov index nadobúda hodnoty od -1 do +1, pozitívne hodnoty naznačujú preferenciu a negatívne vyhýbanie sa plochám daného intervalu.

Dáta boli spracované v programoch Microsoft Excel a R 2.15.2 (R Core Team, 2011). Hladiny významnosti boli stanovené na $\alpha = 0,05$. Všetky analýzy boli počítané na základe celoročného HSI.

Modelovanie rozšírenia hlucháňa hôrneho

Pre plánovanie manažmentu je potrebné mať ucelený obraz o stave habitatu na úrovni krajiny a identifikovať izolované plochy habitatu. Keďže počas dvoch rokov mapovania HSI nebolo možné zozbierať dostatok dát z terénu pre utvorenie komplexného modelu HSI, potenciálne rozšírenie hlucháňa hôrneho na území Nízkych Tatier a Veľkej Fatry bolo modelované pomocou SDM modelu MaxEnt (Phillips et al. 2006), ktorý je v súčasnosti považovaný za jednu z najspoľahlivejších metód predikcie geografickej distribúcie najmä u druhov, u ktorých je k dispozícii iba obmedzené množstvo dostupných dát o ich výskyte (Elith et al. 2006; Pearson et al. 2007; Franklin 2009, Elith et al. 2011). Pre modelovanie bolo použitých 113 záznamov výskytu (pôvodných 100 záznamov získaných počas HSI mapovania bolo obohatených o 13 ďalších záznamov pochádzajúcich z monitoringu ŠOP SR) a z environmentálnych premenných. Pracovali sme v rastrovom formáte s priestorovým rozlíšením 100×100 m.

Pre modelovanie bolo vybraných z pôvodných 39 len 6 prediktorov: priemerná ročná teplota vzduchu (°C; medzi rokmi 1950–2000), priemerné júlové zrážky

(mm; medzi rokmi 1950–2000), krajinná pokrývka (Corine Land Cover 2006; 16 kategórií), nadmorská výška (m n. m.), druhové zloženie porastu (20 kategórií) a zakmenenie porastu (0–1).

Vzhľadom k silnej väzbe hlucháňa na lesné porasty a zároveň ich intenzívnej ťažbe v posledných rokoch, bolo potrebné vymedziť plochy odťažených lesných plôch (holín) a vyňať ich z analýzy. Boli použité satelitné snímky Landsat ETM+ za rok 2012 s rozlíšením 30×30 m. Použitá kompozícia bola vhodná pre odlišenie ihličnatých a listnatých lesov, miest bez vegetácie – kanály 4,5,3 (blízky infračervený, stredný infračervený, červený). Pre klasifikáciu defoliácie (straty asimilačných orgánov), boli stanovené hodnoty tried defoliácie podľa %, tj. trieda 1: 0–10 %, trieda 2: 11–20 % atď., pričom trieda 11 znamená vyťažený les (Bucha et al. 2000). Geografické rozšírenie hlucháňa hôrneho tak bolo modelované v lesných porastoch o celkovej rozlohe 1132 km² (66 % rozlohy územia).

Pre overenie výsledkov modelu bol model 100× opakovaný a to na náhodne vybranej trénovacej množine dát (70 % záznamov o výskyte) a následne testovaný (zvyšné dáta). Predpovedacia schopnosť výsledného (spriemerovaného) modelu bola odhadnutá pomocou nezávislej diskriminačnej hladiny AUC (Area Under the ROC Curve) zodpovedajúce metriky pre popis grafu ROC krivky (Receiver Operating Characteristic curve; Fielding & Bell 1997). Výsledná hodnota AUC je navyše priemerom 100 opakovaní, pri ktorom boli záznamy o výskyte vždy náhodne rozdelené do trénovacej a testovacej sady.

Pre určenie celkovej rozlohy rozšírenia tetra hlucháňa v skúmanom území bolo potrebné stanoviť hranicu („threshold“) pravdepodobnosti, podľa ktorého bol výsledný raster pravdepodobnos-

ti (0–100 %) rozdelený na binárny (ne/výskyt). Podľa Liu et al. (2005) a Bean et al. (2012) sme použili hranicu určenú zhodným pomerom správne určených presencií („senzitivita“) a absencií („špecificita“) druhu („Equal training sensitivity and specificity“). Podrobnejšie informácie o použití modelu MaxEnt opisujú Phillips & Dudík (2008) a Elith et al. (2011).

VÝSLEDKY

Vzťah medzi skúmanými faktormi a zaznamenaným výskytom druhu

Najčastejšie zaznamenané pobytové znaky boli perie (45 %), trus (36 %), priamo videné jedince (16 %) a škrupiny vajec (3 %). Iba 19 zo 100 záznamov výskytu hovorí o reprodukciu hlucháňa. Jednotlivé premenné prostredia na plochách s pozitívnym výskytom druhu ($n = 100$) a na plochách s pozitívnym záznamom juvenilných jedincov ($n = 19$) sú zobrazené pomocou histogramov (obr. 2).

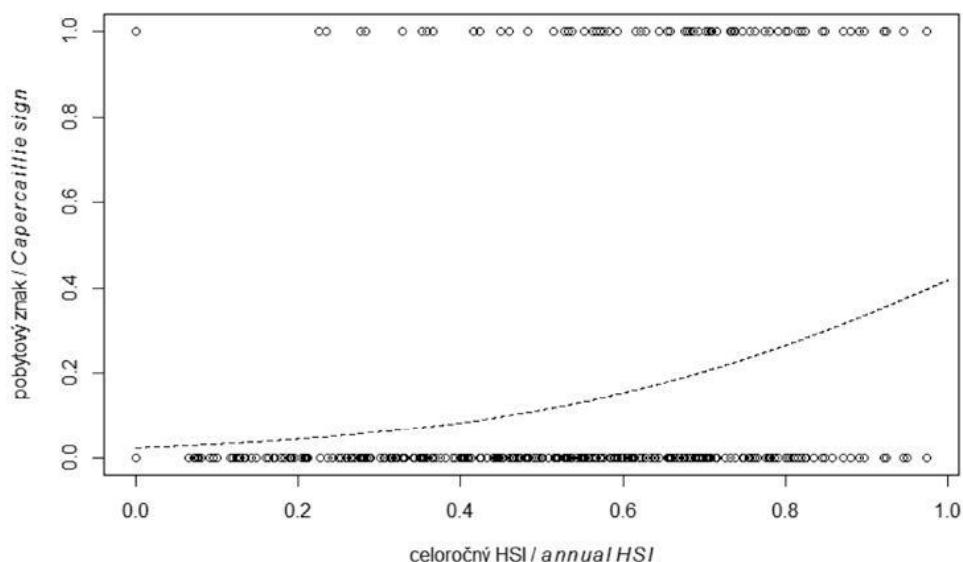
Overenie funkčnosti modelu HSI

Výsledok GLM potvrdil pozitívnu závislosť medzi indexom HSI a výskytom pobytových znakov ($p < 0,0001$, nulová deviancia = 563,40 na d.f. = 665, reziduálna deviancia = 510,54 na d.f. = 664, disperzný parameter = 0,9992). Vzťah zobrazuje obrázok obr. 3. Rozloženie mapovaných plôch v HSI intervaloch a počet plôch s nájdenými pobytovými znakmi zobrazuje Tabuľka 1.

Lineárna regresia potvrdila závislosť Ivlevovho indexu na intervale HSI ($F = 50,47$, d.f. = 1 a 8, $p < 0,0001$, adj. $R^2 = 0,85$, (obr. 4). Tento vzťah vyjadruje, že plochy s vyšším HSI sú hlucháňom využívané častejšie. Na základe týchto výsledkov považujeme HSI podľa Storch (2002) za vhodný nástroj na predikciu výskytu hlucháňa v Západných Karpatoch.

Vplyv kalamitných asanačných opatrení

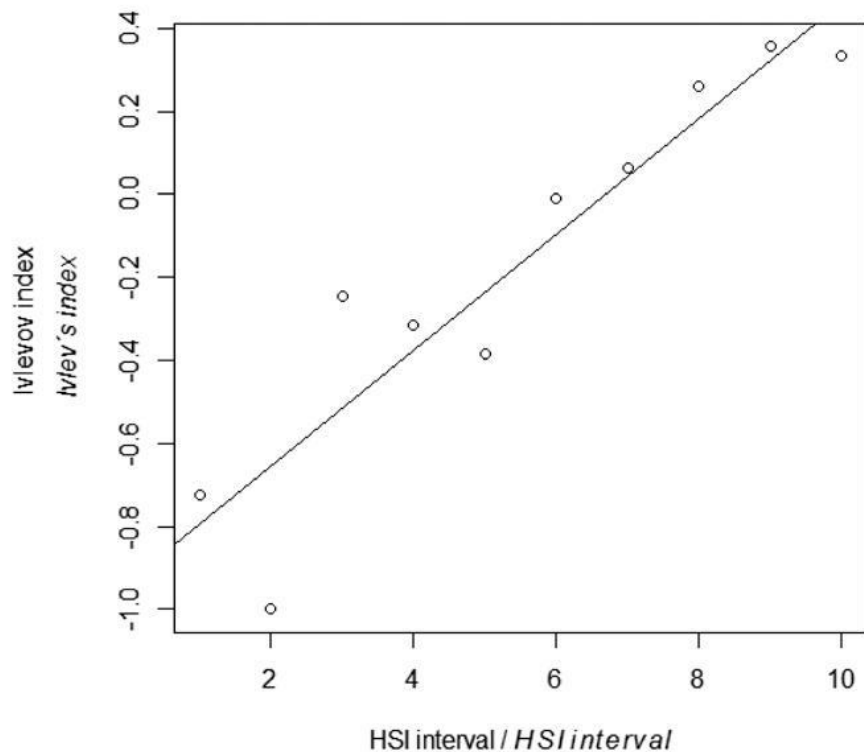
Kruskal-Wallisov test ukázal štatisticky signifikantný rozdiel medzi HSI_{rok} na



Obr. 3. Vzťah medzi indexom vhodnosti celoročného habitatu a výskytom pobytových znakov.
Fig. 3. Relationship between the annual habitat suitability index (HSI) and occurrence of Capercaillie signs.

Tab. 1. Počet plôch s pobytovými znakmi v kategóriách ročného indexu vhodnosti habitatu.
Table 1. Number of plots with Capercaillie signs in categories of the annual habitat suitability index (HSI).

trieda HSIrok <i>HSI category</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
počet plôch <i>number of plots</i>	83	33	44	51	75	88	100	86	76	30
% zo všetkých plôch <i>% of all plots</i>	12	5	7	8	11	13	15	13	11	5
počet bodov so zistenými pobytovými znakmi <i>number of plots with Capercaillie signs</i>	2	0	4	4	5	13	17	22	24	9



Obr. 4. Vzťah ročného indexu vhodnosti habitatu a Ivlevovho indexu.

Fig. 4. Relationship between the annual habitat suitability index (HSI) and the Ivlev's index.

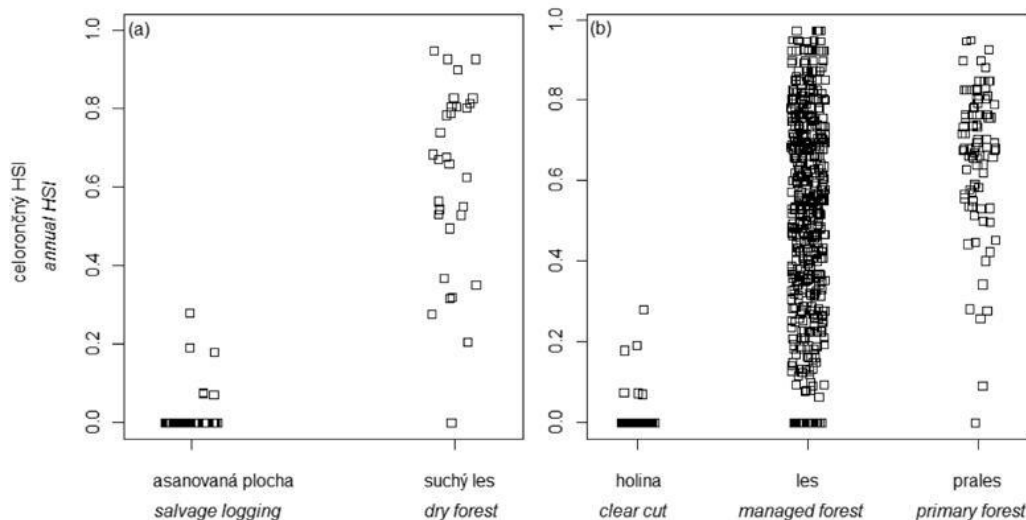
plochách s vyťaženou (priemerné HSI 0,016) a ponechanou drevnou hmotou (0,62) po lykožrútovej kalamite ($\chi^2 = 65,92$, d.f. = 1, $p < 0,0001$). HSI na plochách s nespracovanou kalamitou je významne vyšší (obr. 5a).

HSI sa tiež líšil aj medzi holinou (priemerne 0,016), lesom (0,534) a pralesom

(0,664) a to medzi všetkými úrovňami ($\chi^2 = 149,74$, d.f. = 2, $p < 0,0001$, obr. 5b).

Modelovanie rozšírenia hlucháňa hôrneho

Priemerná hodnota AUC hlavných modelov bola na hranici strednej a vysokej predikčnej presnosti, podobný výsledok



Obr. 5. a) Index vhodnosti celoročného habitatu na asanovaných plochách (holina) a na plochách s nespracovanou kalamitou (suchý les) b) Index vhodnosti celoročného habitatu v závislosti na type stanovišta (holina, les, prales).

Fig. 5. a) Annual habitat suitability index (HSI) on managed (clear-cut) and unmanaged (dry forest) plots after the bark beetle outbreak. b) Annual habitat suitability index in different habitat types (clear-cut, managed forest and primary forest).

bol získaný z testovacích modelov. Na základe tejto hodnoty bola pre rozdelenie výsledného rastra pravdepodobnosti do binárnej podoby (výskyt hlucháňa / absencia hlucháňa) určená hodnota 0,282, tzn. územie s nižšími hodnotami bolo považované za nevhodný biotop pre hlucháňa a naopak.

Klasifikáciou výsledného rastra pravdepodobnosti do binárnej podoby bolo ako vhodné územie pre výskyt hlucháňa označených 180 km² (16 % lesných porastov), ako nevhodné územie rozloha 952 km² lesných porastov (obr. 1).

DISKUSIA

Základným predpokladom pre úspešnú ochranu hlucháňa hôrneho je zabezpečenie dostatočnej rozlohy vhodného prírodného prostredia (Rolstad & Wegge 1987, Storch 2002, Quevedo et al. 2006). Jasný obraz o tom podáva napríklad neúspech projektov záchrany hlucháňa za-

meraných na vypúšťanie jedincov z odchovní v Nemecku, kde bolo od roku 1950 vypustených viac ako 4800 hlucháňov bez viditeľného úspechu (Siano 2008). Vo väčšine prípadov nebol odstránený hlavný dôvod vyhynutia pôvodnej populácie.

Zhodnotenie rozlohy a kvality habitatu

Hlucháň hôrny je druh veľmi náročný na kvalitu a rozlohu vhodného prírodného prostredia a preto manažment životaschopnej populácie hlucháňa musí vyplývať zo širších vzťahov na úrovni krajiny (Storch 1997, Graff et al. 2005, Bollmann et al. 2011). Z dôvodu nedostatku dát z terénneho mapovania sme pre určenie celkovej rozlohy vhodného habitatu na úrovni krajiny využili model druhej distribúcie (Elith & Leathwick 2009). Aj keď je model menej presný ako výsledky terénneho mapovania, sme pomocou neho schopní na úrovni

krajiny identifikovať oblasti, kde dochádza k fragmentácii populácie, kde nie je zastúpený vhodný habitat v dostatočnej miere a vyčleniť územia určené na pasívny alebo aktívny manažment.

V Nízkych Tatrách došlo k rozsiahlej strate vhodného habitatu hlucháňa. Oslabením populácie v Nízkych Tatrách a Veľkej Fatre, ktorá je pokladaná za zdrojovú populáciu na Slovensku, dôjde k poklesu menších populačných jednotiek v príslušných pohoriach (Slovenský raj, Stolické vrchy, Muránska planina, Veporské vrchy atď.). Preto je pre prežitie hlucháňa jednoznačne potrebné usmernenie manažmentu tohto územia. Pre spresnenie konkrétnych lesníckych opatrení v hospodárskych lesoch v oblastiach určených na aktívny manažment je potrebné identifikovať faktory, ktoré znižujú kvalitu stanovišťa na úrovni porastu – jednou z možností je v tejto práci použitá metodika HSI (Storch 2002). Výsledky našej štúdie potvrdzujú, že metodika HSI je dobrým ukazovateľom využívania habitatu hlucháňom na území Nízkych Tatier a Veľkej Fatry, a preto je použiteľná ako praktický nástroj pre plánovanie manažmentu s cieľom zachovať hlucháňa na tomto území. HSI počíta „perfektný“ hlucháň les, ktorý na mnohých lokalitách výskytu ani nemusí existovať, obzvlášť ak stanovištné podmienky (napr. pôda, pH) nedovoľujú rast čučoriedky. Ak sa na lokalite nevyskytuje čučoriedka, HSI nebude nikdy vyššie ako 0,5. Čučoriedkové plochy, ktoré sú mimo lesa (napr. pasienky), nebudú viesť k zvýšeniu hodnoty HSI, pretože kód lesného typu by bol nulový. Takže v lese bez čučoriedky HSI nedosiahne nikdy vyššiu triedu ako 3 (Storch in litt.). Ak by HSI nebol na niektorých špecifických lokalitách funkčný, je ho možné kalibrovať pomocou logistickej regresie alebo ENFA na špecifické modely pre jednotlivé lokality. V našej štúdií metodika HSI

prejavuje určité nedostatky na vápencovom podloží alebo v lesoch s prevahou buka. Ale aj v týchto prípadoch zväčša platí, že hlucháň využíva plochy s vyššou hodnotou HSI, preto nebolo potrebné model kalibrovať. Čučoriedka obyčajná ako potravný zdroj môže byť nahradená v iných vegetačných stupňoch napríklad ostružinou malinovou (*Rubus ideaus*) alebo ostružinou černicovou (*Rubus fruticosus*). Keďže metodika bola vytvorená v hospodárskych lesoch v Alpách, bolo by zaujímavé podrobnejšie preskúmať význam mŕtveho dreva pre hlucháňa v karpatských podmienkach. Hovorí o tom aj výsledok, že pralesy, ktorých významnou súčasťou štruktúry je stojace i ležiace mŕtve drevo, sú preferovaným habitatom hlucháňa. V Karpatských podmienkach je vyšší počet druhov predátorov hlucháňa (Saniga 2002) v porovnaní s Alpami (Storch 2005) a mŕtve drevo by mohlo mať podstatný význam pre zvyšovanie úkrytových možností pred predátormi, najmä počas obdobia hniezdenia.

Fragmentácia habitatu a genetická izolácia

Na základe predikčného modelu je zjavné, že habitat hlucháňa je viditeľne fragmentovaný na 2 miestach (Čertovica, Donovaly) a zároveň časť významných biotopov hlucháňa je pod silným vplyvom turistického ruchu. Rozsiahle odťažené plochy a následný vznik husto zapojených lesov sú jedným z hlavných dôvodov, ktorý tvorí bariéru v úspešnej komunikácii medzi jednotlivými populačnými jednotkami hlucháňa. Fragmentácia habitatu môže mať negatívne účinky na genetiku populácie hlucháňa, pretože vytvára malé populácie s limitovaným tokom génov medzi populáciami a zvyšuje genetický drift, inbríding (Pullin 2002). V záujme udržania životaschopnej populácie by malo byť zachovaných čo najviac habitatových

plôch a malo by sa predchádzať ďalšej strate veľkosti a kvality týchto plôch. Je dôležité sústrediť sa na ochranu nielen silnejších (zdrojových) populácií, ale aj na zachovanie menších okrajových lokálnych populácií, pretože ich zánikom nenávratne strácame genetickú informáciu (Segelbacher 2003).

Fragmentácia habitatu a predačný tlak

Často je diskutovaná otázka vplyvu predácie na početnosť hlucháňa. V porovnaní so súvislými lesnými celkami je vo fragmentovaných oblastiach vplyvom zvýšeného predačného tlaku významne vyššia mortalita kuriatok (Wegge & Storaas 1990, Wegge 1992). Rozsiahle odťažené plochy predstavujú pre hlucháňa veľké nebezpečenstvo (Swenson & Angelstam 2003). Tým, že po náhlej strate biotopu sa hlucháne vyskytnú vo väčšej hustote na menšej výmere lesa, stávajú sa zraniteľnejšie voči predátorom z dôvodu otvorenosti priestoru. Následný vývoj porastu – vzniku husto zapojenej homogénnej mladiny predstavuje úplnú stratu vhodného habitatu pre hlucháňa. V premenenom hustom lese hlucháň nedokáže lietať, nenachádza v ňom potravu a taktiež stráca výhľad potrebný na únik pred predátormi (Finne et al. 2000). Predačný tlak môžeme eliminovať aj nepriamo – znižovaním výmery (resp. zabraňovaním vzniku nových) rozsiahlych odťažených plôch a v prípade už vzniknutých holín zabrániť vzniku homogénnych hustých porastov.

Turistický ruch

Napriek vysokým hodnotám HSI v okolí turistických areálov (Chopok Juh, Chopok Sever, Donovaly), lokality nie sú využívané hlucháňmi. V týchto oblastiach môžu turistické centrá predstavovať barierový prvok (najmä počas zimy) v komunikácii. Turizmus má vplyv na

zvýšenie predačného tlaku na hlucháne. Horské chaty a miesta navštevované ľuďmi totiž prispievajú k zvýšeniu nosnej kapacity prostredia pre významné predátory hlucháňov (napr. čelad' Corvidae) (Storch & Leidenberger 2003). Ďalším významným negatívnym vplyvom je plašenie. Pre hlucháňa je vyrušovanie kritické v zimných a jarných (obdobie toku) biotopoch a biotopoch rodiniek s kuriatkami počas letných mesiacov – najmä máj, jún, júl (Ménomi & Magnani 1998). Pri porovnaní obsahu stresového hormónu kortikosterónu v truse jedincov v blízkosti rekreačných zimných aktivít v smrekových lesoch Thiel et al. (2011) zistili jeho rastúci obsah smerom od miest s nízkym a stredným vyrušovaním až k miestam s vysokou turistickou intenzitou. Opakované alebo pretrvávajúce zvýšenie kortikosterónu v súvislosti s vyrušovaním, môže ovplyvniť celkovú zdatnosť jedincov – telesnú kondíciu, imunitu, reprodukciu a prežitie jedincov (Wingfield et al. 1997). Preto lokality s vysokou kvalitou habitatu nemusia byť obývané hlucháňmi, ak je lokalita pod vplyvom negatívnych faktorov pôsobiacich zo širšieho okolia (Storch 2002), čo sa prejavilo aj vo výsledkoch mapovania. Negatívny vplyv turizmu je možné minimalizovať. V niektorých krajinách (napr. Rakúsko, Francúzsko, Nemecko, Švajčiarsko) boli vyvinuté programy opatrení na obmedzenie ľudského vyrušovania (Zeitler & Glanzer 1998).

Význam bezzásahových území v sieti habitatu hlucháňa

Početné štúdie preukázali význam neobhospodarovaných lesov pre biodiverzitu (Bouget & Duelli 2004, Müller et al. 2008, Bässler et al. 2012, Lehert et al. 2013). Výsledky našej štúdie potvrdzujú, že pralesy sú do veľkej miery využívané hlucháňmi, a preto predstavujú významný prvok v zostávajúcej sieti habitatu

hlucháňa. Napriek tomu, že pralesy predstavujú najcennejšie lesné ekosystémy, od roku 2010 bolo vyťažených v Nízkych Tatrách cca 64 ha pralesov a tlak na ne stále rastie (na Slovensku bolo identifikovaných iba 122 pralesových lokalít s celkovou výmerou 10 104 ha, čo predstavuje len 0,47 % slovenských lesov, ich rozloha sa naďalej znižuje (www.pralesy.sk)). V pralesoch a prírodných lesoch prírodné disturbancie, ako napríklad premoženie podkôrneho hmyzu v prípade ponechania drevnej hmoty v lese, môžu v dlhšom časovom merítke pozitívne podporiť populáciu hlucháňa (Teucher et al. 2011). Podľa výsledkov našej štúdie aj „suchý les“ (les s odumretou hornou stromovou vrstvou) vyhovuje nárokom na prírodné prostredie hlucháňa viac ako rozsiahle odťažené plochy. Hlucháň tu nachádza jedinečné úkrytové, ale i potravné podmienky.

Možné riešenia – hlucháňovi-priateľský manažment lesa

Aj keď výsledky tejto štúdie potvrdzujú, že pralesy a prírodné lesy sú najviac využívanými habitatmi hlucháňa, bezzásahové územia (prírodné rezervácie) nie sú v súčasnosti dostatočne veľké pre poskytnutie dostatku vhodného prírodného prostredia pre životaschopnú populáciu (Grimm & Storch 2000). Tieto požiadavky zreteľne ukazujú, že ochrana hlucháňa je možná iba vo vzájomne sa dopĺňajúcej sieti systému bezzásahových rezervácií a hospodárskych lesov, v ktorých bude aplikovaný hlucháňovi-priateľský manažment lesa (Bollmann 2012). V hospodárskych lesoch môže byť manažment doplnený o praktické lesnícke opatrenia na zachovanie tohto vtáčieho druhu. Konkrétne opatrenia určené na zveľaďovanie habitatu hlucháňa môžeme rozdeliť do troch skupín podľa úrovne, na ktorej budú prevedené – na úrovni krajiny, porastu a stro-

mu. Opatrenia na úrovni krajiny by mali zahŕňať ochranu pralesov a prírodných lesov, obmedzenie fragmentácie vhodného habitatu a zachovanie prepojenia pomocou koridorov, zabránenie veľkoplášnemu odlesňovaniu, zabezpečenie optimálnej rozlohy letného a zimného habitatu (Suchant 2003, Braunisch & Suchant 2007). Je všeobecne známe, že biotopové nároky hluchánich rodín s kuriatkami sa mierne odlišujú od dospelých jedincov (Summers et al. 2004). Čiastočne to zachytávajú aj výsledky tejto štúdie (obr. 2), rozdiel je viditeľný najmä v korunovom zápoji – rodinky s kuriatkami využívajú porasty s nižším korunovým zápojom a vyššou pokryvnosťou čučoriedky. Je potrebné klásť dôraz na ochranu a zachovanie dostatočnej rozlohy reprodukčných lokalít, pretože sú zásadné pre prežitie druhu (Wegge et al. 2005).

Na úrovni porastu vylepšenie hlucháňieho habitatu znamená hlavne výchovu presvetlenejších lesných porastov a zvýšenie rôznorodosti štruktúry porastov. Hlavné ťažisko manažmentu má byť sústredené na prerezávkové až prebierkové porasty (najdlhšie trvajúci efekt), príp. na kmeňoviny, ktoré pôsobia ako bariérový prvok v hluchánich stanovištiach. V dospelých porastoch je odporúčaná maloplošná ťažba (skupinový clonný rub do 0,2 ha). Ďalšie opatrenia zahŕňajú udržiavanie a vytváranie čistín, zdokonaľovanie lesných okrajov, ponechávanie mŕtveho dreva a pod. Na úrovni stromu je vhodné podporovať výsadbu jedle, hlboko zavetvené stromy na lesných okrajoch, ponechávať prirodzené zmladenie, podporovať jarabinu a iné pionierske dreviny (Suchant & Braunish 2008). Obzvlášť v čisto smrekových porastoch významnú úlohu zohráva stojace mŕtve drevo, ktoré je s obľubou hlucháňom využívané na odpočinok (Mollet 2001). V dnešnej situácii je nutné aplikovať vhodné opatrenia

smerom von z plôch aktuálneho výskytu, tzn. nie v lokalite aktuálneho výskytu, ale na jej hranici. Je potrebné tieto kroky uskutočniť, kým je prirodzená populácia dostatočne veľká (MacMillan & Marshall 2003). Konkrétne opatrenia by mali byť využité najmä pre naliehavú reštauráciu už značne človekom poznačených a degradovaných lesných ekosystémov (tzn. na rozsiahlych odťažených plochách).

Veľkým nebezpečenstvom pre prežitie kuriatok je použitie pesticídov. Pesticídy používané na boj s podkôrnym hmyzom sú založené na báze cyklických pyretroidov. Účinnou látkou použitých prípravkov je zväčša cypermetrín. Táto látka pôsobí v priebehu niekoľkých týždňov, navyše neselektívne, teda usmrcuje aj hmyz, ktorý tvorí základnú potravu juvenilných jedincov v prvom mesiaci života (Lakka & Kouki 2009). Keďže sa pesticídy používajú v čase rojenia lykožrútov (obyčajne máj – august) zasahujú najcitlivejšiu fázu v ročnom cykle života hlucháňa – vyvážanie mláďat, preto by ich použitie v národných parkoch malo byť trestné. V žiadnom prípade nesmú byť aplikované podobné prostriedky v oblastiach s výskytom hlucháňa.

Je ohrozená slovenská populácia hlucháňa hôrneho?

Nízke Tatry a Veľká Fatra by vzhľadom na svoju rozlohu lesov (cca 1132 km²) mali niesť zdrojovú populáciu hlucháňa hôrneho na Slovensku. Zdrojová („source“) populácia je mimoriadne dôležitá, pretože práve ona je zodpovedná za prežívanie druhu v krajine a je zdrojom nadpočetných jedincov, ktoré môžu obsadzovať vhodné, novovzniknuté plochy. Okrajové („sink“) populácie sú naopak existenčne závislé od zdrojovej. Pri narušení takejto zdrojovej populácie dochádza k poklesu v počte okolitých populačných jednotiek („source-sink model“) (Pullin 2002). V študovanej ob-

lasti sme zaznamenali výrazné lokálne poklesy počtu hlucháňa na konkrétnych lokalitách. Vykonanými zásahmi (ťažba dreva, výstavba ciest, použitie pesticídov) došlo v rámci skúmanej oblasti k priamemu zničeniu biotopov hlucháňa, následne došlo k poklesu počtu hlucháňov. Aktuálna rozloha vhodného habitatu podľa výsledkov tejto štúdie nepostačuje pre životaschopnú populáciu a navyše došlo k fragmentácii zdrojovej populácie, ktorá môže časom viesť k úplnému vyhynutiu tohto druhu na území Slovenska v budúcnosti. Je potrebné zabrániť ďalšej strate vhodných porastov a zmeniť spôsob manažmentu na min. 250 km². Znižovaniu stavu populácie hlucháňa sa dá zabrániť jedine zastavením všetkých negatívnych zásahov do ich biotopov, vrátane kalamitnej ťažby dreva, budovania ciest, používania chemikálií a výstavby zjazdoviek. Na novovzniknutých holinách, v mladinách a porastoch určených na prebierku je potrebné aplikovať hlucháňovi-priateľský manažment, a tým prinavrátiť štruktúry lesa vhodné pre prežitie hlucháňa.

POĎAKOVANIE

Táto štúdia bola podporená Českou zemědělskou univerzitou v Prahe (grant č. 20124215). Zber dát bolo podporený Medzinárodným Višegrádskym fondom v rámci projektu „Spoločné kroky k ochrane prírodného dedičstva Karpát“. Ďakujeme všetkým členom PRALES, o.z., ktorí sa zúčastnili dobrovoľného mapovania: Miriam Vraniakovej, Petrovi Mikolášovi, Jergušovi Tesákovi, Filipovi Tesákovi, Michalovi Štúberovi, Pavlovi Mikolášovi, Nine Pišovej, Miriam Hanzelovej, Miroslavovi Chudejovi, Norbertovi Herianovi, Zuzane Ivaníčovej, Petrovi Drobovi, Marekovi Semelbauerovi, Zuzane Ištvánovej, Andrei Uherkovej, Petrovi Lindtnerovi,

Petrovi Chalachanovi, Viktorovi Kolesovi, Ivanovi Šugárovi, Lucii Kučerákovej a Lucii Pazderkovej. Za pomoc ďakujeme Správe Národného parku Veľká Fatra a Nízke Tatry: Ludovitovi Remeníkovi, Jurajovi Žiakovi, Jánovi Kickovi, Stanislavovi Ondrušovi. Za korektúru anglického jazyka ďakujeme Benovi a Galine Darrow. Na vylepšení článku sa tiež podieľali anonymní oponenti.

SUMMARY

The area of the Nízke Tatry and Veľká Fatra Mts. is inhabited by the core population of the Western Capercaillie in the Western Carpathians. Large-scale forestry interventions led to a rapid decline in the Capercaillie numbers after the windstorm in 2004. To stop the rapid decline, complex information about the quality and extent of suitable habitat is required, which we provide in this study using two methodological approaches.

During the years 2011–2012 we conducted a systematic survey of the Capercaillie habitat suitability. The subject of the statistical analysis was the presence/absence data obtained at 666 study sites in the model area. To consider habitat suitability at the level of forest stands, we used the habitat suitability index (HSI) (Storch 2002). It was necessary to verify the HSI concept in the Carpathian conditions – to test the relationship between the HSI values and Capercaillie presence data we used the general linear model (GLM) quasibinomial family with logit link function. The HSI values were divided into 10 intervals (1 = unsuitable, 10 = excellent). For each interval we calculated the percentage of plots with Capercaillie signs and the Ivlev's index (Krebs 1989), based on the relative availability of the plots and their relative use. We used linear regression to evaluate the relationship between the

percentage of plots with Capercaillie signs and the intervals of HSI. We used the non-parametric Kruskal-Wallis test to evaluate the impact of sanitary logging (clear-cut and unmanaged forest) on the quality of Capercaillie habitat (expressed by HSI). We used a post-hoc pair comparison in the case of different types of sites (clear-cut, managed forest, primary forest).

Because of the lack of HSI data from the field, we used a complex SDM model MaxEnt (Phillips et al. 2006) to create a habitat suitability model at the landscape level. Out of the original 39 variables, the application of the MaxEnt model showed that the Capercaillie presence is best explained by the following ones: mean annual temperature, mean precipitation during July, type of land cover, altitude, tree species composition, and canopy closure. The recently created clear-cuts were excluded from the analyses using the Landsat ETM+ data from the year 2012, because according to the results of a field survey, Capercaillies use clear-cuts only within 50 m from the forest edge.

The most frequent Capercaillie signs included feathers (45%), droppings (36%), directly observed individuals (16%) and broken egg shells (3%). Only 19 out of 100 capercaillie signs were assigned to juveniles. Single habitat variables on plots with Capercaillie presence ($n = 100$) and on plots with juvenile presence ($n = 19$) are showed using histograms (Fig. 2).

The GLM results showed a positive correlation between the HSI index and Capercaillie signs ($p < 0.0001$, zero deviance = 563.4 on d.f. = 665, residual deviance = 510.54 on d.f. = 664, dispersion parameter = 0.9992) (Fig. 3). Linear regression showed the dependence of the Ivlev's index on the HSI interval ($F = 50.47$, d.f. = 1 a 8, $p < 0.0001$, adj. $R^2 = 0.85$) (Fig. 4). The Kruskal-Wallis test showed a statistically significant differ-

ence between the HSI_{year} in the managed (mean HSI 0.016) and unmanaged (0.62) bark beetle affected stands (dry forest) ($\chi^2 = 65.924$, $d.f. = 1$, $p < 0.0001$). The HSI value in the unmanaged forest is significantly higher (Fig. 5a). The HSI values differ between the clear-cut (mean 0.016), managed forest (0.534) and the primary forest (0.664) ($\chi^2 = 149.74$, $d.f. = 2$, $p < 0.0001$, Fig. 5b).

Based on the application of the MaxEnt model, the area predicted to be suitable for the Capercaillie was 180 km² (16% of all forest stands in the study area), while 952 km² of the forest stands were predicted to be unsuitable (Fig.1).

The results of our study show that primary forests represent very important habitat patches for the Capercaillie in its habitat network. Even the unmanaged bark beetle affected stands (dry forest) meet habitat requirements of the Capercaillie better than the large-scale clear-cuts.

Direct destruction of the Capercaillie habitat is a result of forestry measures (salvage logging, building of new forest roads, and application of pesticides) in the studied area, and consequently, Capercaillie numbers have been declining rapidly. The current size of the suitable habitat is predicted to be 180 km², which is insufficient for a minimum viable population; furthermore, the suitable habitat of a potential source population is being fragmented. The threat of the core population represents a threat for the whole Slovak population of the species. A complex management plan for the Capercaillie areas is highly needed.

LITERATÚRA

- Bässler C., Müller J., Svoboda M., Lepšová A., Hahn C., Holzer H. & Pouska V. 2012: Diversity of wood-decaying fungi under different disturbance regimes—a case study from spruce mountain forests. *Biodiversity and Conservation* 21: 33–49.
- Bean W. T., Stafford R. & Brashares J. S. 2012: The effects of small sample size and sample bias on threshold selection and accuracy assessment of species distribution models. *Ecography* 35: 250–258.
- Bollmann K., Graf R. F. & Suter W. 2011: Quantitative predictions for patch occupancy of capercaillie in fragmented habitats. *Ecography* 34: 276–286.
- Bollmann K. & Müller J. 2012: Naturwaldreservate: welche, wo und wofür? (Essay) *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 163: 187–198.
- Bouget C. & Duelli P. 2004: The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation* 118: 281–299.
- Braunisch V. & Suchant R. 2007: Multi-dimensional habitat modelling in practical management – a case study on capercaillie in the Black Forest, Germany. *Ecological Bulletins* 51: 455–469.
- Bucha T. & Vladovič J. 2000: Klasifikácia zdravotného stavu lesov pomocou kozmických snímok Landsat TM na modelovom území Lomnistej a Vajskovskej doliny. *Lesnícky časopis – Forestry Journal* 46: 117–127.
- 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. McC., Peterson A. T., Phillips S. J., Richardson K. S., Scachetti-Pereira R., Schapire R. E., Soberon J., Williams S., Wisz M. S. & Zimmermann N. E. 2006: Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
- Elith J. & Leathwick J. 2009: Conservation prioritisation using species distribution modelling. In: Moilanen A., Wilson K. A. & Possingham H. (eds): *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press: 70–93.
- 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: 43–57.

- Fielding A. H. & Bell J. F. 1997: A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38–49.
- Finne M. H., Wegge P., Eliassen S. & Odden M. 2000: Daytime roosting and habitat preference of capercaillie *Tetrao urogallus* males in spring – the importance of forest structure in relation to anti-predator behaviour. *Wildlife Biology* 6: 241–249.
- Franklin J. 2009: Mapping species distributions: spatial inference and prediction. *Cambridge University Press, Cambridge, UK*.
- Graf R. F., Bollmann K., Suter W. & Bugmann H. 2005: The importance of spatial scale in habitat models: capercaillie in the Swiss Alps. *Landscape Ecology* 20: 703–717.
- Grimm V. & Storch I. 2000: Minimum viable population size of capercaillie *Tetrao urogallus*: results from a stochastic model. *Wildlife Biology* 6: 219–226.
- Hanski I. 1998: Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41–49.
- Jasík M., Polák P., Tužinský J. & Vysoký J. 2009: Metodika na identifikáciu pralesov. <http://www.pralesy.sk>. Citované 18. 10. 2013.
- Krebs C. J. 1989: *Ecological Methodology*. *Harper & Row, New York*.
- Kurki S., Nicula A., Helle P. & Lindén H. 2000: Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology* 81: 1985–97.
- Lakka J. & Kouki J. 2009: Patterns of field layer invertebrates in successional stages of managed boreal forest: Implications for the declining Capercaillie *Tetrao urogallus* L. population. *Forest Ecology and Management* 287: 600–607.
- Lehnert L. W., Bässler C., Brandl R. & Burton P. J. 2013: Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages. *Journal for Nature Conservation* 21: 97–104.
- Liu C., Berry P. M., Dawson T. P. & Pearson R. G. 2005: Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385–393.
- MacMillan D. C. & Marshall K. 2004: Optimising capercaillie habitat in commercial forestry plantations. *Forest Ecology and Management* 198: 351–365.
- Ménomi E. & Magnani Y. 1998: Human disturbance of grouse in France. *Grouse News* 15: 4–8.
- Michalko J., Berta J. & Magic D. 1986: Geobotanická mapa ČSSR. *Veda, Bratislava*.
- Miklós L., & Izakovičová Z. (eds) 2006: Atlas reprezentatívnych geoekosystémov Slovenska, 2006. *ÚKE SAV, MŽP SR, MŠ SR, Bratislava*.
- Mollet P. & Marti C. 2001: Auerhuhn und Waldbewirtschaftung. Bundesamt für Umwelt, *Wald un Landschaft (BUWAL), Bern: 9–11*.
- Müller J., Bässler H. & Kneib T. 2008: Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *Journal of Insect Conservation* 12: 107–124.
- Pearson R. G., Raxworthy C. J., Nakamura M. & Peterson A. T. 2007: Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102–117.
- Phillips S. J., Anderson R. P. & Schapire R. E. 2006: Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Phillips S. J. & Dudík M. 2008: Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161–175.
- Porkert J. 1982: Ke strukturálnim zmenám biotopu tetrovovitých (Tetraonidae) v hředenových partiích východních Sudet a jejich vztahu k imisím škodlivin transportovaných sražkovými vodami. *Opera Corcontica* 19: 165–182.
- Pullin A. S. 2002: *Conservation Biology*. *Cambridge University Press: 75–101*.
- Quevedo M. Bañuelos M. J. & Obeso J. R. 2006: The decline of Cantabrian capercaillie: How much does habitat configuration matter? *Biological Conservation* 127: 190–200.
- Rolstad J. & Wegge P. 1987: Distribution and size of capercaillie leks in relation to old forest fragmentation. *Oecologia* 72: 389–394.

- Saniga M. 1994: K biorytmu a ochrane tetra-va hlucháňa (*Tetrao urogallus*) v Malej a Veľkej Fatre. *Tichodroma* 7: 17–25.
- Saniga M. 1992: Desaf rokov pozorování hlucháňa obyčajného (*Tetrao urogallus*) na lokalitách vo Veľkej Fatre a Nízkyh Tatrách. *Tichodroma* 4: 63–73.
- Saniga M. 2002: Ecology of the capercaillie (*Tetrao urogallus*) and forest management in relation to its protection in the West Carpathians. *Folia Zoologica* 51: 205–214.
- Saniga M. 2003: Ecology of the capercaillie (*Tetrao urogallus*) and forest management in relation to its protection in the West Carpathians. *Journal of Forest Science* 49: 229–239.
- Segelbacher G., Höglund J. & Storch I. 2003: From connectivity to isolation: genetic consequences of population fragmentation in capercaillie across Europe. *Molecular Ecology* 12: 1773–1780.
- Siano R. 2008: Überleben, Raum- und Habitatnutzung sowie Ernährung ausgewildelter Auerhühner (*Tetrao urogallus* L.) im Nationalpark Harz. Dissertation TU Dresden. *Cuvillier Verlag, Göttingen*.
- Storch I. 1995: Habitat requirements of Capercaillie. *Proceedings of the International Symposium for Grouse* 6: 151–154.
- Storch I. 1997: Male territoriality, female range use, and spatial organization of capercaillie *Tetrao urogallus* leks. *Wildlife Biology* 3: 149–161.
- Storch I. 2001: Capercaillie. BWP update. The Journal of Birds of the Western Palearctic. *Oxford: Oxford University Press*.
- Storch I. 2002: On spatial resolution in habitat models: Can small-scale forest structure explain capercaillie numbers? *Conservation Ecology* 6(1):6. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art6>
- Storch I. 2000: Grouse Status Survey and Conservation Action Plan 2000–2004. *IUCN, Gland and Cambridge*.
- Storch I. & Leidenberger C. 2003: Tourism, mountain huts and distribution of Corvids in the Bavarian Alps, Germany. *Wildlife Biology* 9: 301–308.
- Storch I., Woitke E. & Krieger S. 2005: Landscape-scale edge effect in predation risk in forest-farmland mosaics of central Europe. *Landscape Ecology* 20: 927–940.
- Suchant R. 2003: Im Schwarzwald kann dem Auerhuhn noch geholfen werden. *Badische Bauernzeitung* 45: 28–30.
- Suchant R. & Braunish V. 2008: Rahmenbedingungen und Handlungsfelder für den Aktionsplan Auerhuhn. Grundlagen für ein integratives Konzept zum Erhalt einer überlebensfähigen Auerhuhnpopulation im Schwarzwald. *Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg*.
- Summers R. W., Proctor R., Thorton M. & Avey G. 2004: Habitat selection and diet of the Capercaillie *Tetrao urogallus* in Abernethy Forest, Strathspey, Scotland: Capsule Woodland characteristics are important for fully grown birds and for broods. *Bird Study* 51: 58–68.
- Swenson E. J. & Angelstam P. 1993: Habitat separation by sympatric forest grouse in Fennoscandia in relation to boreal forest succession. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1303–1310.
- Teuscher M., Brandl R., Rösner S., Bufka L., Lorenc T., Förster B. & Müller J. 2011: Modelling habitat suitability for the Capercaillie, *Tetrao urogallus*, in the national parks Bavarian Forest and Šumava. *Ornithologischer Anzeiger* 50: 97–113.
- Thiel D., Jenni-Eiermann S., Palme R. & Jenni L. 2011: Winter tourism increases stress hormone levels in the capercaillie *Tetrao urogallus*. *Ibis* 153: 122–133.
- Wegge P., Olstad T., Gregersen H., Hjeljord O. & Sivkov A. V. 2005: Capercaillie broods in pristine boreal forest in northwestern Russia: the importance of insects and cover in habitat selection. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1547–1555.
- Wegge P., Rolstad J. & Gjerde I. 1992: Effects of boreal fragmentation on capercaillie grouse: empirical evidence and management implications. In: McCullough D. R. & Barret R. H. (eds): *Wildlife 2001: Population*: 738–749.
- Wegge P. & Storaas T. 1990: Nestloss in capercaillie and black grouse in relation to the small rodent cycle in southeast Norway. *Oecologia* 82: 527–530.
- Wingfield J. C., Hunt K., Breuner C., Dunlap K., Fowler G. S., Freed L. & Lepson J. 1997: Environmental stress, field endocrinology and conservation biology. In: Clemmons

- J. R. Buchholz R. (eds): Behavioral Approaches to Conservation in the Wild. *Cambridge, Cambridge University Press: 95-131.*
- Zeitler A. & Glanzer U. 1998: Skiing and grouse in the Bavarian Alps. *Grouse News 15: 8-12.*

Došlo 10. července 2013, prijato 21. řijna 2013.

Received 10 July 2013, accepted 21 October 2013.

Editor: P. Adamík

4.2. Článek II.

Fragmentace prostředí a její vliv na populaci tetřeva hlušce na Šumavě a v Bavorském lese.

Tejkal M., Mikoláš M. & Volf O.

Sylvia – přijato (2015)

Fragmentace prostředí a její vliv na populaci tetřeva hlušce na Šumavě a v Bavorském lese

Effect of habitat fragmentation on population of Western capercaillie in Šumava and Bavarian forest

Martin Tejkal¹, Martin Mikoláš^{2,3}, Ondřej Volf⁴

¹ *Fakulta životního prostředí, Česká zemědělská univerzita v Praze, Kamýcká 129, Praha 6 – Suchdol, 165 21; e-mail: tejkal@fzp.czu.cz, tel. 774 112 626*

² *Fakulta lesnická a dřevařská, Česká zemědělská univerzita v Praze, Kamýcká 129, Praha 6 – Suchdol, 165 21*

³ *PRALES, o. z., Odtrnovie 563, 013 22 Rosina, Slovensko*

⁴ *Ametyst, o. s., Koterovská 84, 326 00 Plzeň*

ABSTRAKT

Šumavská populace tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) je v současnosti jedinou životaschopnou populací tohoto druhu v České republice. Její početnost se pohybuje na kritické hranici, kdy je možná její dlouhodobá existence. Pro úspěšnou ochranu tohoto deštníkového druhu je nezbytné stanovit velikost a prostorové rozmístění vhodného habitatu a míru jeho fragmentace. Uvedené aspekty jsou v této studii řešeny za pomoci metody maximální entropie, teorie grafů a simulace potenciálního pohybu tetřeva. Dle

výsledků této studie lze nalézt nejvhodnější habitatové podmínky pro tetřeva v centrální ("jádrové") části Šumavy a několika omezeně propojených lokalitách. Celková rozloha potenciálně vhodného habitatu tetřeva činí 503 km², z nichž 95 km² nepodléhá cílené ochraně. Omezené propojení lze nalézt především mezi populací tetřeva v jádrové části Šumavy a populací obývajících Trojmezenskou hornatinu, navíc silně závislé na přítomnosti vhodných biotopů na bavorské straně Šumavy. Podobně bylo nalezeno velmi slabé propojení vhodných biotopů v okolí Železné Rudy a biotopů nacházejících se v okolí Velkého Javoru, Jezerní hory a Můstku. Fragmentace vhodných území je v současnosti silně ovlivněna dopravními komunikacemi a frekventovanými turistickými stezkami. Pro zachování stávající populace tetřeva je žádoucí udržovat rozsáhlá území vhodných biotopů a jejich vzájemné propojení, zabezpečující úspěšnou vnitrodruhovou komunikaci. Současně je třeba věnovat více pozornosti okrajovým a izolovaným populačním jednotkám (zejména pokud nepodléhají cílené ochraně), jejichž zánik by mohl vést k oslabení celé populace.

KLÍČOVÁ SLOVA

Bavorský les, Conefor, fragmentace biotopu, Maxent, Šumava, *Tetrao urogallus*

ABSTRACT

Population of Western Capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Šumava is currently the only viable population of this species in the Czech Republic. Its abundance varies on the critical line, enabling its long-term existence. For the successful protection of this umbrella species it is necessary to determine the size and spatial distribution of suitable habitat and degree of its fragmentation. We examine these aspects using maximum entropy method, graph theory and simulation of potential capercaillie movement. Results of our study indicate that the best habitat conditions for capercaillie are in the central ("core area") of the Šumava and some of the adjacent locations. The total area of potentially suitable capercaillie habitat is 503 km², from which 95 km² is not under targeted protection. Limited connections was found mainly between capercaillie populations in the core part of the Šumava Mountains and Trojmezenská area, strongly dependent on the presence of suitable habitat on the Bavarian side of Šumava.

Similarly, it was found insufficient connection between suitable habitats near Železná Ruda and habitats located nearby Großser Arber, Jezerní hora and Můstek. Fragmentation of suitable habitat is strongly influenced by frequented roads (including touristic trails) affecting the use of habitat, overall vitality and reproduction of capercaillie individuals. To maintain existing populations of capercaillie it is strongly desirable to sustain large areas of suitable habitat and their interconnection, providing a successful intraspecific communication. It is also necessary to devote more attention to the marginalized and isolated suitable habitats (especially if they are not protected), whose loss could lead to a weakening of the entire population.

KEYWORDS

Bavarian Forest, Conefor, habitat fragmentation, Maxent, *Tetrao urogallus*, Šumava

ÚVOD

Tetřev hlušec (*Tetrao urogallus*) představuje druh se specifickými ekologickými požadavky, vázaný na rozsáhlé oblasti zachovalých jehličnatých a smíšených lesů Evropy a Asie. Zajištění odpovídajících podmínek pro tento druh umožňuje účinnou ochranu celého ekosystému horských lesů ve střední Evropě. Jedná se o typický příklad tzv. „deštníkového“ druhu (umbrella species; Suter et al. 2002, Pakkala et al. 2003). Jeho přežití je zárukou ochrany pro mnoho dalších vzácných a ohrožených druhů. V neposlední řadě je tetřev hlušec jedním z kritériových druhů, zařazených do přílohy I, přílohy II/2, přílohy III/2, směrnice Rady Evropských společenství č. 79/409/EHS, o ochraně volně žijících ptáků. Navzdory tomu jeho početnost dlouhodobě klesá v celém areálu rozšíření (Storch 2007). Pokles populace tetřeva hlušce tak indikuje celkový negativní a zhoršující se stav celých společenstev.

Jedním z hlavních důvodů ohrožení tetřeva hlušce v jeho evropském areálu je fragmentace vhodných biotopů a s ní úzce související ztráta konektivity krajiny (migrace jedinců napříč zdrojovými plochami) (Storch 2000, 2007). Při fragmentaci dochází k rozpadu souvislých ploch biotopů do většího počtu malých plošek, více či méně

oddělených územím jiného charakteru. Její negativní dopad je znatelný zejména u malých, již tak izolovaných populací přežívajících v menších horských celcích, které jsou velmi zranitelné vůči náhodným nepříznivým jevům. Fragmentace způsobuje kromě ztráty rozlohy biotopů, jejich izolace a zvýšení ekotonálního jevu i negativní dopad na genetickou strukturu populace, limituje tok genů, zvyšuje genetický drift a inbreeding. To vše následně ovlivňuje reprodukční úspěšnost a mortalitu juvenilních jedinců. Její důsledky na genetickou různorodost se mohou projevit již v řádu desítek let (Segelbacher et al. 2008). Na Šumavě a v Bavorském lese, které jsou obklopeny hustě osídlenou a intenzivně využívanou krajinou střední Evropy, je proto nutné tento jev sledovat obzvláště pozorně.

Populace tetřeva obývající Šumavu a Bavorský les je výjimečná v rámci Evropy. V posledních desetiletích došlo k zániku mnohých populací tetřeva hlušce ve střední Evropě. Populace tetřeva hlušce na Šumavě je navíc jeho jedinou životaschopnou populací v České republice. Početnost tetřeva v PO Nationalpark Bayerischer Wald prošla ve druhé polovině 20. století značnými výkyvy. Zatímco v roce 1945 byla odhadována na 250 jedinců, v letech 1972–74 to bylo již jen 60 jedinců (Scherzinger 2003). Následoval projekt na záchranu druhu spojený s vypouštěním odchovaných jedinců. V letech 1985 až 2000 tak bylo vypuštěno celkem 1376 ptáků. Efekt této části projektu na divokou populaci tetřeva hlušce v bavorské části je však sporný (Siano 2008), protože v roce 2006 byla početnost tetřeva v bavorském NP odhadnuta stále jen na pouhých 30–50 jedinců (Leitl & Lohberger 2006). Současně došlo na Šumavě v letech 2007 a 2008 k větrným bouřím (Kyrill a Emma), které silně napomohly rozsáhlým gradacím podkorního hmyzu (Lausch et al. 2011, 2013). I když byla následně velká část dotčených porostů vytěžena, část jich byla ponechána přirozenému vývoji. Vliv ponechání lesů přirozenému vývoji se nakonec ukázal pro populaci tetřeva jako pozitivní, umožňující mu přežít i v “suchých” lesích (Rössner et al. 2014). Tyto změny biotopů byly doprovázeny vypouštěním jedinců z umělého chovu, což mohlo mít částečný, nikoliv však významný vliv (Siano R. & Klaus S. 2013). V roce 2011 odhadl Bufka (2011) početnost na české straně pohoří na 200 až 250 jedinců. Velikost populace tetřeva hlušce na Šumavě a v Bavorském lese se v současnosti odhaduje přibližně na 500 jedinců (Müller & Rösner 2011, Rösner et al. 2014, Rösner & Leibl 2014) a pohybuje se na kritické hranici jejího dlouhodobého přežití, kterou stanovili Grimm a Storchová

(2000). Nepříznivé ovlivnění kvality biotopů tetřeva představuje bezprostřední ohrožení budoucnosti tohoto druhu v území. Proto je nutné sledovat a předejít všem negativním jevům, které by mohly ohrozit jedinou populaci tetřeva hlušce v ČR. Základním nástrojem pro úspěšnou ochranu je znalost prostorového fungování populace, velikosti vhodných biotopů a jejich fragmentace (Quevedo et al. 2006). S výjimkou práce Rösner et al. (2014) nebyla tomuto tématu dosud věnována patřičná pozornost, zvláště pak v případě biotopů, nacházejících se mimo území obou národních parků.

Pokud chceme hodnotit vliv fragmentace biotopů na současnou populaci tetřeva na Šumavě, potřebujeme nejprve prostorově vymezit území jeho trvalého výskytu. Vzhledem k neustálé migraci jedinců a biotopovým změnám je to však velmi obtížné, zvláště v regionálním či globálním měřítku. Modelování habitatu ("ecological niche modeling") je relativně nový, slibně se vyvíjející přístup vymezení podrobnějšího areálu rozšíření sledovaného druhu (Franklin 2009, Peterson et al. 2011). Tento areál je odhadnut z kombinace záznamů o výskytu jedinců s environmentálními podmínkami prostředí, obvykle pomocí statistického algoritmu (Elith et al. 2006). Jedním z výsledků modelování je mapa, ve které je splnění biotopových nároků daného druhu vyjádřeno indexem vhodnosti biotopu ("habitat suitability index", HSI). Stanovením odpovídající hraniční hodnoty tohoto indexu je následně možné vymezit vhodná (jádrová) území prostorově.

Míra fragmentace jádrových území byla hodnocena na základě jejich funkčního propojení (konektivity). V rámci toho je brána v potaz nejen velikost a tvar daného území, ale i migrační nároky konkrétního druhu (Uezu et al. 2005). Mezi různými přístupy pro výpočet funkční konektivity území (např. trasování cestou nejmenších nákladů nebo populační modely) se v poslední době stále častěji prosazuje využití teorie grafů (Saura & Pascual-Hortal 2007). Teorie grafů chápe krajinu jako sadu uzlů (v našem případě jádrových území) a jejich propojení, vyjadřujícího schopnost organismu migrovat mezi nimi (Saura et al. 2011). Tento přístup umožňuje hodnotit individuální význam jednotlivých jádrových území v rámci konektivity jejich celé mozaiky a to až na úrovni krajiny velkých měřítek (Calabrese & Fagan 2004).

Cílem předložené studie je posoudit, do jaké míry je populace tetřeva hlušce na Šumavě a v Bavorském lese ohrožena fragmentací prostředí. Studie řeší tyto dílčí otázky: (1) Které z vybraných podmínek prostředí nejvíce ovlivňují současné rozšíření tetřeva

hlušce v této oblasti?, (2) Kde se nachází potenciální jádrová území jeho výskytu?, (3) Jaká je současná fragmentace jádrových území, její příčiny a vliv na rozšíření tetřeva?, (4) Jaká opatření mohou vést k zmírnění dopadů fragmentace na populaci tetřeva hlušce?

METODIKA

Studijní území

Vzhledem k současnému rozšíření tetřeva a nutnosti identifikovat propojenost všech potenciálně vhodných biotopů bylo rozhodnuto řešit celou studii v širším prostorovém kontextu. V tomto smyslu bylo jako studijní území uvažováno celé pohoří Šumava, a Bavorský les s přilehlým územím (Obr. 1). V takto vymezeném území je kromě národních parků Šumava a Bavorský les a chráněné krajinné oblasti Šumava vyhlášeno i několik ptačích oblastí soustavy Natura 2000. Na české straně jsou to Ptačí oblasti (dále jen zkratka PO) Šumava a PO Boletice a na německé PO Nationalpark Bayerischer Wald a PO Großer und Kleiner Arber mit Schwarzeck. Vyjma PO Boletice je v nich tetřev hlušec vyhlášen právě jako předmět ochrany. Součástí vymezeného území byla i hraniční část rakouské Šumavy mezi vrcholy Plechý a Smrčina, vyhlášená jako evropsky významná lokalita Böhmerwald und Mühltäler.

Studované území má rozpětí nadmořské výšky od 500 do 1456 m. n. m v nejvyšších partiích a tomu odpovídající průměrný roční gradient teplot (8 - 3 °C) a srážek (700 - 1500 mm). Souvislá sněhová pokrývka leží v nejvyšších polohách většinou 120-150 dní. V území převažující lesní porosty tvoří především monokultury smrku s roztroušenými zbytky květnatých a kyselých horských bučin.

Popis druhu

Tetřev hlušec je největším zástupcem čeledi tetřevovitých na světě. Optimální životní podmínky nachází ve starých (přírodních) jehličnatých a smíšených lesích s mýtinami a hustým podrostem borůvčí, ale i v mladých lesích vzniklých samovolným vývojem. Základní předpoklad pro úspěšnou ochranu je zachování dostatečné rozlohy vhodného přírodního prostředí. Tetřev hlušec využívá průměrně 550 ha (Storch 1995),

minimální životaschopná populace potřebuje 250-500 km² pro dlouhodobé přežití (Grimm & Storch 2000, Braunsch & Suchant 2013). Aby populace nebyla fragmentována, neměla by být vzdálenost území s vhodnými podmínkami větší než 10 km (Storch 1997). Ideální vzdálenost je do 2,5 km, odpovídající průměrné disperzní schopnosti tetřeva (Hjeljord et al. 2000).

Výrazná preference biotopů na Šumavě se projevovala u porostů s hustým porostem borůvčí a starších více jak 130 let (Smrčková 2000). Aktuální průzkumy však dokazují jeho výskyt i v otevřených plochách, které jsou výsledkem větrné smršti a následné kůrovcové gradace. Plochy odumřelého lesa ponechaného k samovolnému vývoji jsou tak tetřevem i nadále do určité míry využívány. Celkově je pro tetřeva důležitá přítomnost prostorově malých struktur lesa, jako jsou kořenové vývraty, tlející dřevo, přirozené zmlazení a malé skupinky mladých smrků jako útočiště při spaní (Müller & Rösner 2013).

Vstupní data a jejich příprava

Druhová data

Nálezová data, jako jeden ze základních vstupů pro tvorbu modelu rozšíření, tvořily GPS záznamy o výskytu tetřeva v území, pocházející z databáze Agentury ochrany přírody a krajiny ČR a správ obou národních parků. Za výskyt bylo považováno přímé pozorování, nález trusu či stop tetřeva.

V rámci kontroly nálezových dat byly nejprve odstraněny duplicitní záznamy a kvůli odstranění vlivu větrných bouří v letech 2007 a 2008 (Kyrill a Emma) na charakter lesních porostů a tím i rozšíření tetřeva, bylo pracováno pouze se záznamy o výskytu pořízenými po těchto událostech. Ke zmírnění negativního dopadu silné prostorové závislosti (autokorelace) záznamů o výskytu, způsobené rozdílnými metodami jejich sběru, byly záznamy prostorově filtrovány do vzdálenost 300 metrů. Tato vzdálenost byla zvolena jako vhodný kompromis mezi maximálním možným snížením autokorelace (I. Moranův index) a zároveň dostatečným počtem záznamů pro tvorbu modelu rozšíření tetřeva.

Environmentální data

Druhý typ dat, nutný k modelování rozšíření druhu, tvoří environmentální podmínky prostředí (dále jen prediktory). Jejich výběr byl v této studii podmíněn splněním všech následujících kritérií: ekologický význam, přijatelná míra jejich prostorové závislosti a především dostupnost ve formě prostorových dat (geodat) pro celé území. Ekologický význam jednotlivých prediktorů byl ověřen na základě současné odborné literatury a jejich schopnosti fitovat predikční model (pomocí Jack-nife testu). Prostorová závislost prediktorů byla minimalizována výběrem prediktorů s přijatelnou hodnotou Pearsonova korelačního koeficientu $< \pm 0,6$ (Montoya et al. 2009). Nejproblematictější kritériem se ukázala velmi omezená dostupnost prediktorů ve formě geodat, která byla značně závislá na způsobu a podmínkách jejich poskytnutí, aktuálnosti, strukturní a obsahové shodě s ostatními prediktory a především dostupnosti pro celé území.

Pro tvorbu habitatového modelu byly při splnění zmíněných podmínek vybrány následující prediktory: nadmořská výška (m n. m.), průměr měsíčních srážek za rok (mm), vzdálenost k urbanizovanému území (m), typ krajinného pokryvu (12 tříd Corine Land Cover; EEA 2007) a zeměpisná šířka a délka. Kritéria výběru naopak nebyla splněna u těchto prediktorů (s odůvodněním): svažitost (nevýznamnost), orientace lokality ke světovým stranám (nevýznamnost), vzdálenost ke komunikacím (nevýznamnost), průměrná roční teplota (korelace s nadmořskou výškou a srážkami), topografický index (nevýznamnost) a stáří, druhové složení a zakmenění lesních porostů (nedostupnost). Vybrané prediktory byly upraveny na shodný prostorový rozsah, rastrový formát a rozlišení (100 x 100 m) v programu ArcGIS 10.3 (ESRI Inc. USA).

Tvorba habitatového modelu

Potenciálně vhodný habitat tetřeva byl modelován pomocí metody maximální entropie, implementované v programu MaxEnt verze 3.3.3e (Phillips et al. 2006; <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>). Tato modelovací metoda poskytuje ve srovnání s ostatními metodami (např. bioklimatické modely, regrese, neuronové sítě) velmi dobré výsledky (Gastón & García-Viñas 2011) a díky její schopnosti pracovat výhradně s prezenčními nálezovými daty je v současnosti nejrozšířenější. Program

MaxEnt využívá principu maximální entropie k odhadu sady statistických funkcí, které aproximují rozšíření druhu z dat o jejich výskytu a environmentálních proměnných (Phillips et al. 2006). Výsledkem modelovacího procesu je tedy model vymezující niku tetřeva v geografickém prostoru. Stejný přístup byl použit například k hodnocení stavu jádrové populace tetřeva hlušce na Slovensku (Mikoláš et al. 2013). Podrobnější informace o principech, nastavení a podmínkách použití metody maximální entropie pro odhad rozšíření druhu se ve své práci věnují Phillips & Dudík (2008) a Elith et al. (2011). Specifické parametry modelu (práh konvergence, počet iterací, atd.) byly nastaveny s ohledem na doporučení v odborné literatuře (Elith et al. 2011). Pro zajištění robustnějších výsledků byl výsledný model průměrem jeho deseti opakování, přičemž byl dále korigován stejným počtem modelů testovacích, získaných rozdělením původní sady záznamů metodou křížového ověřování (krosvalidací).

Predikční úspěšnost výsledného modelu byla měřena pomocí nezávislé diskriminační hladiny AUC (Area Under the ROC Curve), základní metriky pro popis grafu ROC (Receiver Operating Characteristic curve) křivky (Hanley & McNeil 1982). Hodnotu AUC představuje suma plochy pod ROC křivkou nabývající hodnot od 0,5 do 1, přičemž hodnoty 0,5 lze považovat za náhodnou předpověď a hodnoty vyšší ukazují výsledky lepší než náhodné. AUC hodnoty 0,5–0,7 indikují špatný výkon modelu; 0,7–0,9 střední výkon a hodnoty > 0,9 vysoký (Pearce & Ferrier 2000).

V dalším kroku bylo zapotřebí zohlednit ve výsledném modelu rušivý vliv dopravy a turismu v jádrových územích na disperzi jedinců. Pro tento účel byla navržena konstantně široká ochranná pásma, přímo navazující na liniový zdroj rušivého vlivu a jejich území z prostorového modelu vyloučeno. Za rušivý zdroj byly považovány: silnice I. tř. (300 m na každou stranu); silnice II. a III. třídy a železnice (150 m na každou stranu); turistické pěší trasy, naučné stezky, lyžařské trasy a cyklostezky (100 m na každou stranu). Při návrhu šíře ochranných pásem byl z opatrnosti kladen důraz především na zahrnutí citlivějších (nejfrekventovanějších) úseků komunikací a turistických tras, jejichž rušivý vliv na populace tetřeva byl jednoznačně prokázán (Räty 1979, 1985, Marshall 2005, Summers et al. 2007). Přítomnost těchto faktorů bylo zohledněno vyjmutím území dotčených pásem z analýzy. Faktorů ovlivňujících šíři i variabilitu těchto pásem existuje přirozeně více např. pohlaví a věk jedince, roční cyklus, struktura porostu,

svažitost terénu, sněhová pokrývka, denní a sezónní intenzita dopravy, hustota vegetace v okolí stezek (Coppes & Braunisch 2013).

Hlavním výsledkem predikčního modelu je mapa indexu vhodnosti biotopu (HSI - habitat suitability index). Tento index s rozsahem hodnot 0-1 (resp. 0-100 %) reprezentuje potenciální vhodnost habitatu pro tetřeva. Pro potřeby dalších analýz bylo nutné identifikovat nejcenější biotopy (dále jen „jádrová území“). K tomu je zapotřebí stanovit hranici („threshold“), která rozdělí škálu vhodnosti habitatu do dvou kategorií: vhodný a nevhodný biotop. Na doporučení Liu et al. (2005) a Bean et al. (2012) k tomu byla v případě této práce použita hranice určená shodným poměrem správně určených presencí („sensitivita“) a absencí („specifická“) tetřeva modelem („Equal training sensitivity and specificity“).

Hodnocení fragmentace a simulace migračních tras

Vzhledem k roztroušené mozaice vhodných biotopů a složité síti jejich vztahů jsme k hodnocení funkčního propojení použili index pravděpodobnosti konektivity, vycházející z teorie grafů (Saura & Pascual-Hortal 2007). Grafem se v tomto případě myslí soubor „uzlů“ a „propojení“, existujících mezi dvěma sousedními uzly. Uzel v našem případě reprezentuje identifikovaná jádrová území, zatímco propojení symbolizuje schopnost druhu šířit se mezi nimi.

Vybraný index upravuje vlastnosti klasických krajinných indexů, lépe zohledňuje aktuální změny v krajině (např. ztrátu biotopu nebo jeho propojení) a to bez ohledu na měřítko jejich posouzení (Blazquez-Cabrera et al. 2014). Lze ho definovat jako pravděpodobnost, se kterou se dva jedinci (náhodně rozmístění v krajině) nachází ve vzájemně propojených lokalitách výskytu, vzhledem k ostatním lokalitám a jejich propojení. Význam každého vhodného území, v rámci jejich celkového propojení, byl získán z rozdílu hodnot indexu spočítaného pro všechna jádrová území dohromady a indexu, do jehož výpočtu nebylo toto území zahrnuto. Zvolený index nabývá hodnot od 0 do 1, spolu se zvyšující se propojeností jádrových území a jeho výpočet byl proveden v programu CONEFOR 2.6 (Saura & Thorne 2009; <http://www.conefor.org/>).

S ohledem na lokální podmínky prostředí a výsledky odborných studií (např. Hjeljord et al. 2000, Marjakangas & Kiviniemi 2005 nebo Rösner et al. 2013) byla průměrná disperzní vzdálenost tetřeva jako nutný výpočetní parametr v této studii

uvažována vzdálenost 2,6 km. Index konektivity byl nejprve počítán pro jádrová území prostorově vymezená zvolenou hranicí pravděpodobnosti (33,4 %). Nicméně pro potřeby podrobnějšího posouzení propojenosti území s ohledem na jejich kvalitu, byl index dále počítán také zvlášť pro každý následující interval HSI: 40 %, 50 %, 60 % a 70 %. Ve všech výpočtech indexu byla vždy zahrnuta pouze jádrová území s rozlohou > 5 ha.

Propojenost jádrových území byla kromě jejich vzájemných prostorových vazeb, vyjádřených hodnotou HSI, analyzována také pomocí simulace potenciálního pohybu tetřeva. Pro tento účel bylo nejprve zapotřebí vytvořit frikční povrch/rastr území, přičemž každá buňka tohoto rastru (tj. 1 ha) vyjadřuje míru energetické náročnosti, spojené s jejím překonáním do buňky následující. Frikční povrch byl v tomto případě vytvořen převrácením hodnot HSI, což je obecně považováno za objektivnější způsob oproti současným přístupům (Brown 2014). Území s nejvyšší pravděpodobností výskytu tak byla v rastru frikčního povrchu reprezentována hodnotami nejnižšími, představujícími nízkou náročnost migrace prostředím. Pomocí metody „trasování cestou nejnižších nákladů“ (least cost path modeling) byl frikční povrch následně použit k vytvoření spojitě sítě migračních koridorů pomocí nástroje Linkage Mapper v ArcGIS (McRae & Kavanagh 2011).

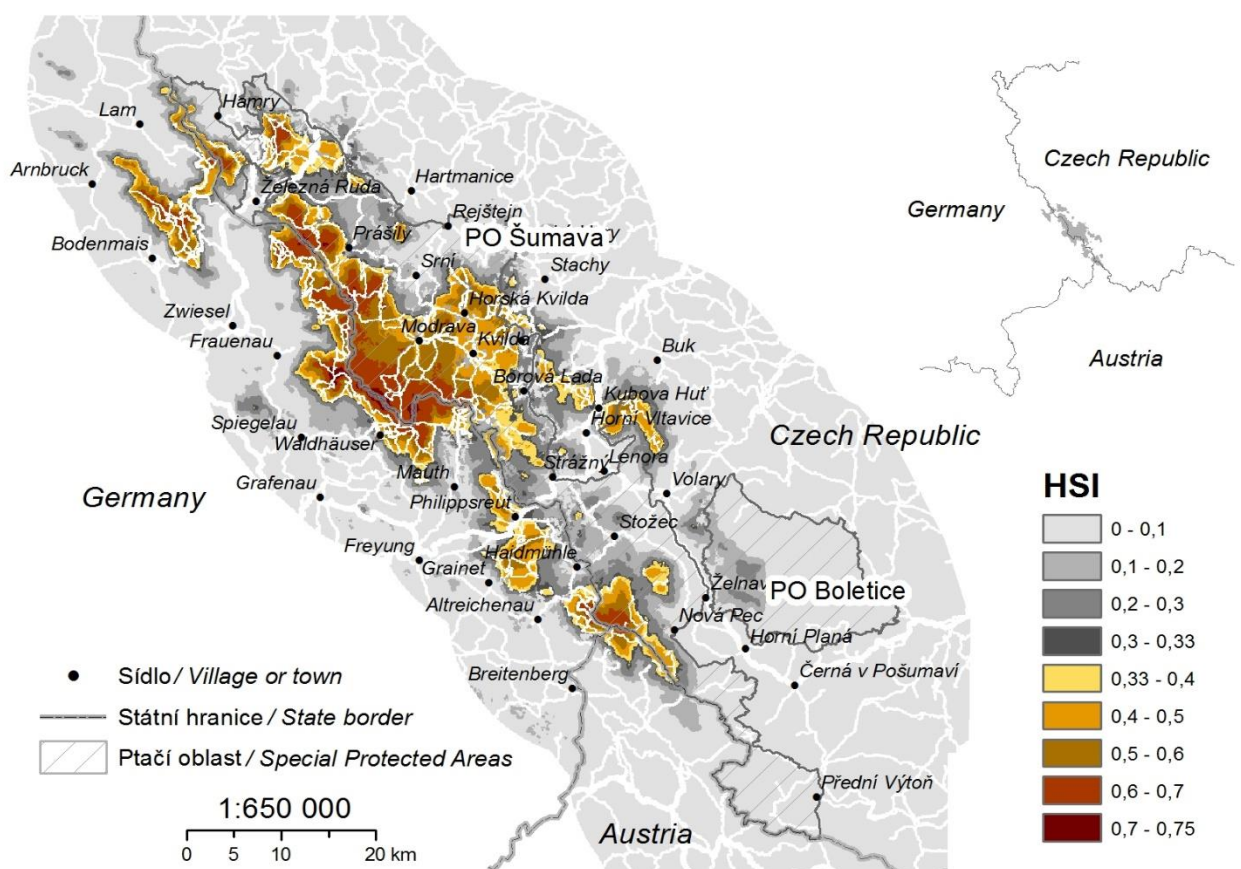
VÝSLEDKY

Predikce rozšíření

Pro tvorbu modelu rozšíření tetřeva bylo ve výsledku použito 1053 ze 4453 záznamů o jeho výskytu. Na základě Jack nife testu bylo nejvíce variability těchto dat (75%) vysvětleno nadmořskou výškou, průměrnými měsíčními srážkami za rok a typem krajinného pokryvu. Zbývající variabilita nálezových dat byla v modelu vysvětlena na základě jejich vzdálenosti od urbanizované území a polohy definované zeměpisnou šířkou a délkou. Zbývající prediktory měly zanedbatelný význam v podílu vysvětlené variability dat a nebyly do výsledného modelu zahrnuty.

Výsledný model měl hodnotu 0,918 AUC (se standardní odchylkou $\pm 0,004$) naznačující vysokou predikční schopnost. Nejvhodnější biotopové podmínky pro tetřeva

a tím i nejvyšší pravděpodobnost jeho výskytu se nacházejí v centrální (“jádrové”) části Šumavy a několika izolovaných lokalitách (obr. 1). Na základě stanovené hranice (threshold) bylo za potenciálně vhodný habitat pro tetřeva označeno území s hodnotou $\geq 0,33$ HSI. Rozloha tohoto území, podléhajícího některé z forem legislativní ochrany (ptačí oblast, národní park nebo chráněna krajinná oblast), byla 409,4 km² (viz tab. 1). Území s předpokládaným výskytem nepodléhající cílené ochraně mělo rozlohu 95,08 km² (viz tab. 2). Celková rozloha potenciálně vhodného habitatu pro tetřeva hlušce tak činí 504,48 km².



Obr. 1. Mapa vhodnosti biotopu pro tetřeva hlušce, vyjádřená indexem vhodnosti habitatu (HSI). Území s hodnotou HSI $\geq 0,33$ byly identifikovány jako potenciálně vhodný habitat (jádrová území). Naopak oblasti s hodnotou HSI pod tento práh byly identifikovány jako potenciálně nevhodné pro jeho dlouhodobý výskyt tetřeva.

Fig. 1. Habitat suitability map of Western Capercaillie expressed by habitat suitability index (HSI). Areas with HSI ≥ 0.33 were identified as a potentially suitable (core areas).

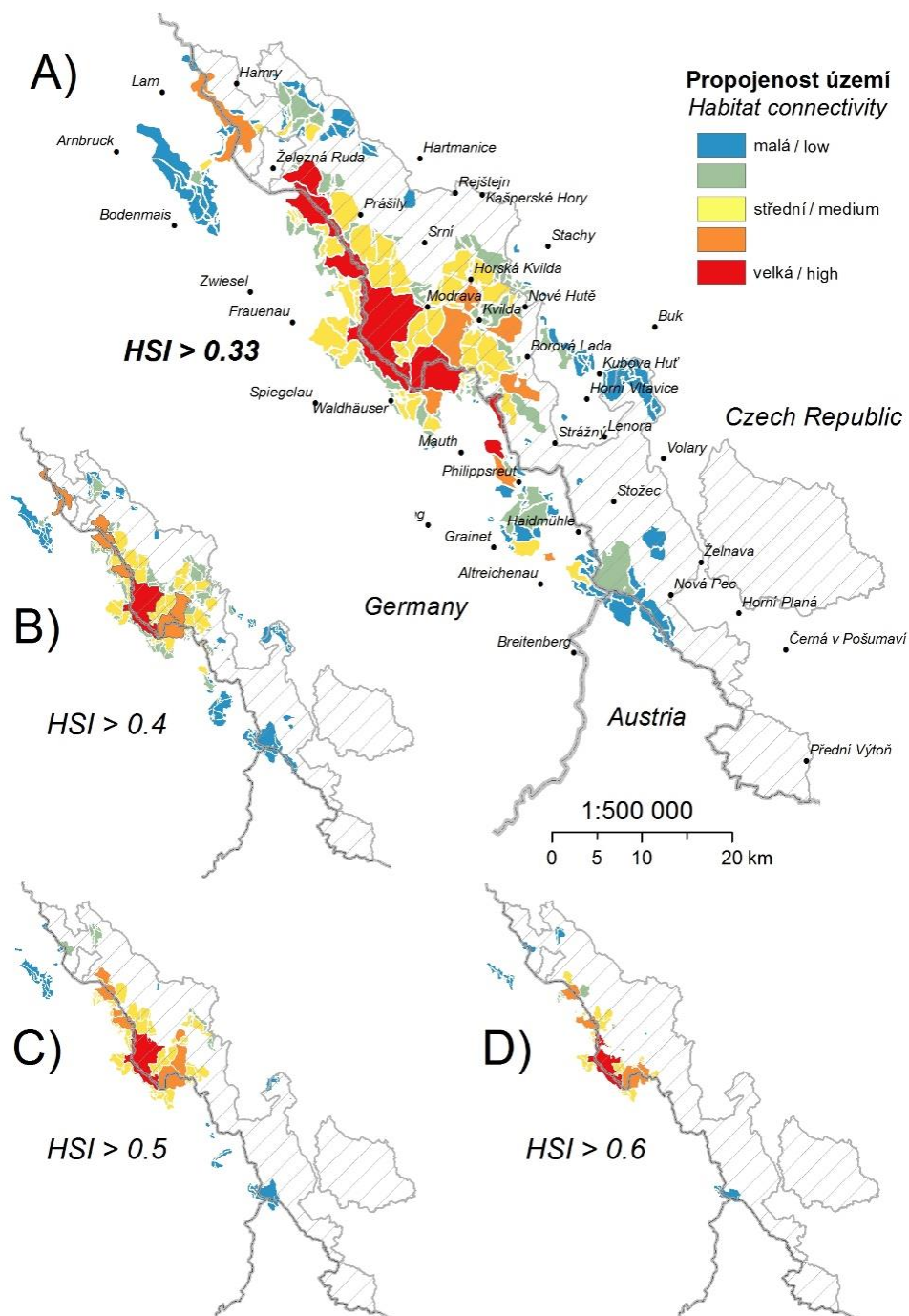
Conversely, areas with HSI under this threshold were identified as a potentially unsuitable for capercaillie existence in long-term.

Fragmentace habitatu tetřeva

Jak naznačuje výsledek analýzy propojenosti, v oblasti se nachází několik velkých, velmi dobře propojených jádrových území (obr. 2, část A). V některých případech je jejich dobré propojení zachováno napříč více uvažovanými variantami s různou hodnotou HSI a tím i celkovou rozlohou jádrových území (obr. 2, část B-D). To se týká především již zmiňované oblasti v okolí Malé a Velké Mokrůvky, Blatného vrchu a Roklanu. Nicméně řada vhodných lokalit je naopak propojena jen velmi omezeně. Jde především o vhodné území v okolí Železné Rudy a Bayerisch Eisenstein a vhodná území v okolí Velkého Javoru, Jezerní hory a Můstku. Omezené propojení lze nalézt také mezi populací tetřeva v jádrové části Šumavy a populací obývajících Trojmezenskou hornatinu. Právě toto propojení je silně závislé na vhodných biotopech nacházejících se na bavorské straně Šumavy. Vzájemné porovnání míry propojenosti vhodných biotopů vzhledem k různému stupni jejich kvality naznačuje možný scénář jejich vývoje v případě dlouhodobého působení negativních faktorů.

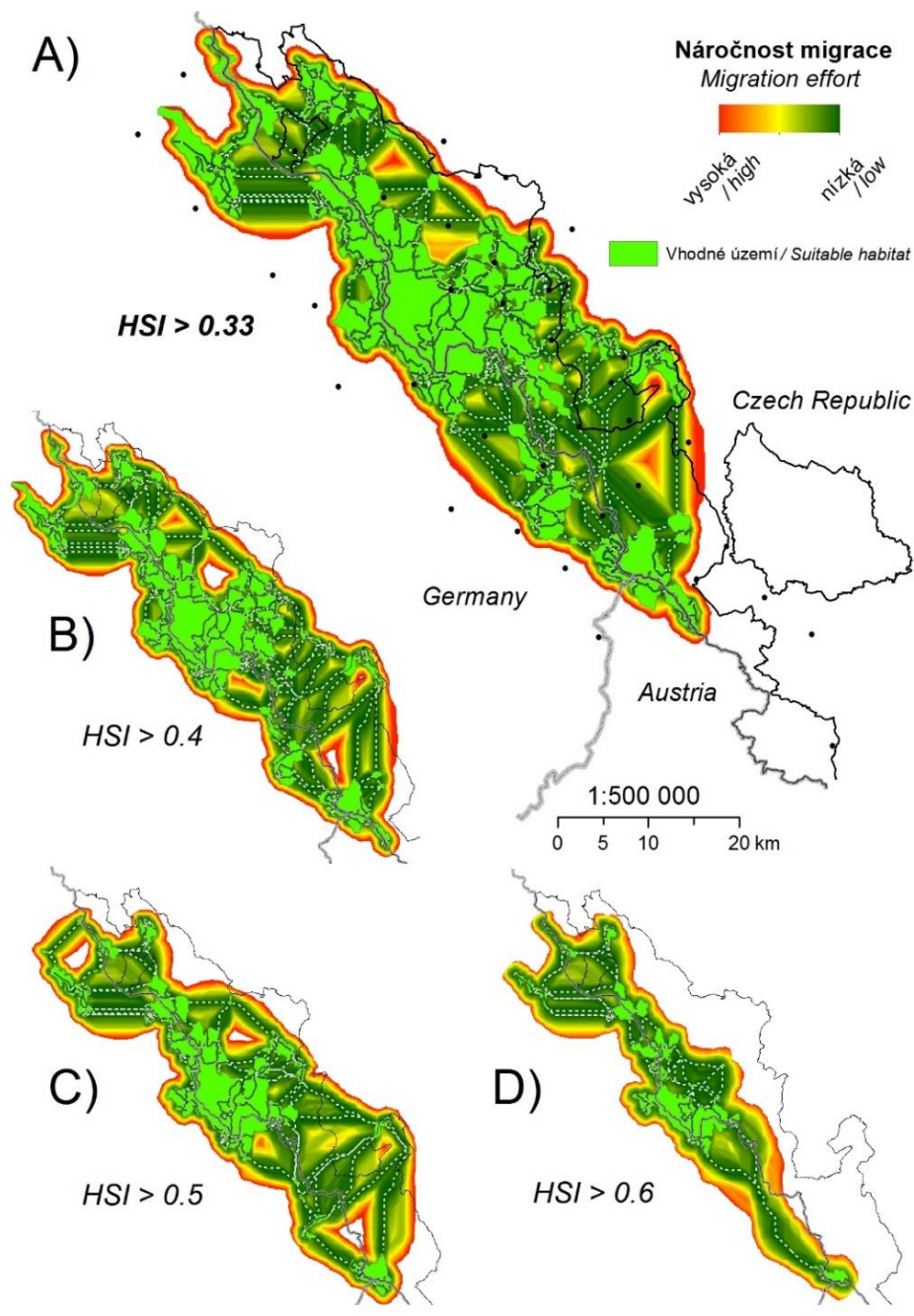
Migračních trasy a koridory

Vzhledem k orientaci území je většina zjištěných migračních tras a koridorů orientována v podélném, severozápadně-jihovýchodním směru (obr. 3, část A). Tvar a umístění jednotlivých migračních tras reprezentuje ideální migrační trasu tetřeva (nejnižší energetickou náročnost) vzhledem k jeho nárokům na prostředí. Vzhledem k obtížnému stanovení "jedné ideální trasy" bylo objektivnější stanovit náročnost migrace prostředím v rámci migračních koridorů. Existence a délka koridorů a tras se značně lišila v závislosti na uvažované kvalitě jádrových území (obr. 3, část B-D). Výsledky této analýzy, podobně jako výsledky analýzy propojenosti, identifikovaly několik relativně izolovaných jádrových území (okolí Velkého Javoru, Jezerní hory, Můstku a Trojmezí) a klíčovou roli bavorské části Šumavy v zachování funkčního propojení populací v centrální části a oblasti Trojmezí.



Obr. 2. Vzájemná propojenost potenciálních biotopů tetřeva na Šumavě. Jednotlivé varianty (A-D) odpovídají analýze propojenosti území počítané pro biotopy s různou úrovní kvality (vyjádřené pomocí HSI).

Fig. 2. Connectivity of potential capercaillie habitat in Šumava. Individual variants (A-D) correspond to the connectivity analysis for different level of habitat quality (measured by HSI).



Obr. 3. Předpokládané migrační koridory tetřeva na Šumavě. Náročnost migrace je vyjádřena v červeno-zelené škále. Tenká přerušovaná linie reprezentuje trasu s nejmenší náročností migrace (tj. nejpravděpodobnější migrační trasu). Jednotlivé varianty (A-D) odpovídají analýze migračních tras a koridorů počítané pro biotopy s různou úrovní kvality (vyjádřené pomocí HSI).

Fig. 3. Expected migration corridors for capercaillie in Šumava. Migration effort is expressed by red-green colour scale. Thin dashed line represents a route with the least migration effort (i.e. the most likely migration route). Individual variants (A-D)

correspond to the simulation of potential movement analysis for different level of habitat quality (measured by HSI).

HSI (%)	PO/SPA Šumava	%	NP/NP Šumava	%	NP Bavorský les/NP Bayerisch er Wald	%	CHKO/LP Šumava	%	PO/SPA Boletice	%	PO/SPA Arber **	%	Všechna CHÚ/ All protecte d areas
0 - 0,1	239,7	24,6	97,7	14,3	49,7	20,5	553,1	55	191,4	81,5	8	22,2	807,8
0,1 - 0,2	136,7	14	110,5	16,2	38,3	15,8	12,3	1,2	29,3	12,5	1,3	3,6	273,6
0,2 - 0,3	117	12	97,3	14,3	24	9,9	71,9	7,2	7,7	3,3	3,1	8,6	197,0
0,3 - 0,33	30,6	3,1	33,9	3,5	5,6	2,3	15,7	1,6	-	-	1,6	4,4	47,0
0,33 - 0,4	51	5,2	38,4	5,6	7,1	2,9	20,9	2,1	-	-	2,6	7,3	69,8
0,4 - 0,5	85	8,7	65,4	9,6	15,4	6,3	24,8	2,5	-	-	7	19,4	113,5
0,5 - 0,6	86,7	8,9	78,7	11,6	21	8,7	9,7	9,2	-	-	6,5	18,1	115,8
0,6 - 0,7	62,5	6,4	56,4	8,3	33,6	13,9	5,2	5,2	-	-	4,4	12,1	99,8
0,7 - 0,75	4,4	0,5	4,1	6,1	6,2	2,6	-	-	-	-	-	-	10,5
ostatní/other*	161,4	16,5	98,6	10,5	41,3	17,1	153,8	15	6,5	2,8	2	4,3	326,3
< 0,33 (nehodný habitat/ unsuitable habitat)	524	53,7	339,4	48,4	117,5	48,5	653	66	228,5	97,2	14	38,9	1325,4
> 0,33 (vhodný habitat/ suitable habitat)	289,7	29,7	243,0	41,2	83,2	34,4	60,6	19	-	-	20	57	409,4

* zastavěná území a dopravní a turistické trasy/built-up areas and transport and tourist routes

** PO Großer und Kleiner Arber mit Schwarzeck

Tab. 1. Rozloha potenciálně vhodného habitatu tetřeva v chráněných územích (národní parky - NP, ptačí území - PO a chráněná krajinná oblast - CHKO) v závislosti na hodnotě

HSI (rozloha v km²). Území s hodnotou < 0,33 HSI bylo považováno za potenciálně nevhodné. Naopak území s vyšší hodnotou HSI bylo považováno za potenciálně vhodné pro dlouhodobý výskyt tetřeva.

Table. 1. Area of potentially suitable habitat of *Capercaillie* within protected areas (national parks - NP, Special Protected Areas - SPA and Landscape Park - LP), depending on the HSI value (area in km²). Areas with HSI ≥ 0.33 were identified as a potentially suitable (core areas). Conversely, areas with HSI under this threshold were identified as a potentially unsuitable for *capercaillie* existence in long-term.

HSI mimo CHÚ/HSI outside protected areas (%)	Česká republika/ Czech Republic	Německo/ Germany	Rakousko/ Austria
0 - 0,1	1591,2	801,9	543,2
0,1 - 0,2	15,9	96,4	16,6
0,2 - 0,3	9	59,9	8,4
0,3 - 0,33	1,5	16,3	2,5
0,33 - 0,4	0,04	24,9	3,5
0,4 - 0,5	0,03	35,9	3,3
0,5 - 0,6	0,03	18,2	2,2
0,6 - 0,7	0,02	6,4	0,7
0,7 - 0,75	-	-	-
< 0,33 (nevhodný habitat/ unsuitable habitat)	1617,6	974,5	570,7
> 0,33 (vhodný habitat/ suitable habitat)	0,12	85,29	9,67

Tab. 2. Potenciální vhodnost habitatu pro tetřeva hlušce mimo chráněná území v závislosti na hodnotě HSI (rozloha v km²).

Table. 2. Potential suitability for *Capercaillie* habitat outside protected areas, depending on the HSI value (area in km²).

DISKUSE

Početnost populace tetřeva hlušce na Šumavě a v Bavorském lese se pohybuje na kritické hranici, kdy je možná její dlouhodobá existence. Pokud má jediná životaschopná populace tetřeva hlušce v ČR přežít, je žádoucí udržovat rozsáhlá území vhodných biotopů a jejich vzájemné propojení, které zabezpečí úspěšnou komunikaci jedinců (Grimm & Storch 2000). Území Šumavy a Bavorského lesa je jedním z mála míst ve Střední Evropě, kde je tento přístup ještě možný. Nedostatek informací o využívání biotopů tetřeva na Šumavě a jejich fragmentaci je jedním z hlavních problémů pro plánování účinné ochrany tohoto druhu. Naše analýza dokazuje, že v současnosti je propojení biotopů tetřeva relativně vysoké, zejména v centrální části. Přesto je z části narušeno ztrátou důležitých nášlapných kamenů, ke které dochází např. nevhodným managementem lesa (těžba dřeva) či výstavbou turistických areálů, sjezdovek a tras. Taktéž naše výsledky ukazují, že úspěšné plánování ochrany tetřeva je možné pouze na přeshraniční úrovni. Klíčovou roli zde hraje propojení Trojmezenské populace s populací v jádrové části Šumavy, realizované díky přítomnosti vhodných biotopů na německé straně (navíc mimo území národních parků).

Habitatové nároky tetřeva

Přítomnost tetřeva nejlépe vysvětluje parametr nadmořské výšky, průměrných měsíčních srážek za rok a typu krajinného pokryvu. Naše výsledky se částečně shodují s výsledky Teuscherové et al. (2011, 2012), která modelovala vhodnost biotopů výhradně na území obou sousedících národních parků. Vzhledem k dostupnosti podrobnějších dat o přírodních podmínkách, identifikovala jako jednu z nejdůležitějších podmínek pro výskyt tetřeva kromě nadmořské výšky i přítomnost ležícího mrtvého dřeva, holosečí a skupinového zmlazení. Studie se shodují v tom, že nejvhodnější biotopové podmínky pro tetřeva se obecně nacházejí v zachovalých přírodně blízkých lesích, nejčastěji situovaných ve vyšších partiích (Čada & Svoboda 2011, Svoboda et al. 2012). Tato území lze obecně považovat za přirozený biotop tetřeva hlušce. Většina vhodných území pro výskyt tetřeva na Šumavě podléhá některé z forem legislativní ochrany (ptačí oblast, národní park nebo chráněna krajinná oblast). Téměř 1/3 potenciálně vhodného habitatu však není v současnosti zvláště chráněna a je z pohledu zachování biotopů pro tetřeva

nejvíce ohrožena. Podle Braunschové a Suchanta (2013) by celková rozloha vhodných území pro zachování životaschopné populace měla činit minimálně 50 000 ha. Přesně této hranice dosahuje podle provedených analýz rozloha vhodného území pro tetřeva hlušce na Šumavě a v přilehlé části Bavorského lesa. Je však nutné dodat, že pro nedostupnost dat nebylo možné v naší analýze zohlednit strukturu lesních porostů, co by zajisté vylepšilo výpovědní hodnotu modelu, protože struktura lesa je pro dlouhodobé přežití tetřeva zásadní (Storch 2002). Nicméně analýzu fragmentace území (a tím i předcházející predikci rozšíření tetřeva) bylo pro komplexní pochopení fungování celé populace velmi důležité provést i mimo území obou národních parků, kde byl trvalý výskyt tetřeva dokázán. Z tohoto rozsáhlého území, které se rozprostírá ve třech státech, nebylo možné získat podrobná data právě o struktuře lesa, proto je volba prediktorů pro tvorbu modelu výsledkem tohoto kompromisu. V každém případě je pro detailní vymezení rozlohy vhodných biotopů nutné provést terénní šetření, které však naráží na řadu organizačních problémů jako je nedostatek odborných pracovních sil i finančních prostředků. Celková rozloha skutečně vhodných biotopů je tedy ve skutečnosti menší. Predikční model lze chápat jako potenciálně vhodné území, které může být s vysokou pravděpodobností tetřevem využíváno za předpokladu, že v něm nebyla struktura nevhodně změněna (např. velkoplošná těžba nebo pěstování lesa v hustém zápoji bez bylinné vegetace apod.).

Fragmentace habitatu tetřeva

Zjistili jsme, že populace tetřeva na Šumavě přežívá v dobře propojené jádrové zóně, která je pro něj klíčová, stejně jako několik menších populačních jednotek, v přijatelné vzdálenosti. Jakékoliv zásahy do jádrové oblasti pak mohou vést ke zhoršení podmínek celé metapopulace či jejímu vymření. Vzhledem k tomu, že se současná velikost populace tetřeva na Šumavě i rozloha pro něj vhodných biotopů nacházejí přesně na kritické hranici jeho dlouhodobé existence, je zde tato hrozba obzvláště aktuální. Okrajové a izolované populační jednotky, které často nejsou uvnitř chráněných území, vyžadují také výjimečnou pozornost. Jejich ztrátou by mohlo dojít k nenávratnému ochuzení genetické informace, což by se projevilo na celkové genetické diverzitě šumavsko-bavorské populace (Segelbacher et al. 2003). Pokud je vzdálenost mezi jednotlivými populačními jednotkami větší jak 10 km, s vysokou pravděpodobností

může dojít k jejich zániku (Grimm & Storch 2000), protože jedinci málokdy přelétají vzdálenost větší jak 10 km (Storch 1995). V takovém případě pak nedochází ke komunikaci okrajových populací s populací jádrovou (zdrojovou), ze které byly okrajové populace “dotovány” nadpočetnými jedinci (Pullin et al. 2002)

Nejvýraznějším faktorem, který způsobuje fragmentaci v jádrové oblasti, je přítomnost frekventovaných stezek. Ty jsou ostatně všeobecně považovány za jeden z nejvýznamnějších negativních faktorů, ovlivňující mimo jiné celkovou vitalitu a reprodukci jedinců (Coppes & Braunish 2013, Thiel et al. 2011, Storch et al. 2003). Nicméně nepředpokládáme, že by fragmentace turistickými stezkami mohla mít vliv na samotný tok genů v rámci jádrové populace. Negativní vliv turistických stezek na tetřeva může být částečně eliminován například udržováním hustých linií stromů podél stezek, které brání šíření hluku a odrazují turisty od opouštění stezek (Coppes & Braunish 2013)

Migrační trasy a koridory

Z hlediska ochrany druhu je zcela klíčové zachování možností migrace mezi jádrovou oblastí a oddělenými částmi. Pro potřeby podrobnějšího posouzení propojenosti území jsme vytvořili mapu předpokládaných migračních koridorů tetřeva hlušce na základě nejnižší energetické náročnosti migrace napříč vhodnými biotopy. Podle této mapy je možné určit základní směry migrace mezi nejbližšími oblastmi výskytu tetřevů na Šumavě a v Bavorském lese a určit hlavní problematická místa pro vnitrodruhovou komunikaci.

Problematické lokality z hlediska zachování komunikace, kterými jsou především oblast kolem Železné Rudy a Bayerisch Eisenstein (tj. lokality Velký Javor, Jezerní hora, Můstek) a také oblast mezi jádrovým územím výskytu a populací obývajících Trojmezenskou hornatinu, je možné řešit rozšířením rozlohy a zachováním kvality stávajících vhodných stanovišť coby “nášlapných kamenů” o minimální velikosti 50 ha (Bollman et al. 2011). Stejně tak je nutné eliminovat jakékoliv záměry, které by komunikaci v těchto místech mohly narušit. Celkově však zatím nedošlo k významné genetické diferenciaci jednotlivých částí populace, neboť občasné větší přesuny na Šumavě a v Bavorském lese pravděpodobně dokáží zajistit dostatečnou výměnu genů napříč jednotlivými populacemi a genetická fragmentace je dosud minimální (Rösner et al. 2014).

PODĚKOVÁNÍ

Tato studie byla financována z prostředků Správy Národního parku a CHKO Šumava, která byla současně zadavatelem původní odborné studie publikované Českou společností ornitologickou v září 2014. Tímto bychom rádi poděkovali spoluautorům původní studie, jmenovitě Luděkovi Bufkovi, Janu Horovi, Miroslavu Šálkovi a Zdeňkovi Vermouzkovi, za významnou pomoc a cenné připomínky při jejím zpracování. Současně děkujeme anonymním recenzentům za pomoc s vylepšením rukopisu. Článek vznikl s podporou projektu IGA FŽP ČZU v Praze (grant č. 20154254).

ENGLISH SUMMARY

Western Capercaillie (*Tetrao urogallus*) is listed under Annex I, Annex II/2, Annex III/2 of the European Communities Directive no. 79/409/EEC on the conservation of wild birds. Despite its status, its population is decreasing almost across whole European range. The population decline of this umbrella species indicates an overall negative and deteriorating condition of mountain forests. One of the main reasons threat to the capercaillie in the European area is the loss and fragmentation of suitable habitat. The population of Western Capercaillie in Šumava is currently the only viable population in the Czech Republic. For the successful protection of this species, it is necessary to determine the size and spatial distribution of suitable habitats and degree of its fragmentation. None of this, however, has been done yet in the studied area.

We modelled capercaillie habitat suitability for the Šumava National Park and Bavarian Forest using a species distribution modelling (SDM) approach. Given that our data were a presence-only (collected among 2009-2014), we used maximum entropy modelling implemented in freely available software Maxent. We then identify suitable habitat and evaluate the importance of each individual patch for maintaining overall connectivity of capercaillie habitat. To do this, we calculated Probability of Connectivity Index using Conefor 2.6 software (based on graph theory). Finally, we simulated the potential movement of capercaillie across habitats using cost-weighted distance analysis (calculated in Linkage Mapper tool).

Capercaillie presence was best explained by altitude, average monthly precipitation and land cover (explained 75 % of data variability). The remaining variability of capercaillie occurrences was explained by distance from urbanized areas, and the position defined by latitude and longitude. The resulting model had 0.918 AUC value (with standard deviation ± 0.004), indicating excellent predictive ability. Best habitat conditions for the capercaillie (measured by Habitat Suitability Index) is located in the central ("core") area of the Šumava and some of the adjacent locations (Fig. 1). The area of capercaillie suitable habitat, under current protection (National Park, Landscape Park-abbreviated as CHKO or Special Protected Areas), was 409.4 km² (see Tab. 1). The area of suitable habitat without targeted protection was 95.08 km² (see Tab. 2).

In study area is located several large, well-connected, capercaillie suitable habitats (e.g. near Malá and Velká Mokrůvka, Blatný vrch and Roklan. Conversely, limited connections can be found between capercaillie populations in the core part of the Šumava Mountains and Trojmezenská area. As our results indicate, this linkage is currently strongly dependent on suitable habitats located on the Bavarian side of Šumava. Similarly, we found insufficient interconnection between capercaillie habitats near Železná Ruda and habitats located nearby Großser Arber, Jezerní hora and Můstek. Mutual comparison of the four connectivity analysis, differed by the degree of capercaillie habitat quality, suggests a possible connectivity change scenario if negative factors affect capercaillie population in long-term (Fig. 2). The existence and length of potential migration corridors between habitats varied based on the movement resistance in the rest of study area (Figure 3).

The population of capercaillie in Šumava and Bavarian Forest survives in mainly and well-connected core area and some crucial smaller population, within a reasonable distance. Any negative interventions (e.g. large-scale logging, building ski resorts or excessive tourism) in the core area can lead to worsening of conditions across the capercaillie metapopulation or its extinction. Marginal and isolated population units, which are often not located into protected areas, also require extraordinary attention. We believe that successful protection of capercaillie in Šumava is possible only at cross-border level.

LITERATURA

- Bean W. T., Stafford R. & Brashares J. S. 2012: The effects of small sample size and sample bias on threshold selection and accuracy assessment of species distribution models. *Ecography* 35: 250–258.
- Blazquez-Cabrera S., Bodin O. & Saura S. 2014: Indicators of the impacts of habitat loss on connectivity and related conservation priorities: Do they change when habitat patches are defined at different scales? *Ecological Indicators* 45: 704–716.
- Bollmann K., Graf R.F. & Suter W. 2011: Quantitative predictions for patch occupancy of capercaillie in fragmented habitats. *Ecography* 34: 276–286.
- Braunisch V. & Suchant R. 2013: The Capercaillie *Tetrao urogallus* Action Plan in the Black Forest: An integrative concept for the conservation of a viable population. *Vogelwelt* 134: 29–41.
- Brown J. L. 2014: SDMtoolbox: a python based GIS toolkit for - landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 694–700.
- Bufka L. 2011: Rozšíření a vyvoj populace na Šumavě. In: Stautner C. & Braun H. (eds.) 2011: Tetřev hlušec v Horním Bavorském lese a na Šumavě. Naturpark Oberer Bayerischer Wald.
- Coppes J. & Braunisch V. 2013: Managing visitors in nature areas: where do they leave the trails? A spatial model. *Wildlife Biology* 19: 1–11.
- Čada V. & Svoboda M. 2011: Structure and origin of mountain Norway spruce in the Bohemian Forest. *Journal of Forest Science* 57: 523–535.
- Elith J. & Leathwick J. 2009: Conservation prioritisation using species distribution modelling. In Moilanen A., Wilson K. A. & Possingham H. (eds.) *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E. & Yates C. J. 2011: A statistical explanation of Maxent for ecologists. *Diversity and Distribution* 17: 43–57.

- Franklin J. 2009: Mapping species distribution. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gaston A. & Garcia-Vinas J. I. 2011: Modelling species distributions with penalised logistic regressions: A comparison with maximum entropy models. *Ecological Modelling* 222: 2037–2041.
- Grimm V. & Storch I. 2000: Minimum viable population size of Capercaillie *Tetrao urogallus*: results from a stochastic model. *Wildlife Biology* 6: 219–225.
- Hanley J. A. & McNeil B. J. 1982: The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology* 143: 29–36.
- Hjeljord O., Wegge P., Rolstad J., Ivanova M. & Beshkarev A. B. 2000: Spring-summer movements of male capercaillie *Tetrao urogallus*: A test of the ‘landscape mosaic’ hypothesis. *Wildlife Biology* 6: 251–256.
- Lausch A., Fahse L. & Heurich M. 2011: Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: A long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecology and management* 261: 233–245.
- Lausch A., Heurich M. & Fahse L. 2013: Spatio-temporal infestation patterns of *Ips typographus* (L.) in the Bavarian Forest National Park, Germany. *Ecological Indicators* 31: 73–81.
- Leitl R. & Lohberger E. 2006: Fachlicher Beitrag zum geplanten Grenzübergang „Blaue Säulen“ im Nationalpark Bayerischer Wald. Auswirkungen der möglichen Varianten der künftigen Wegführung auf die vorkommenden Natura 2000-Schutzgüter. Amt für Landwirtschaft und Forsten Landau a. d. Issar. (nepubl.).
- Liu C., Berry P. M., Dawson T. P. & Pearson R.G. 2005: Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385–393.
- Marjakangas A. & Kiviniemi S. 2005: Dispersal and migration of female Black Grouse *Tetrao tetrix* in eastern central Finland. *Ornis Fennica* 82: 107–116.
- Marshall K. 2005: Capercaillie and recreational disturbance study. Unpublished report for CNPA, FCS and SNH.

- McRae B. H. & Kavanagh D. M. 2011: Linkage Mapper Connectivity Analysis Software. Seattle, WA: The Nature Conservancy.
- Menoni E. & Magnani Y. 1998: Human disturbance of grouse in France. *Grouse News* 15: 4–8.
- Mikoláš M., Kalafusová I., Tejkal M., Černajová I., Michalova Z., Hlásný T., Barka I., Zrníková K., Bače R. & Svoboda M. 2013: Stav habitatu jadrovej populácie hlucháňa hôrneho (*Tetrao urogallus*) v Západných Karpatoch: Je ešte pre hlucháňa na Slovensku miesto? *Sylvia* 49: 79–98.
- Montoya D., Purves D. W., Urbieto I. R. & Zavala M. A. 2009: Do species distribution models explain spatial structure within tree species ranges? *Global Ecology and Biogeography* 18: 662–673.
- Müller J. & Rösner S. 2011: Ke stavu populace tetřeva hlušce na Šumavě a v Bavorskem lese. Prezentace na www.nationalpark-bayerischer-wald.de.
- Pakkala T., Pellikka J. & H. Linden 2003: Capercaillie *Tetrao urogallus* – a good candidate for an umbrella species in taiga forests. *Wildlife Biology* 9: 309–316.
- Pearce, J. & Ferrier, S. 2000: Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling* 133: 225–245.
- Peterson A. T., Soberon J., Pearson R. G., Anderson R. P., Nakamura M., Martinez-Meyer E. & Araujo M. B. 2011: *Ecological Niches and Geographical Distributions*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Phillips S. J. & Dudik M. 2008: Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161–175.
- Phillips S. J., Anderson R. P. & Schapire R. E. 2006: Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Pullin A. S. 2002: *Conservation Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Quevedo M., Bañuelos M. J., Sáez O. & Obeso J. R. 2006: Habitat selection by Cantabrian capercaillie *Tetrao urogallus cantabricus* at the edge of the species' distribution. *Wildlife Biology* 12: 267–276.

- Raty M. 1979: Effect of highway traffic on tetraonid densities. *Ornis Fennica* 56: 169–170.
- Raty M. 1985: Highways effects the nature. Proceedings of the XVIIth Congress of the International Union of Game Biologists, Brussels 935–938.
- Rösner S. & Leibl F. 2014: Wildtiermanagement in Nationalparken: Auerhuhner im bayerischbohmischen Grenzgebirge. *Der Falke* 7: 19–23.
- Rösner S., Brandl R., Segelbacher G., Lorenc T. & Müller J. 2014: Non-invasive genetic sampling allows estimation of capercaillie numbers and population structure in the Bohemian Forest. *European Journal of Wildlife Research* 60: 789–801.
- Rösner S., Mussard-Forster E., Lorenc T. & Müller J. 2013: Recreation shapes a “landscape of fear” for a threatened forest bird species in Central Europe. *Landscape Ecology* 29: 55–66.
- Saura S. & Pascual-Hortal L. 2007: A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study." *Landscape and Urban Planning* 83: 91–103.
- Saura S. & Thorne J. 2009: Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling & Software* 24: 135–139.
- Segelbacher G., Manel S. & Tomiuk J. 2008: Temporal and spatial analyses disclose consequences of habitat fragmentation on the genetic diversity in capercaillie (*Tetrao urogallus*). *Molecular Ecology* 17: 2356–2367.
- Segelbacher G., Storch I. & Tomiuk J. 2003: Genetic evidence of capercaillie *Tetrao urogallus* dispersal sources and sinks in the Alps. *Wildlife Biology* 9: 267–273.
- Scherzinger W. 2003: Artenschutzprojekt Auerhuhn im Nationalpark Bayerischer Wald von 1985–2000. Nationalpark Bayerischer Wald, Grafenau, Germany.
- Siano R. & Klaus S. 2013: Auerhuhn *Tetrao urogallus* – Wiederansiedlungs- und Bestandsstützungsprojekte in Deutschland nach 1950 – eine Übersicht. *Vogelwelt* 134: 3–18.

- Smrčková T. 2000: Současný stav populace tetřeva hlušce na Šumavě. Dipl. práce, LF ČZU v Praze (nepubl.).
- Storch I. 1995: Habitat requirements of capercaillie. Proceedings of the International Symposium on Grouse 6: 151–154.
- Storch I. 1997: Male territoriality, female range use, and spatial organisation of capercaillie *Tetrao urogallus* leks. Wildlife Biology 3: 149–161.
- Storch I. 2000: Conservation status and threats to grouse worldwide: an overview. Wildlife Biology 6: 195–204.
- Storch I. 2002: On Spatial Resolution in Habitat Models: Can Small-scale Forest Structure Explain Capercaillie Numbers? Conservation Ecology 6: 6.
- Storch I. 2007: Conservation status of grouse worldwide: an update. Wildlife Biology 13: 5–12.
- Storch I. & Leidenberger C. 2003: Tourism, mountain huts and distribution of Corvids in the Bavarian Alps, Germany. Wildlife Biology 9: 301–308.
- Summers R. W., McFarlane J. & Pearce-Higgins J. 2007: Measuring avoidance by Capercaillies *Tetrao urogallus* of woodland close to tracks. Wildlife Biology 13: 19–27.
- Suter W., Graf R. F. & Hess R. 2002: Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and avian biodiversity: testing the umbrella-species concept. Conservation Biology 16: 778–788.
- Svoboda M., Janda P., Nagel T. A., Fraver S., Rejzek J. & Bače R. 2012: Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. Journal of Vegetation Science 23: 86–97.
- Teuscher M., Brandl R., Rösner S., Bufka L., Lorenc T., Förster B., Hothorn T. & Müller J. 2011: Modelling habitat suitability for the Capercaillie *Tetrao urogallus* in the national parks Bavarian Forest and Šumava. Ornithologischer Anzeiger 50: 97–113.

- Teuscher M., Brandl R., Förster B., Hothorn T., Rösner S. & Müller J. 2012: Forest inventories are a valuable data source for habitat modelling of forest species: an alternative to remote-sensing data. *Forestry* 86: 241–253.
- Thiel D., Menoni E., Brenot J.-F. & Jenni L. 2007: Effects of recreation and hunting on flushing distance of capercaillie. *Journal of Wildlife Management* 71: 1784–1792.
- Uezu A., Metzger J. P., Vielliard J. M. E. 2005: Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* 123: 507–519.

4.3. Článek III.

Logging impacts on capercaillie (*Tetrao urogallus*) habitat distribution and connectivity in the Carpathians.

Tejkal M., Mikoláš M., Kuemmerle T., Griffiths P., Svoboda M., Leitão P. J., Hlásny T. & Morrissey R. C.

Biological Conservation - recenzní řízení

Logging impacts on capercaillie (*Tetrao urogallus*) habitat distribution and connectivity in the Carpathians

Martin Tejkal^{a*}, Martin Mikoláš^{b,c}, Tobias Kuemmerle^d, Patrick Griffiths^e, Miroslav Svoboda^b, Tomáš Hlásny^{b,f}, Pedro J. Leitão^e, Rob C. Morrisey^b

^a *Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Environmental Sciences, Kamýcká 129, Praha 6 – Suchbátka 165 21, Czech Republic*

^b *Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, Praha 6 – Suchbátka 16521, Czech Republic*

^c *PRALES, Odtrnovie 563, 013 22 Rosina, Slovakia*

^d *Integrative Research Institute on Transformation in Human-Environment Systems (IRI THESys), Humboldt-University Berlin, Unter den Linden 6, 10099 Berlin, Germany*

^e *Geography Department, Humboldt-University Berlin, Unter den Linden 6, 10099 Berlin, Germany*

^f *Department of Forest and Landscape Ecology, National Forest Centre – Forest Research Institute Zvolen, T. G. Masaryka 22, Zvolen, Slovakia*

* Corresponding author.

Tel.: +420 774112626

E-mail address: tejkal@fzp.czu.cz

Abstract

Habitat destruction and fragmentation are major drivers of local and global extinctions and information about the distribution and connectivity of suitable habitat for species of conservation concern is therefore important. Capercaillie (*Tetrao urogallus*), Europe's largest grouse species are increasingly threatened as the species is highly sensitive to

habitat fragmentation. The Carpathian Mountains are one of the last strongholds of capercaillie in Europe, yet drastic changes in forest management and harvesting levels since the 1990s may have affected capercaillie negatively. To assess these impacts, we modelled capercaillie habitat across the Carpathians, using a species distribution modelling approach. We then use this model to quantify the impact of clear-cutting, mapped from Landsat satellite images, on habitat distribution and functional connectivity between 1985 and 2010. Capercaillie presence was best explained at the landscape scale by variables relating to climate, topography, forest composition and configuration, and the distance to roads and settlements. The total area of suitable habitat was 7,510 km² in 1985, but 1,109 km² of this habitat was lost until 2010 due to large-scale logging. Surprisingly, the loss of suitable habitats was higher inside protected areas (574 km²) than outside (535 km²). Functional connectivity, measured by the Equivalent Connected Area (ECA) index, declined by approximately 33% since 1985. Together, this suggests that suitable capercaillie habitat in the Carpathians is increasingly fragmented, with many patches likely not sufficiently large to sustain viable populations. Larger areas with a high habitat suitability were also often far apart from each other, suggesting connectivity is critical for ensuring capercaillie persistence across the Carpathians. To protect capercaillie, forest management in important capercaillie areas should be adapted and include conservation goals, for example by refraining from large-scale clear-cutting, including salvage logging following insect outbreaks. Our study suggests capercaillie in the Carpathian Mountains are increasingly threatened by intensive forest management and highlight how habitat modelling and connectivity analyses can inform landscape-scale conservation planning to mitigate these threats.

Keywords

Capercaillie, Umbrella species, Habitat fragmentation, Forest disturbances, Species distribution modelling

1. Introduction

Biodiversity continues to decline despite global and national commitments to halt these losses (Butchart et al., 2010; Mace et al., 2010). Forests harbor the majority of biodiversity, and deforestation and forest harvesting therefore continue to be major threats, especially in the tropics (Gustafsson et al., 2012). In the temperate zone, forest extent has been increasing recently (FAO FRA, 2010), yet so have natural disturbances (Schelhaas et al., 2003; Seidl et al., 2014) and harvesting intensity (Böttcher et al., 2012; Levers et al. 2014; UNECE and FAO, 2011). How this increase in natural and anthropogenic forest disturbances affected biodiversity, however, remains weakly understood.

In Central and Eastern Europe, the social and political changes after 1990 triggered major changes in forest management (Baumann et al., 2011; Simpson and Prots, 2010). Most importantly, this has led to a transition from clear-cutting to close-to-nature forestry and a growing interest in forest multi-functionality in many regions. However, the transition period has also been characterized by widespread clear-cutting following ownership changes, as well as illegal logging and overharvesting, and improper disturbance management (Knorn et al., 2012a; Schulze, 2002). This is worrisome as Eastern Europe still possesses extensive areas of old-growth forests, forest that were converted to intensively managed monocultures in much of Western Europe in the past (Johann, 2006; Paillet et al., 2010). The recent trend of increasing harvesting in Central and Eastern European forests is therefore worrisome, and this region seems to hold considerable potential to intensify further (Levers et al., 2014), which would induce additional pressure on biodiversity (Brockerhoff et al., 2008).

The Carpathian Mountains, stretching into seven countries in Central and Eastern Europe, constitute one of the largest remaining continuous forest ecosystems in Europe (Gurung et al., 2009). The Carpathians also foster exceptional biodiversity, including many endemics, and many plants and animals of conservation concern (Grodzińska et al., 2004; Kuemmerle et al., 2010). However, pressure on forest ecosystems in the Carpathians has been increasing lately, with substantial clear-cutting, in part linked to the restitution of forests to former owners in some countries, as well as widespread salvage logging following windthrows and insect outbreaks (Griffiths et al.,

2012; Griffiths et al., 2014; Knorn et al., 2012; Main-Knorn et al., 2009). Although the protected area network in the Carpathians has been increasing substantially since the breakdown of socialism, many protected areas do allow for large-scale harvesting within their boundaries, or harvesting has been carried out illegally within them or prior to their designation (Knorn et al., 2012a; Kuemmerle et al., 2009). Thus, despite the outstanding ecological value of the Carpathian natural forest ecosystems, large-scale, clear-cutting diminishes these forests over large regions in the Carpathians (e.g. Griffiths et al., 2014; Knorn et al., 2012a; Kuemmerle et al., 2009).

Of particular conservation concern in this context is the loss of old-growth forests. The Carpathians harbor most of Europe's remaining temperate old-growth forests, and these forests are of outstanding importance for forest biodiversity and most red-listed forest species (Moning and Müller, 2009). Despite their high conservation value though, old-growth forests are continued to be clear-cut in several regions in the Carpathians (Knorn et al. 2012b). As managed forests differ significantly from old-growth forests in their species composition, structure, and ecological functioning, the intensification of forest management in old-growth forests, especially clear-cutting, threatens biodiversity (Wallenius et al., 2010; Wilcove et al., 1998). Understanding how old-growth forest losses affect the habitat availability and the connectivity of species of conservation concern at the landscape scale is therefore important for effective conservation planning (Fahrig, 2003; Helm, 2015; Laita et al., 2011; Uezu et al., 2005).

To evaluate landscape level impacts of forest management on biodiversity, we selected an endangered umbrella species, capercaillie (*Tetrao urogallus*), as a surrogate for forest biodiversity connected to old-growth forests in the Carpathians (Saniga et al., 2003). The capercaillie is the biggest (ca. 4.8 kg) bird of the grouse family. Capercaillie distribution in central Europe is restricted to the mountain zone, and therefore is highly fragmented (Storch, 2007). Capercaillie are associated with natural, open-canopy forests with rich ground vegetation cover (Suter et al., 2002), and they are highly sensitive to habitat loss and fragmentation (Mikoláš et al., 2015). Viable capercaillie populations require ca. 250 km² - 500 km² of connected suitable habitat (Braunisch and Suchamt, 2013; Grimm and Storch, 2000), conditions that are difficult to maintain in most areas of Europe. Inter-patch dispersal is thus critical to the persistence of

capercaillie meta-populations, yet capercaillie move only over short distances, rarely exceeding 10 km, with an average dispersal distance of less than 3 km (Hjeljord et al., 2000; Storch, 2000). Large-scale clear-cutting has thus the potential to substantially affect meta-population connectivity. Capercaillie are for this reason an ideal model species to assess the effects of habitat loss on functional connectivity across broad scales (Pascual-Hortal and Saura, 2008). The Carpathian Mountains represent one of the remaining strongholds of capercaillie in Europe, yet how the recently intensifying forest harvesting has affected capercaillie habitat suitability and connectivity has not been studied.

Habitat suitability models are widely used to guide decision-making in capercaillie conservation (e.g. Bollmann et al., 2005; Braunish and Suchant, 2008; Graf et al., 2005; Storch, 2002). Models from different European regions, however, sometimes show diverging results. For example, in the German Alps the major determinant of capercaillie habitat selection was bilberry cover (Storch, 1993), whereas a direct response of capercaillie to bilberry cover could not be confirmed for the Swiss Alps (Bollmann et al., 2005) and canopy openness was the most important variable there (Bollman et al., 2005; Graf et al., 2009). Similarly, in the Black forest in Germany, habitat corresponded significantly with soil conditions (Braunish and Suchant, 2008), whereas in the Bavarian and Bohemian forest elevation, dead wood, clear-cut areas and young coniferous forest were important predictors of capercaillie habitat (Teuscher et al., 2013). Therefore, more studies of capercaillie habitat are needed, especially at broader spatial scales and for areas where habitat suitability remains so far unassessed such as in Eastern Europe. Moreover, as in fragmented landscapes low connectivity between suitable habitat patches threatens capercaillie populations, connectivity assessments should complement habitat assessments (Quevedo et al., 2006; Segelbacher et al., 2003). Yet, such an assessment has so far not been carried out for any area in Eastern Europe. The Carpathian Mountains, with its still widespread old-growth forests (Veen et al., 2010) and naturally occurring (not reintroduced as in many places in Western Europe capercaillie populations) could become a stronghold for capercaillie, but adequate data on capercaillie habitat and distribution are currently missing.

We used species distribution models, connectivity analyses, and a satellite-based assessment of forest harvesting to study habitat change for capercaillie, a species of high conservation concern and a surrogate for forest biodiversity. In this context, to address three main research questions:

- (1) What are the factors characterizing capercaillie habitat in the Carpathians?
- (2) What is the spatial pattern of suitable capercaillie habitat in the Carpathians?
- (3) What was the effect of forest harvesting since 1985 on capercaillie habitat distribution and connectivity?

2. Methods

2.1. Study area

Our study area encompassed the entire Carpathian Ecoregion, as delineated by CERI (2001), covering ca. 220,400 km². Elevation ranges between 100 – 2,655 m above sea level, and the climate is temperate-continental. Temperature, precipitation, and wind patterns change markedly with elevation and latitude, with lower temperatures and higher rainfall at higher altitudes and in the north. Summer precipitation ranges from 600 mm/year in the lowest parts to over 2000 mm/year at the highest elevations, and annual average temperatures range from -2 °C to 10 °C (UNEP, 2007). In natural vegetation of the Carpathians mesophytic deciduous broad-leaved and mixed coniferous-broad-leaved forests, mesophytic and hygromesophytic coniferous and mixed broad-leaved-coniferous forests and thermophilous mixed deciduous broad-leaved forests dominate. In the highest elevations, sub-alpine and oro-Mediterranean vegetation (forest, scrub and dwarf shrub communities) occurs (Bohn et al., 2004). The timberline also differs by latitude – from approximately 1,600 m in the northwestern Carpathians to about 1,850 m in the Southern Carpathians.

Forest management in the Carpathians

In all Carpathian countries, shelterwood, selection cut and clear cut management systems are applied, though extent of their use differs. Clear cut area usually must not be larger than 3 ha, though various modes are specified in national legislations. Specific systems such as special purpose cut (Slovakia, Hungary and Poland), conservation cutting (Romania), etc. are applied in protective and special purpose forests to reach a desired stand structure. In addition, sanitary felling is applied in an increasing extent across the Carpathians, and largely reduces the efficiency of the earlier mentioned management systems (Merganičová et al., 2013).

Forest management in the Carpathians has undergone diverse changes since the year 1990, when social system in the region had changed. For example extent of forests managed using clearcutting system has been significantly reduced, particularly in the Western Carpathians (in Slovakia from 85 to 29 %). At the same time, forest restitution brought undesired overharvesting and other unsustainable practices, which have been particularly pronounced in Ukraine, Romania and Serbia (Merganičová et al., 2013).

According to the legislation, the naturally disturbed forests should be salvaged even in the protected areas with no respect to biodiversity and other forest functions (Křenová and Kindlmann, 2015) and with the combination with illegal logging (Kuemmerle et al., 2009) and planned timber harvesting, the logging is the dominant disturbance in the Carpathian forests and by far the most important reasons for forest cover loss in the Carpathians (e.g. Griffiths et al., 2014; Knorn et al., 2012a, 2012b; Kuemmerle et al., 2009), which often results in large transformations of natural spruce forests and destruction of the capercaillie suitable habitat. Also forests under highest conservation regime have been salvaged logged in many cases in the study area. According to data obtained in the field, the natural disturbed forests left with no intervention comprise less than 10% of all detected disturbances (Svoboda unpublished). On this basis we assume the forest disturbances mapped from the Landsat satellite imagery be forest logging (see chapter 2.5).

In terms of the impact of forest management on capercaillie, we selected clearcuts larger than 1 ha, considered as unsuitable for capercaillie (Storch, 2002). Contrarily, natural disturbances such as windthrows and insect outbreaks do not necessarily represent a threat to capercaillie unless salvage logging is carried out

(Mikoláš et al., 2013). Without post-disturbance logging, natural disturbances might even have a positive effect on capercaillie populations (Rösner et al., 2014; Teuscher et al., 2013). This difference in the effect of natural disturbances without salvage logging and large-scale clear-cutting (including salvage logging) can easily be explained. Clearcutting usually removes 100% of the canopy with few or no trees left (<5 trees/ha). Natural disturbances, however, rarely lead to more than 70% canopy loss and in natural or old-growth forests (where capercaillie densities are highest in the Carpathians) canopy loss rarely exceeds 30% (Svoboda et al., 2014, Trotsiuk et al., 2014). Thus, natural disturbances create open forest, which is preferred by capercaillie, where salvage logging and clearcutting removes forests.



Fig. 1. Photographs documenting the effect of leaving naturally disturbed forests (A) and their large-scale salvage logging (B) on capercaillie occurrence (Photos: Karol Kaliský). Capercaillies are still inhabiting forests attacked by barkbeetle (A), but they do not find suitable habitats in the large-scale clearcuts (B). However, forest logging is the dominant forest disturbances in the study area even in the national parks.

2.2. Species data

We gathered capercaillie data during a ca. 150 day of field campaign during 2010-2013. Based on maps and direct enquiries of local and regional experts (forestry administrations, administrations of national parks), capercaillie core areas in the Carpathians were selected in Romania, Ukraine and Slovakia. We avoided the Polish Carpathians, where currently a capercaillie release project is ongoing which could bias the capercaillie presence data. In total, we collected data on 29 mountains in the

Western, Eastern, and Southern Carpathians. In each mountain in the higher elevation where capercaillie are currently present (over 600 m a.s.l.), we randomly selected on average five transects, depending on the area of mountains (in smaller mountains we selected only three transects and in larger mountains we selected from six to seven transects). We collected capercaillie presence data throughout the year along 5-km transects (in total, 725 km of transects were walked). Coordinates of presence localities were recorded by GPS where direct (e.g. sightings, songs, drumming, etc.) or indirect (e.g. feces, feathers, etc.) evidence of capercaillie we observed. We collected together 447 occurrence points, which we afterwards reduced by using a minimum distance of 300 m between presence localities to reduce spatial autocorrelation and pseudo-replication.

2.3. Predictor variables

To develop a habitat suitability model, we selected variables that are known to influence capercaillie occurrence based on the literature (Braunish and Suchant, 2007; Graf et al., 2005) and that were available for the entire Carpathians. We checked for collinearity among predictors and if candidate variables had a Pearson correlation coefficient > 0.70 (Dormann et al., 2013), we retained only those variables that were deemed ecologically more relevant. Our full model included nine variables, grouped into four categories (climate, topography, land cover and human-disturbance). All variables were generated at a target grid of 100 m x 100 m for the entire Carpathian Ecoregion and re-projected to an equal-area coordinate system

Climate variables included average annual temperature and precipitation obtained from the WorldClim dataset (Hijmans et al., 2005). Regarding topography, we calculated a terrain ruggedness index, which quantifies the total elevation change across a given area (Sappington et al., 2007). We did not include elevation because of high collinearity with our climate variables and because vegetation belts change markedly with latitude in the study area. In terms of land cover, we included a map containing cropland, grassland, settlements, and forest, which may strongly affects capercaillie distribution (Braunish and Suchant, 2007; Graf et al., 2005; Storch, 2007). These datasets were based on the classification of region-wide, radiometrically consistent and cloud-free Landsat-based image composites at 30 m resolution (Griffiths

et al., 2013), and we summarized the majority land cover per 100 m grid cell. Based on this map, we derived three (Euclidean) distance variables: distance to cropland, grassland, and settlements. To further assess the importance of forest fragmentation in our models, we used morphological image segmentation to obtain forest fragmentation variables (Soille and Vogt, 2008). Using the Guidos software (Vogt, 2015), each forest pixel was categorized as either “core (i.e., only forest neighbors)”, “edge”, “perforated (i.e., edge inside larger forest patches)” or “islet (i.e., patches consisting of edge forest only)” forest, using 100-m edge width. We also included the proportion of forest cover within 100 m x 100 m grid-cell variable (Griffiths et al., 2014). Euclidean distance to major roads and railways and distance to settlements were included to evaluate possible role of human disturbance. All variables were prepared and analyzed in ArcGIS 10.2 (ESRI Inc., USA). For details about the variables see Table 1.

2.4. Habitat suitability models

We mapped capercaillie habitat suitability in the Carpathians using a species distribution modelling (SDM) approach. Given that our data were a presence-only dataset, we used maximum entropy modelling (Elith et al., 2011; Phillips et al., 2006), widely considered as one of the most powerful presence-only SDM methods (Elith et al., 2011; Warren and Seifert, 2011). Maximum entropy is a machine-learning approach, based on contrasting the distributions of environmental variables (e.g., climate, topography, land cover) at the presence locations with those at randomly chosen background (i.e., pseudo-absence) locations (Phillips et al., 2006; Phillips and Dudik, 2008). Maximum entropy modelling thus estimates species’ distributions given the constraint that the expected value of each environmental variable matches its empirical average derived from the occurrence points (Elith et al., 2011).

We used the freely available software Maxent (ver. 3.3.3k; <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent>). To assess the robustness of our model, we used a 10-fold cross-validation with a maximum of 2,000 iterations. We used a randomly selected background sample of 10,000 points. As our field surveys did not cover all areas in the Carpathians, we restricted background point selection (Phillips and Dudik, 2008; Merow et al., 2013) and allowed background points only for areas above the minimum elevation where capercaillie were detected in our surveys (e.g. > 600 a. s.

l.). Other measures to avoid over-fitting the model included the (default) regularization parameters (Phillips and Dudik, 2008), and incorporating only linear, quadratic, and hinge features (Merow et al., 2013).

To evaluate model fit, we used the area under the curve (AUC) of the receiver operating characteristic (ROC) plot (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011). This threshold-independent metric measures the ability of the model to distinguish between true presence and absence sites (Hanley and McNeil, 1982). The AUC metric ranges from 0 to 1, where a score of 1 represents a perfect fit of the data and values above 0.5 indicate a better fit than a random model. We also assessed variable importance by single-variable model as well as a jackknife procedure that tests changes in AUC when a variable is considered in a model compared to a model without this variable. Finally, we calculated variable response curves that illustrate how a particular variable relates to habitat suitability. Using our model, we predicted capercaillie habitat suitability across the whole Carpathian region, using a logistic link function to convert the raw output values into a relative habitat suitability index (HSI) ranging between 0 and 1.

2.5 Forest disturbance datasets

To identify forests that were disturbed recently, we used a satellite-based dataset from Griffiths et al. (2014). This dataset provides forest disturbances, defined as full or near-full canopy removal, at five year intervals between 1985-2010 based on a classification of Landsat TM/ETM+ image composites at a resolution of 30 m. Using several thousands of individual images, first a set of Carpathian-wide reflectance composites, as well as metrics capturing spectral variability, were derived (Griffiths et al., 2014). Next, random forests were used to perform a change classification to map forest disturbance across the Carpathians, using an extensive training dataset. The resulting map captures the past 25 years of forest cover dynamics with a minimum mapping unit of 0.27 ha and with an overall accuracy of 86%.

2.6. Assessing the effect of forest harvesting on capercaillie habitat

Disturbances mapped here comprise both, natural disturbances as well as clear-cutting. Given that national legislation in all countries we investigated require damaged

wood to be removed instantly after disturbances to prevent post-disturbance insect outbreaks (mainly in case of Norway spruce) and to avoid additional damage to commercially valuable timber, and that such a practices in many cases area also carried out for forests inside protected areas (Křenová and Kindlmann, 2015; Mikoláš et al., 2015), we assume all forest disturbances mapped from the Landsat satellite imagery to represent logging (Griffiths et al., 2013; Knorn et al., 2012; Kuemmerle et al., 2009). We summarized the percentage of disturbed forest per 100 m x100 m gridcell. Finally, we also assessed how capercaillie habitat was lost within protected areas (PAs) or special protection areas (SPAs). A layer of protected areas came from the Carpathian Environment Outlook database and layer of special protected areas from European Environment Agency.

To quantify the impact of clearcutting on capercaillie habitat availability and connectivity since 1985, we first identify high-quality capercaillie habitat. To do so, we converted our relative habitat suitability index into a binary map of suitable and unsuitable habitat selecting only areas above a suitability threshold of 0.2, which represented the value where the sum of sensitivity and specificity was maximized, as suitable. This type of threshold produces robust predictions compared to alternative thresholds and is not sensitive to the prevalence of occurrence (Liu et al., 2013). Moreover, this threshold is also particularly attractive in a conservation planning context, when errors of omission are often of higher concern compared to errors of commission (Jiménez-Valverde and Lobo, 2007; Liu et al., 2005).

We then compared our capercaillie habitat map with the area of forest disturbances mapped by Griffiths et al. (2014). To do this, we considered three types of habitat change scenarios, reflecting different assumptions about how disturbances would affect capercaillie habitat change from 1985 to 2010. In the first scenario (scenario 1: realistic scenario), we assumed neither clearcutting practices, which typically result in the full removal of the canopy, nor afforestation, which typically results in dense, monoculture stands, to lead to open, capercaillie-friendly forest (Storch, 2002). We therefore regarded all areas of disturbed forest as unsuitable for capercaillie in the mid-term, and masked all disturbed areas from Griffiths et al. (2014) from our habitat map, without considering potential regrowth as dense young forest is

unsuitable for capercaillie in the mid-term (Storch, 2000). Based on our experience and the literature, this represents a realistic scenario.

To assess the potential impact of changes in forest management following clearcutting, we also calculated two alternative scenarios. These scenarios assume that disturbed forest would be managed in a capercaillie-friendly way (which is currently almost never the case in The Carpathians), which would, for example, mean no intervention in the case of natural disturbances and thus natural regeneration or forest management to generated open-canopy stands. Our scenario 2 considers regrowth of the (capercaillie-friendly) forests five years after a disturbance. Our scenario 3, considers (capercaillie-friendly) forest regrowth 10 years after a disturbance. These alternatives do currently not happen at a large scale in the Carpathians. As with scenario 1, we masked the area of disturbed forest from the habitat suitability map, but added the area of regrowing forest for each time period and gridcell.

This resulted in a series of habitat suitability maps for each time series in 5-year intervals from 1985 to 2010. We then used these habitat maps to assess changes in capercaillie habitat connectivity. In our assessment, we considered only habitat patches larger 2 km², which is approximately the minimum home range size (132 ha) identified in telemetry studies (Storch, 1995). To evaluate the importance of individual habitat patches for maintaining overall connectivity in the capercaillie habitat network, we used the Probability of Connectivity (PC) Index (Saura et al., 2011) calculated using the Conefor 2.6 software (Saura and Torné, 2009; <http://www.conefor.org>). This graph-based index quantifies functional connectivity at the landscape scale, ranging from 0 (low) to 1 (high). PC is defined as the probability that two species randomly placed within the landscape fall into habitat areas that are connected, given a set of n habitat patches and links among them (Saura and Pascual-Hortal, 2007). PC is computed as:

$$PC = (\sum_{i=1}^n * \sum_{j=1}^n a_i a_j p_{ij}) / A_L^2 \quad (1)$$

where a_i and a_j are the areas of habitat patches i and j , respectively; p_{ij} is the maximum product probability of all possible paths between patches i and j and A_L is the total area of the study region. The relative importance of each habitat patch, expressed as dPC, is than obtained from a percentage change of PC computed for a graph with and without

this patch (Saura and Torné, 2009). We evaluated the importance of individual habitat patches at different median dispersal distances, representing the movement ability for juvenile (2.5 km) to adult (10 km) capercaillie (Hjeljord et al., 2003; Storch & Segelbacher, 2000) in intervals of 2.5 km.

We also quantified changes in overall capercaillie habitat connectivity from 1985 to 2010 using the Equivalent Connected Area (ECA) index, because it complements PC well (Saura et al., 2011). It is computed as the square root of the numerator of the PC index:

$$ECA = \sqrt{\sum_{i=1}^n * \sum_{j=1}^n a_i a_j p_{ij}} \quad (2)$$

ECA is defined as the area of a single forest patch (maximally connected) that would provide the same value of the PC metric as the forest pattern existing in a given area (Saura et al., 2011).

3. Results

3.1. Distribution of suitable capercaillie habitat

In total, 395 presence locations were selected for our capercaillie habitat suitability model in Carpathians, of which 172, 162 and 61 were sampled in the Western, Eastern and Southern Carpathians, respectively. The AUC value for our Maxent model was 0.942 (with a standard error ± 0.014), which indicates a high model fit and predictive ability of the model (Pearce and Ferrier, 2000).

Based on our variable importance tests, climate and land use/cover were the most important variables in our model, whereas topography was less important. Average annual temperature and precipitation, proportion of forest, and forest fragmentation were the most important variables determining capercaillie habitat selection in the Carpathians, with a combined relative contributions $> 87\%$. As response curves indicate (see Fig. 2), habitat suitability for capercaillie increased with an increasing proportion of forest. Capercaillie preferred core and perforated forests

compared to small islets of forests, and capercaillie avoided areas with intensive human pressure (i.e., higher suitability in areas away from settlements, roads and railways, or cropland). On the other hand, extensive land-use in the form of grazing on mountain meadows created forest openings that were preferred by capercaillie, as measured by our variable distance to grassland. Terrain ruggedness had the lowest relative contribution for the habitat suitability model, and capercaillie preferred more rugged areas over topographically more homogeneous areas.

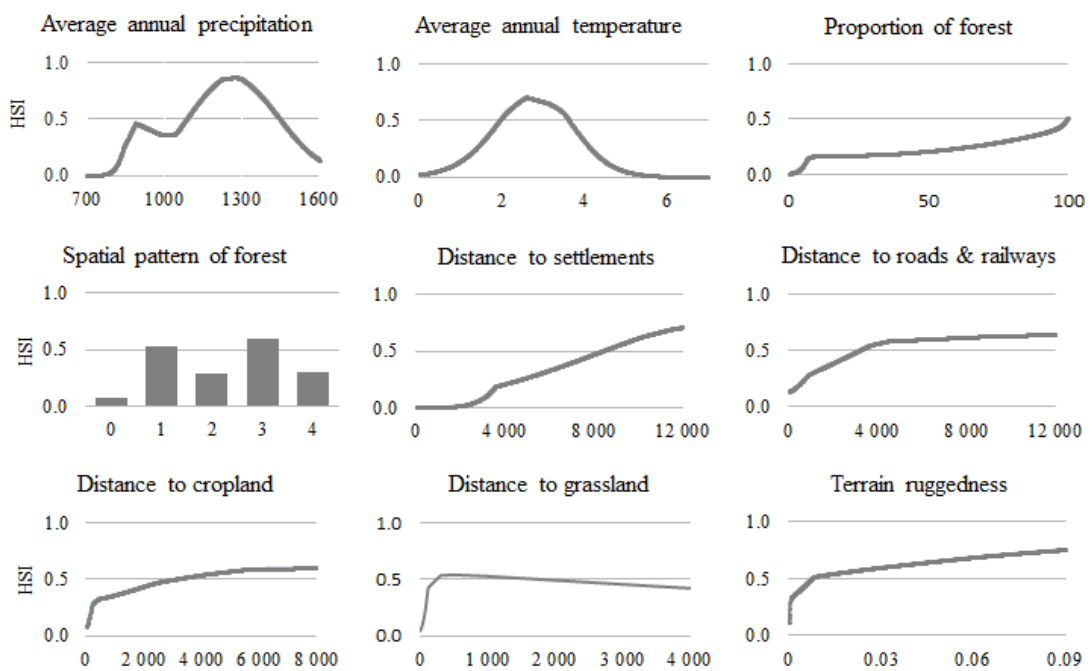


Fig. 2. Variable response curves for capercaillie (*Tetrao urogallus*) in the Carpathians based on our maximum entropy model (sorted from high to low importance). The relative habitat suitability index ranges from 0 to 1, while the range of environmental variables is shown on the x-axis. Spatial pattern of forest consist of five components: background (0), core (1), islet (2), perforation (3) and edge (4).

Predicting capercaillie habitat suitability showed large areas of highly suitable habitat across the highest parts of Carpathians (Fig. 3). Based on this map, we identified three main capercaillie areas where larger patches of highly suitable habitat occurred, located in the Western, Eastern and Southern Carpathians. Unfortunately, none of the

individual habitat patches was larger than minimum area identified for a viable capercaillie population ($>500 \text{ km}^2$; Braunisch and Suchant, 2013) at any time during 1985 to 2010. Based on the threshold we chose (i.e., sum of sensitivity and specificity), we found a total of $7,510 \text{ km}^2$ (3.4% of the area of the entire Carpathians) to be suitable for capercaillie (Table 2). Most of this area was located in Romania, followed by Slovakia and Ukraine. In contrast, no patches of suitable habitat were found in Hungary (Fig. 3). Comparing habitat suitability across time, the area covered by suitable habitat patches decreased from approximately 3.4% of the total Carpathians area in 1985, to about 2.6% in 2010.

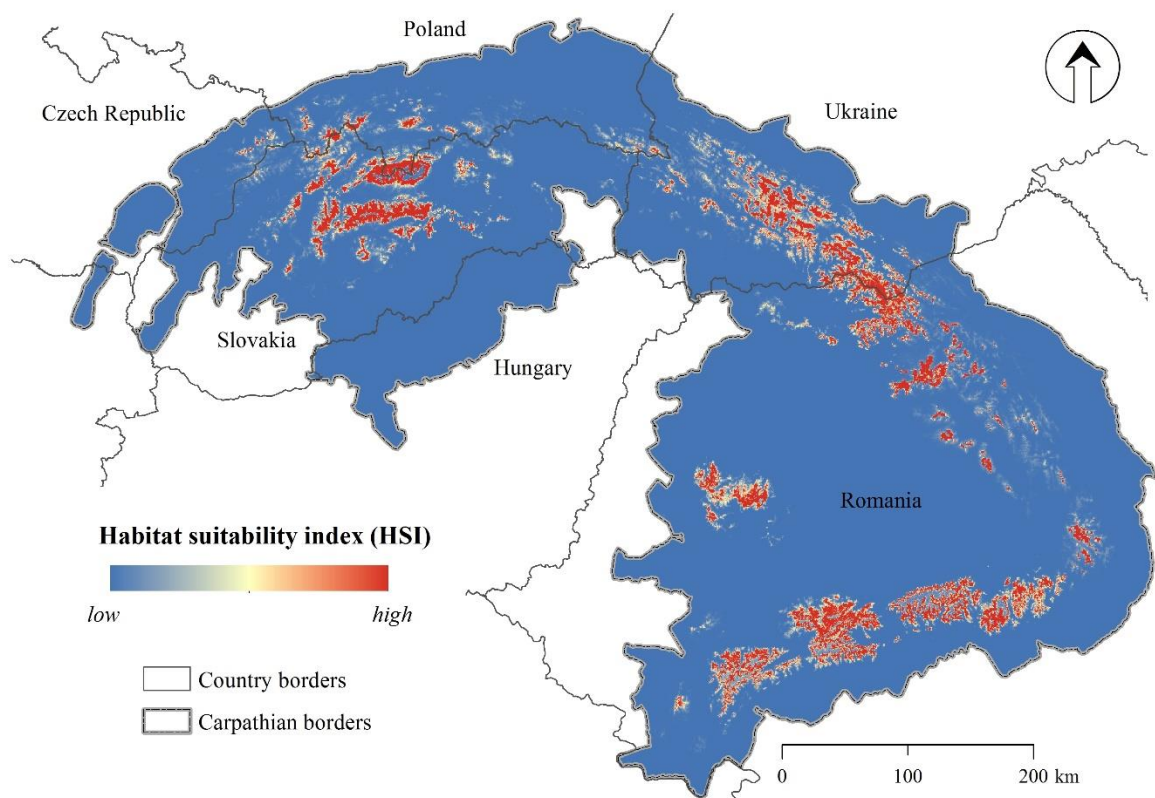


Fig. 3. Capercaillie habitat suitability map for the Carpathians.

Comparing forest disturbance patterns with our map of forest harvesting showed that since 1985, $1,109 \text{ km}^2$ (i.e., 15%) of the suitable habitat for capercaillie were affected by the forests disturbances until 2010. This was most evident in the

Western and Eastern part of Carpathians (close-up frame A and B in Fig. 4), in the Low and High Tatra Mts. (Slovakia, Poland) and the Maramures and Rodna Mts. (Romania). The impact of forest disturbances on capercaillie habitat differed considerably across countries (Tab. 1). The biggest loss of suitable habitat was found in Romania (e.g. especially along the Ukraine border). Although, capercaillie habitat covers approximately similar area in Ukraine and Slovakia, his loss in Slovakia was one times greater. In contrary, minimal habitat loss were found in Czech Republic and Poland.

	Suitable capercaillie habitat (km ²)				Loss of suitable capercaillie habitat (km ²)			
	PAs	SPAs	Unprotected	Total	PAs	SPAs	Unprotected	Total
Czech Republic	9	9	0	9	1	1	0	1
Hungary	0	0	0	0	0	0	0	0
Poland	305	97	32	350	33	10	4	39
Romania	1,142	1,469	1,964	3,720	233	273	260	565
Slovakia	1,483	1,380	133	1,797	256	211	18	325
Ukraine	498	---	1,135	1,633	48	---	131	180
Total	2,939	1,713	2,129	7,510	571	495	413	1,109

Table 1. Area of available suitable capercaillie habitat and the impact of forest disturbance on suitable habitat between 1985 and 2010 in the Carpathians. Legend: PAs = protected areas, SPAs = Special Protected Areas.

A substantial part of all suitable capercaillie habitat we predicted occurred within Protected areas (47%) or Special protection areas (39%). This was most evident

in Romania (in case of SPAs) and Slovakia (in case of PAs). The largest area of suitable habitat located in Protected areas were found in Slovakia, which strongly contrasted with Ukraine, where the amount of capercaillie habitat were similar. Surprisingly, our results showed that habitat loss in some countries was higher within protected areas compared areas outside protected areas (Tab. 1). This was most evident in Slovakia by PAs (79% versus 5.5%) or SPAs (65% versus 5.5%). An opposite situation was found in Ukraine by PAs (27% versus 73%).

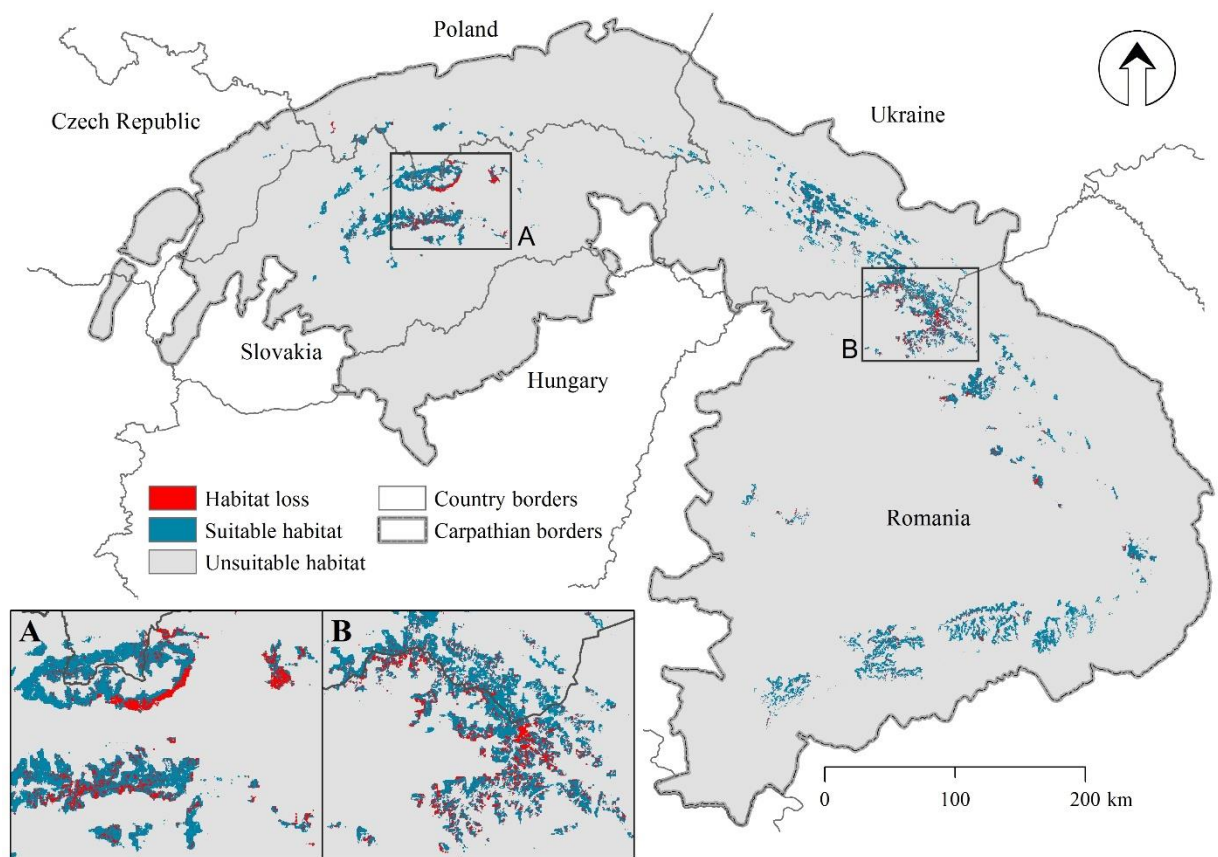


Fig. 4. Forest disturbance patterns between 1985 and 2010, which almost exclusively represent clearcutting and post-disturbance salvage logging, compared to capercaillie habitat in the Carpathians. Two close-up frames focus on the Low and High Tatra Mountains (A) and the Maramures region in Romania (B).

3.2. Connectivity of capercaillie habitat

Our connectivity analyses identified three distinct clusters of capercaillie habitat patches, situated in the Western, Eastern, and Southern Carpathians. As shown Fig. 5, the total number of habitat patches and their relative importance for connectivity varied substantially between 1985 and 2010. Measured by dPC, the importance of many habitat patches continuously decreased from 1985 to 2010 according to our results (Fig. 5) due to the decline in the total capercaillie habitat available. This process, accompanied by a decline of dPC, was most evident in the Western and Eastern Carpathians. For example, the area of Capercaillie habitat with very high (dPC > 30) connectivity importance declined from 996 km² in 1985 to 282 km² in 2005, and we did not find any habitat patch with this importance value in 2010. Conversely, the area of weakly connected capercaillie habitat patches increased from 2,360 km² in 1980 to 2,750 km² in 2010.

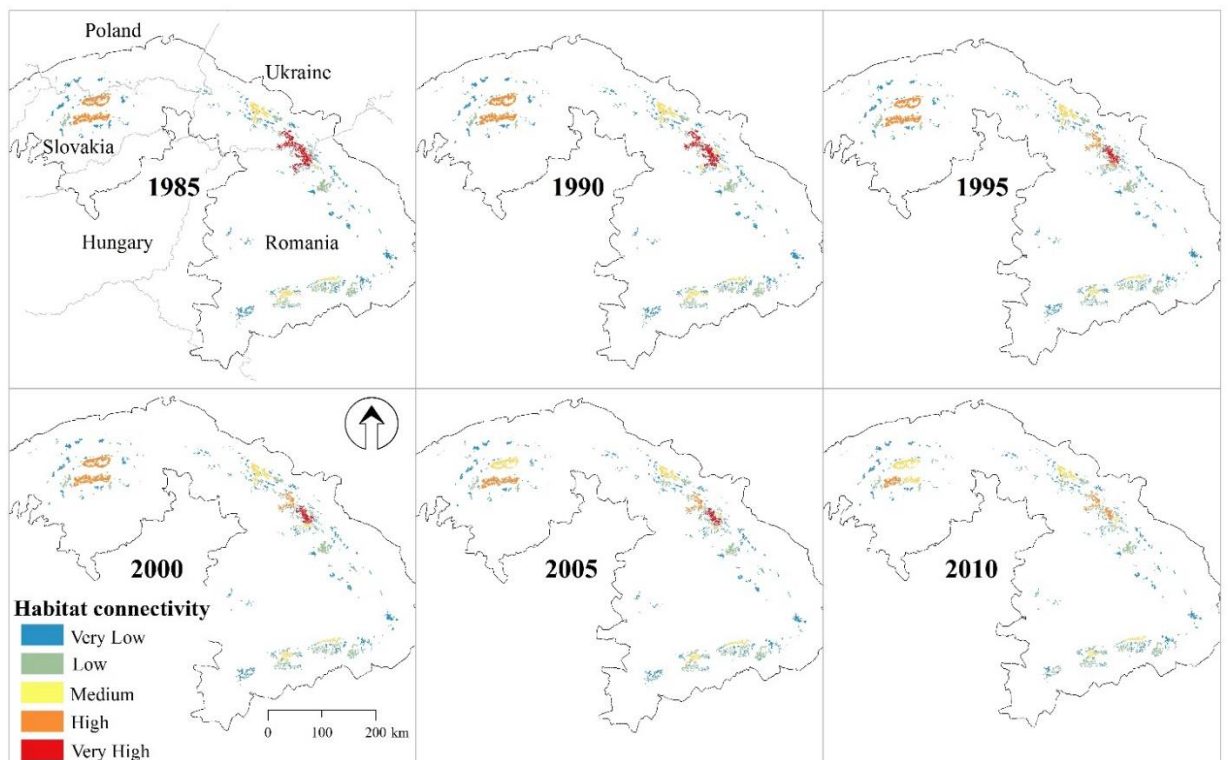


Fig. 5. Change in the importance of individual capercaillie habitat patches between 1985 and 2010 (as measured by dPC) for median dispersal distance of capercaillie from 2.5 to 10 km.

The importance of individual habitat patches also increased with median dispersal distances from 2.5 km to 7.5 km, but increasing the dispersal distance further to 10 km had only a minimal effect (Fig. 6a). Increasing dPC values here indicate higher capercaillie habitat connectivity.

Assessing overall trends in habitat connectivity since 1985 using the ECA connectivity metric showed connectivity successively declined since 1985 (Fig. 6b), indicating a permanent loss of functional connectivity of capercaillie habitat in the Carpathians. This loss was independent of the scenario we assessed. The biggest loss (-10.6%) of capercaillie habitat connectivity in Carpathians occurred in the most recent time period we assessed (2005–2010, Fig. 6c). The result of a continued and marked decrease in overall connectivity of the capercaillie habitat network during the 25 years we analyzed was also persistent across all median dispersal distances we assessed (Fig. 6d).

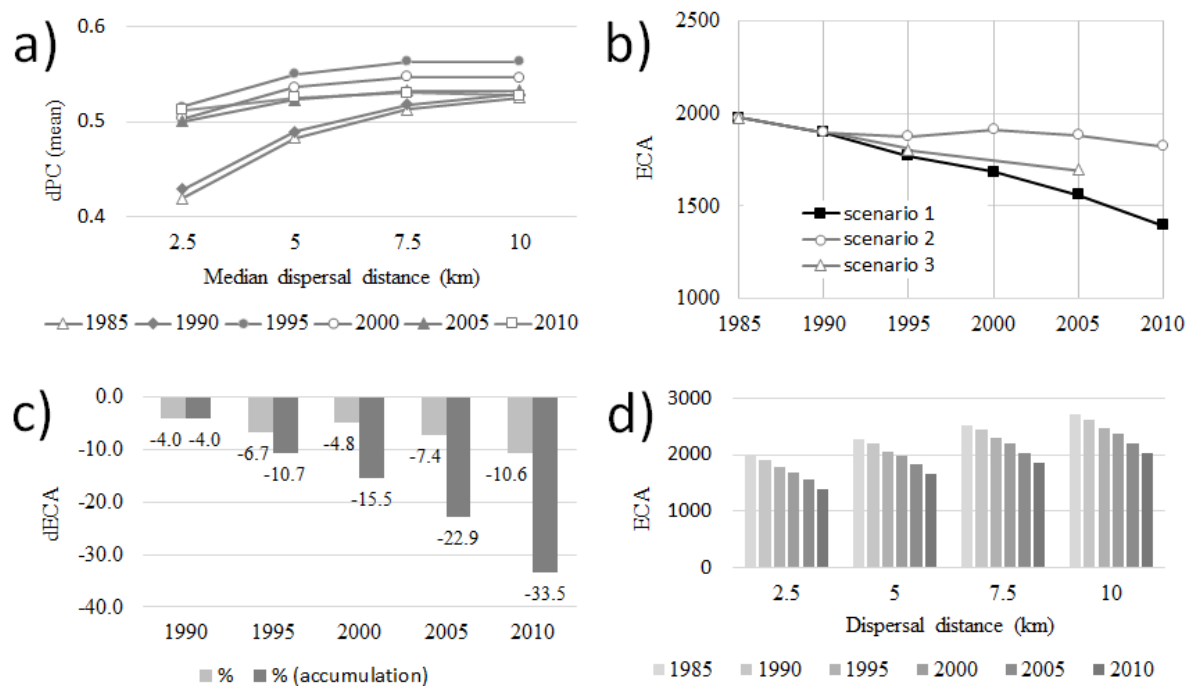


Fig. 6. Connectivity of capercaillie habitat patches in Carpathians between 1985 and 2010. a) results of dPC at various dispersal distances and time periods; b) change in overall connectivity of suitable capercaillie habitat across different post-disturbance forest recovery scenarios; c) loss of capercaillie habitat connectivity measured by dECA (difference in ECA values between time period); d) ECA dynamics across different dispersal distances and time periods.

4. Discussion

The persistence of capercaillie critically depends on the size, spatial configuration, and quality of suitable habitat patches. The Carpathian Mountains represent one of the few remaining strongholds of capercaillie in Europe, but landscape- to ecoregional-scale data on capercaillie habitat are missing, which is a major obstacle towards designing and effective conservation strategy for this endangered species. Our habitat suitability analyses revealed factors that broad-scale capercaillie distribution in the Carpathians was mainly determined by climate, land-cover and human disturbance variables. Our findings indicate the Carpathian Mountains have ample suitable capercaillie habitat, and thus a high potential capercaillie carrying capacity. However, the spatial pattern of suitable habitat was fragmented and a viable capercaillie population will thus likely only occur as a meta-population, with connectivity between habitat patches being of critical importance. Our findings show that a large proportion of suitable habitat has been lost due to logging, and that this has led to a substantial decline in the functional connectivity of the capercaillie habitat network over the last 25 years is worrying in this respect. Even inside protected areas, including both national parks and special protection areas designed under the EU legislation, logging has been a source of major capercaillie habitat loss. Safeguarding capercaillie in the Carpathians therefore critically depends on a rapid and profound shift to capercaillie-friendly forest management practices in the remaining areas that harbor capercaillie. This should include an immediate stop of large scale clear-cutting of old-growth forests and a more effective protection of the remaining larger patches of suitable capercaillie habitats. Likewise, a shift towards more capercaillie-friendly forestry in areas critical is needed. This could include selective harvesting methods that result in more open forests or the afforestation methods that transform logged areas into potential suitable habitat. Conservationist and forest managers jointly need to seize existing opportunities to lessen the negative impact of large-scale logging on this charismatic umbrella species.

Capercaillie habitat selection has so far only been assessed in Western Europe and Scandinavia, and no study so far assessed a region as large as the Carpathians (220,400 km². Existing habitat suitability studies (e.g. Bollmann et al., 2011; Braunisch et al., 2010; Graf et al., 2005; Pascual-Hortal and Saura, 2008), found suitable capercaillie

habitat to be determined by similar factors than those observed in our study. For example, capercaillie habitat suitability at the landscape scale was mainly characterized by climate conditions (i.e., average annual precipitation ~ 1000 mm, average annual temperature ~ 3 °C) directly associated with coniferous or mixed forests, and a ground vegetation rich on bilberry, a species critical for capercaillie survival (Storch, 2002). Likewise, habitat suitability increased with an increasing proportion of forest and capercaillie preferred core and perforated forests compared to small forest islets, which broadly agrees with the findings of Bolmann et al. (2011) who demonstrated that patch size was the most important predictor of capercaillie presence. Capercaillie obviously avoided areas with intensive human pressure (e.g. settlements, roads, railways, or cropland) in our study, factors which have previously been shown to negatively affect capercaillie elsewhere (Storch and Leidenberger, 2003; Thiel et al., 2011). However, there were also some notable differences, particularly in the apparent response of capercaillie towards different non-forest land use, with a preference for low-intensity land use (e.g., grazed mountain meadows) when patches were embedded in a wider forest landscape, which none of the other landscape scale studies observed. Mountain grazing might maintain suitable habitat conditions by the creation and maintenance of forest openings and edge conditions, which are suitable for capercaillie reproduction (Hancock et al., 2011; Klaus et al., 1989).

A striking finding from our study was the strong avoidance of capercaillie of roads, with suitability increasing away from roads. Habitat fragmentation by roads is widely recognized as a major threat to biological diversity (Trombulak and Frissell, 2000) because roads accelerate habitat degradation via logging, and increased hunting, poaching, and tourism, all of which negatively affects many species in the Carpathians (Selva et al., 2011), including capercaillie. Maintaining large forested areas without roads should be a priority of capercaillie conservation. However, hundreds of kilometers of new forest roads are currently being built in the Carpathians, supported by EU funding, and even inside protected areas. This will doubtless increase access to formerly remote old-growth forests, and likely result in new conservation challenges for these areas.

While our model provides important insights into regional- to landscape scale habitat selection, performed well, and was based on the most extensive capercaillie

occurrence dataset ever collected in the Carpathians, a few factors of uncertainty need mentioning. First, although we tried follow the instruction of Elith et al. (2011) or Yackulic et al. (2013), selection of some MaxEnt parameters can be still relatively subjective (Merow et al., 2013). Second, our model did not directly include variables which would characterize suitability at finer grain, such as canopy closure or the quality of ground vegetation (e.g. bilberry cover), all of which are main predictors of capercaillie occurrence at the stand level (Storch, 2002). These variables were not available for the entire Carpathians, suggesting that our results that the actual suitable habitat area could be even smaller than what we found, if these variables would be considered. While our model provides a useful basis for pinpointing potential capercaillie areas, stand-level conservation planning should therefore be complemented with habitat assessment in the field (Graf et al., 2005), prior to the implementation of potential management plans.

Our capercaillie habitat map, the first for the Carpathians, showed that suitable habitat is highly fragmented. None of the patches or networks of patches we identified in this study had sufficient habitat to maintain a minimum viable population size, which has been estimated to require suitable habitat in the order of 250 – 500 km² (Braunisch and Suchant, 2013; Grimm and Storch, 2000). Long-term persistence of capercaillie is therefore only possible in the form of metapopulations, similar to other umbrella species in the Carpathians (Kuemmerle et al., 2010) and would only be possible through maintaining and increasing landscape-scale habitat connectivity. Our habitat suitability model clearly shows two distinct capercaillie populations, one in the Western Carpathians and one in the Eastern and Southern Carpathians, spatially isolated from each for already a long time period, as suggested by a recent study of capercaillie genetics in the Carpathians (Klinga et al., 2015).

Our findings suggest that logging of old forests has further eroded connectivity within these larger populations, as capercaillie habitat has shifted progressively to higher elevations and more isolated areas, and habitat fragmentation increased. For example, in the Western Carpathians, the connectivity of the core population of capercaillie decreased significantly due to massive salvage logging after the 2004 storm event (Fig. 4, inset A). This loss of habitat area and connectivity should be considered a major threat for capercaillie persistence in this geographically isolated region (Mikoláš

et al., 2013; Saniga, 2003). Similarly, on the Romania-Ukraine border (Maramures region), intensive harvesting, at least in part related to the restitution of forest land as well as illegal logging, has decreased the connectivity of capercaillie habitat there throughout our entire study period (1985-2010) (Fig. 4, inset B), and the core population also became more fragmented. Within the eastern-southern Carpathian population, the connectivity was naturally low, but not as low as between the western and eastern populations (Fig. 5). While a recent genetic study indicated that gene flow between the southern (i.e. Romanian) and eastern (i.e., Ukrainian) populations was not yet disrupted (Klinga et al. accepted), the erosion of functional connectivity we found is highly worrisome, especially considering that much habitat there occurs outside protected areas. The remaining capercaillie habitats in the transition zone between the Southern and Eastern Carpathians should therefore be strictly protected (e.g., non-intervention or special habitat maintenance measures), to avoid a sub-division of this capercaillie population into two isolated populations.

In sum, our results suggest that capercaillie populations in the Carpathians are increasingly threatened by habitat loss and fragmentation via large-scale logging – as well as current afforestation measures which are rendering logged areas unsuitable for capercaillie. Particularly alarming is the rate of loss inside protected areas, suggesting that the contribution of protected areas to sustain capercaillie populations is lower than would be possible with more strict and more effective protection (Tab. 1). Many protected areas in the Carpathians allow logging inside their boundaries. For example, suitable capercaillie habitats are being harvested in EU-designated special protection areas (SPA) where capercaillie is a priority species. As a result, capercaillie populations have already disappeared in some SPA in the Western Carpathians, and populations in other SPA there will likely follow in the coming decades, because of very low population's densities, increasing habitat loss, and growing isolation. Two key problems contribute in major ways to the patterns we found. First, salvage logging following natural disturbances (e.g. storms) is mandated by all Carpathian countries, thus converting potentially highly suitable capercaillie habitat into unsuitable habitat. Second, corruption and illegal logging are still a problem in some areas in the Carpathians, where large scale logging takes place without major differentiation between protected and unprotected areas (Bouriaud, 2005; Knorn et al., 2012b;

Kuemmerle et al., 2009). Clearly, law enforcement to protect natural areas and threatened species lacks behind in some Eastern European countries compared to Europe's West (Schoukens and Bastmeijer, 2014), likely at least in part due to corruption and political loyalties (Irland, 2008; Irland and Kremenetska, 2009; Křenová and Kindlmann, 2015). Other major problems are the insufficient oversight and enforcement of the EU Directive on the Conservation of Wild Birds, and investments of EU rural development funds to support building new forest roads into large forested areas (Křenová and Kindlmann, 2015), leading to the destruction of natural and old-growth forest in SPA and national parks (Knorn et al., 2012a, 2012b).

A number of management recommendations arise from our work. Our results suggest, that landscape perspective and the connectivity is critical for ensuring capercaillie persistence across fragmented habitats in the Carpathians. The main conservation goal should be protection of existing suitable habitats and the stepping stones, which loss might result in genetic isolation (Segelbacher et al., 2003). For this aim, combination of non-intervention and active management measures is required in the Carpathians (Bollmann et al., 2012). First, logging and building of new forest roads in all forests actively used by capercaillie should be prohibited in the Carpathians, because the population is currently very fragmented inhabiting "islands" of suitable habitats and usually too small and sensitive towards intensive logging (Mikoláš et al., 2013; Mikoláš et al., 2015; Saniga, 2003). Second, active management can be used on large-scale clearcuts and in young stands, to foster suitable habitats that were lost due to clearcuts. The active management should not be used in the actively inhabited habitats, but on its borders, to enlarge and connect the existing habitats. A step to achieving this would be to establish capercaillie non-intervention reserves larger than 1,400 ha (Bollmann et al., 2011), comprising from actively used capercaillie habitats. Within these reserves, distance between suitable capercaillie habitats should not exceed 5 km and connected suitable habitats should give together at least of 250 - 500 km² in size for viable populations (Braunisch and Suchant, 2013; Grimm and Storch, 2000; Storch et al., 1997). To achieve high connectivity, smaller "islands" of suitable habitats which work as stepping stones are critically important (Segelbacher et al., 2003), and these stepping stones should not be smaller than 50 ha (Bollmann et al., 2011). Active management measures can be used also in order to create such stepping stones – convert unsuitable

dense stands into suitable open-canopy forest by intensive thinning of young stands (Broome et al., 2014; Mac Millan and Marshall, 2004). One of the important problems is the salvage logging of naturally disturbed forests by wind or beetle. In order to protect the capercaillie population, salvage logging should be not conducted across larger areas, because the naturally disturbed forests fulfils important habitat requirements (Fig. 1, Beudert et al., 2015; Mikoláš et al., 2013; Rössner et al., 2014). The proposed landscape scale conservation strategy will help not only the capercaillie, but also a wide range of mountain forest-dependent species and overall biodiversity (Pakkala et al., 2003; Suter et al., 2002).

Acknowledgements

This study was supported by Czech Science Foundation project (GACR 15-14840S) and Czech University of Life Sciences, Prague (CIGA No. 20154316). TK gratefully acknowledges support by the Einstein Foundation Berlin.

Table 1. Environmental variables used in modelling capercaillie habitat suitability in the Carpathians.

Variable category	Description	Unit	Data source
Climate	Average annual precipitation	mm	WorldClim
	Average annual temperature	°C	WorldClim
Topography	Terrain ruggedness	index (0-1)	Calculated from DEM according to Riley et al. (1999)
Land cover	Distance to cropland	m	Calculated from land cover data created in Griffiths et al. (2013)
	Distance to grassland	m	Calculated from land cover data created in Griffiths et al. (2013)
	Proportion of forest	% of area	Griffiths et al. (2014)
	Morphological spatial pattern of forest	5 classes	Calculated as in Vogt et al. (2007) from land cover data created in Griffiths et al. (2013)
Human disturbance	Distance to settlements	m	Calculated from land cover data created in Griffiths et al. (2013)
	Distance to roads and railways	m	Derived from OpenStreetMap

References

- Baumann, M., Kuemmerle, T., Elbakidze, M., Ozdogan, M., Radeloff, V.C., Keuler, N.S., Prishchepov, A.V., Kruhlov, I., Hostert, P., 2011. Patterns and drivers of post-socialist farmland abandonment in Western Ukraine. *Land Use Policy* 28, 552–562. doi:10.1016/j.landusepol.2010.11.003
- Beudert, B., Bäessler, C., Thorn, S., Noss, R., Schröder, B., Dieffenbach-Fries, H., Foullois, N., Müller, J., 2015. Bark beetles increase biodiversity while maintaining drinking water quality. *Conservation Letters*, online version. doi:10.1111/conl.12153
- Bohn, U., Gollub, G., Hettwer, C., Weber, H., Neuhäuslová, Z., Raus, T., Schlüter, H., 2004. Karte der natürlichen Vegetation Europas; Map of the Natural Vegetation of Europe. Landwirtschaftsverlag, Münster.
- Bollmann, K., Graf, R.F., Suter, W., 2011. Quantitative predictions for patch occupancy of capercaillie in fragmented habitats. *Ecography* 34(2), 276–286. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06314.x
- Bollmann, K., Graf, R.F., Suter, W., 2011. Quantitative predictions for patch occupancy of capercaillie in fragmented habitats. *Ecography* 34(2), 276–286. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06314.x
- Bollmann, K., Weibel, P., Graf, R.F., 2005. An analysis of central Alpine capercaillie spring habitat at the forest stand scale. *Forest Ecology and Management*, 215(1), 307–318. doi:10.1016/j.foreco.2005.05.019
- Böttcher, H., Verkerk, P.J., Gusti, M., Havlík, P., Grassi, G., 2012. Projection of the future EU forest CO₂ sink as affected by recent bioenergy policies using two advanced forest management models. *GCB Bioenergy* 4, 773–783. , doi:10.1111/j.1757-1707.2011.01152.x
- Bouriaud, L., 2005. Causes of illegal logging in Central and Eastern Europe. *Small-scale Forest Economics. Management and Policy* 4, 269-292. doi:10.1007/s11842-005-0017-6

- Braunisch, V., Suchant, R., 2007. A model for evaluating the 'habitat potential' of a landscape for capercaillie *Tetrao urogallus*: a tool for conservation planning. *Wildlife Biology* 13, 21–33. doi:10.2981/0909-6396(2007)13[21:AMFETH]2.0.CO;2
- Braunisch, V., Suchant, R., 2008. Using ecological forest site mapping for long-term habitat suitability assessments in wildlife conservation – Demonstrated for capercaillie (*Tetrao urogallus*). *Forest ecology and management* 256(5), 1209–1221. doi:10.1016/j.foreco.2008.06.027
- Braunisch, V., Suchant, R., 2010. Predicting species distributions based on incomplete survey data: the trade-off between precision and scale. *Ecography* 33(5), 826–840. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05891.x
- Braunisch, V., Suchant, R., 2013. The Capercaillie *Tetrao urogallus* Action Plan in the Black Forest: An integrative concept for the conservation of a viable population. *Vogelwelt* 134, 29–41.
- Brockhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P., Sayer, J., 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodivers. Conserv.* 17, 925–951. doi:10.1007/s10531-008-9380-x
- Broome, A., Connolly, T., Quine, C.P., 2014. An evaluation of thinning to improve habitat for capercaillie (*Tetrao urogallus*). *Forest Ecology and Management* 314, 94–103. doi:10.1016/j.foreco.2013.11.038
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., B., C., van Strien, A., Scharlemann, J.P., Almond, R.E., M., B.J.E., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J.-C., Watson, R., 2010. Global Biodiversity : Indicators of recent declines. *Science* 328, 1164–1168. doi:10.1126/science.1187512

- CERI, 2001. The status of the Carpathians WWF–Danube-Carpathian Programme (Vienna: Carpathian Ecoregion Initiative).
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 027–046. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x
- Elith J. Phillips S.J., Hastie T., Dudik M., Chee Y.E. Yates C.J., 2011. A statistical explanation of Maxent for ecologists. *Diversity and Distribution* 17, 43–57. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515. doi:10.1146/132419
- FAO FRA, 2010. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Global Forest Resources Assessment 2010 (Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome).
- Graf, R.F., Bollmann, K., Suter, W., Bugmann, H., 2005. The importance of spatial scale in habitat models: capercaillie in the Swiss Alps. *Landsc. Ecol.* 703–717. doi: 10.1007/s10980-005-0063-7
- Graf, R.F., Mathys, L., Bollmann, K., 2009. Habitat assessment for forest dwelling species using LiDAR remote sensing: Capercaillie in the Alps. *Forest Ecology and Management* 257(1), 160–167. doi:10.1016/j.foreco.2008.08.021
- Griffiths, P., Kuemmerle, T., Baumann, M., Radeloff, V.C., Abrudan, I. V., Lieskovsky, J., Munteanu, C., Ostapowicz, K., Hostert, P., 2014. Forest disturbances, forest recovery, and changes in forest types across the Carpathian ecoregion from 1985 to 2010 based on Landsat image composites. *Remote Sens. Environ.* 151, 72–88. doi:10.1016/j.rse.2013.04.022
- Griffiths, P., Kuemmerle, T., Kennedy, R.E., Abrudan, I.V., Knorn, J. & Hostert, P., 2012. Using annual time-series of Landsat images to assess the effects of forest

- restitution in post-socialist Romania. *Remote Sensing of Environment* 118, 199–214. doi:10.1016/j.rse.2011.11.006
- Griffiths, P., Müller, D., Kuemmerle, T., & Hostert, P., 2013. Agricultural land change in the Carpathian ecoregion after the breakdown of socialism and expansion of the European Union. *Environmental Research Letters* 8, 045024. doi:10.1088/1748-9326/8/4/045024
- Grimm, V., Storch, I., 2000. Minimum viable population size of capercaillie *Tetrao urogallus* : results from a stochastic model. *Wildlife Biol.* 6, 219–225.
- Grodzińska, K., Godzik, B., Frączek, W., Badea, O., Oszlányi, J., Postelnicu, D., Shparyk, Y., 2004. Vegetation of the selected forest stands and land use in the Carpathian Mountains. *Environmental Pollution* 130(1), 17–32. doi:10.1016/j.envpol.2003.10.031
- Gurung, A.B., Bokwa, A., Chełmicki, W., Elbakidze, M., Hirschmugl, M., Hostert, P., Ibsch, P., Kozak, J., Kuemmerle, T., Matei, E., Ostapowicz, K., Pociask-Karteczka, J., Schmidt, L., van der Linden, S., Zebisch, M. 2009. Global Change Research in the Carpathian Mountain Region. *Mt. Res. Dev.* 29(3), 282–288. doi: <http://dx.doi.org/10.1659/mrd.1105>
- Gustafsson, L., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W.J., Brodie, A., Kouki, J., Franklin, J.F., 2012. Retention forestry to maintain multifunctional forests: a world perspective. *BioScience* 62(7), 633–645. doi: 10.1525/bio.2012.62.7.6
- Hancock, M.H., Amphlett, A., Proctor, R., Dugan, D., Willi, J., Harvey, P., Summers, R.W., 2011. Burning and mowing as habitat management for capercaillie *Tetrao urogallus*: An experimental test. *For. Ecol. Manage.* 262, 509–521. doi:10.1016/j.foreco.2011.04.019
- Hanley, J.A., McNeil, B.J., 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology* 143(1), 29–36. doi:10.1148/radiology.143.1.7063747
- Helm, A., 2015. Habitat restoration requires landscape-scale planning. *Appl. Veg. Sci.* 18, 177–178. doi:10.1111/avsc.12159

- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* 25(15), 1965–1978. doi:10.1002/joc.1276
- Hjeljord O., Wegge P., Rolstad J., Ivanova M., Beshkarev A.B., 2000. Spring-summer movements of male capercaillie *Tetrao urogallus*: A test of the ‘landscape mosaic’ hypothesis. *Wildlife Biology* 6, 251–256.
- Irland, L., 2008. State Failure, Corruption, and Warfare: Challenges for Forest Policy. *Journal of Sustainable Forestry* 27, 189–223. doi:10.1080/10549810802219963
- Irland, L., Kremenetska, E., 2009. Practical economics of forest ecosystem management: The case of the Ukrainian Carpathians. *Ecological economics and sustainable forest management: Developing a trans-disciplinary approach for the Carpathian mountains*, in Soloviy, I.P., Keeton, W.S. (Eds.), *Ecological Economics and Sustainable Forest Management*, UNFU Press, Lviv.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M., 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either–or presence–absence. *Acta Oecologica* 31, 361–369. doi:10.1016/j.actao.2007.02.001
- Johann, E., 2006. Historical development of nature-based forestry in Central Europe. In: *Nature-based forestry in Central Europe. Alternatives to Industrial Forestry and Strict Preservation*. Diaci, J. (Ed.). University of Ljubljana, Slovenia.
- Klaus, S., Andreew, A.V., Bergmann, H.H., Müller, F., Porkert, J., Wiesner, J., 1989. *Die Auerhüner, Die Neue Brehm-Bücherei, Band 86*, Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- Klinga, P., Mikoláš, M., Zhelev, P., Höglund, J., Paule, L., 2015. Genetic differentiation of western capercaillie in the Carpathian Mountains: the importance of post glacial expansions and habitat connectivity. Accepted in *Biological Journal of the Linnean Society*.
- Knorn, J., Kuemmerle, T., Radeloff, C.V., Keeton, S. W., Gancz, V., Biris, I., Svoboda, M., Griffiths, P., Hagatis, A. and Hostert, P., 2012b. Continued loss of temperate old-growth forests in the Romanian Carpathians despite an increasing protected area network. *Environ. Conserv.* 40, 182–193. doi:10.1017/S0376892912000355

- Knorn, J., Kuemmerle, T., Radeloff, V.C., Szabo, A., Mindrescu, M., Keeton, W.S., Abrudan, I., Griffiths, P., Gancz, V., Hostert, P., 2012a. Forest restitution and protected area effectiveness in post-socialist Romania. *Biol. Conserv.* 146, 204–212. doi:10.1016/j.biocon.2011.12.020
- Křenová, Z., Kindlmann, P., 2015. Natura 2000–Solution for Eastern Europe or just a good start? The Šumava National Park as a test case. *Biological Conservation* 186, 268–275. doi:10.1016/j.biocon.2015.03.028
- Kuemmerle, T., Chaskovskyy, O., Knorn, J., Radeloff, V.C., Kruhlov, I., Keeton, W.S., Hostert, P., 2009. Forest cover change and illegal logging in the Ukrainian Carpathians in the transition period from 1988 to 2007. *Remote Sens. Environ.* 113, 1194–1207. doi:10.1016/j.rse.2009.02.006
- Kuemmerle, T., Perzanowski, K., Chaskovskyy, O., Ostapowicz, K., Halada, L., Bashta, A.T., Kruhlov, I., Hostert, P., Waller, D.M., Radeloff, V.C., 2010. European Bison habitat in the Carpathian Mountains. *Biol. Conserv.* 143, 908–916. doi:10.1016/j.biocon.2009.12.038
- Laita, A., Kotiaho, J.S., Mönkkönen, M., 2011. Graph-theoretic connectivity measures: what do they tell us about connectivity? *Landsc. Ecol.* 26, 951–967. doi:10.1007/s10980-011-9620-4.
- Levers, C., Verkerk, P. J., Müller, D., Verburg, P. H., Butsic, V., Leitão, P. J., Lindner, M., Kuemmerle, T., 2014. Drivers of forest harvesting intensity patterns in Europe. *Forest Ecology and Management* 315, 160–172. doi:10.1016/j.foreco.2013.12.030
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P., Pearson, R.G., 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28, 385–393. doi: 10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x
- Liu, C., White, M., Newell, G., 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography* 40, 778–789. doi: 10.1111/jbi.12058
- Mace, G.M., Cramer, W., Díaz, S., Faith, D.P., Larigauderie, A., Le Prestre, P., Palmer, M., Perrings, C., Scholes, R.J., Walpole, M., Walther, B.A., Watson, J.E.M., Mooney,

- H.A., 2010. Biodiversity targets after 2010. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2(1), 3–8. doi:10.1016/j.cosust.2010.03.003
- MacMillan, D.C., Marshall, K., 2004. Optimising capercaillie habitat in commercial forestry plantations. *For. Ecol. Manage.* 198, 351–365. doi:10.1016/j.foreco.2004.05.027.
- Main-Knorn, M., Hostert, P., Kozak, J., Kuemmerle, T., 2009. How pollution legacies and land use histories shape post-communist forest cover trends in the Western Carpathians. *Forest Ecology and Management* 258, 60–70. doi:10.1016/j.foreco.2009.03.034
- Merganičová, K., Merganič, J., Hlásny, T., Socha, J., Deák, G., Pavelko, A., Mátyás, C., Trentea, A., Iosif, A., Nicolescu, A., Bodea, A., Musat, C., Radu, M., Popa, I., Rasztoivits, E., Trombik, J., 2013. Report on forest management practices applied in the Carpathians and their potential to adapt the forests to the forthcoming climate change or on their detrimental effect. July 15, 2013. Report elaborated within the frame of CarpathCC Climate Change Framework Project. FORIM, Slovakia.
- Merow, C., Smith, M.J., Silander, J.A., 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36(10), 1058–1069. 10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x
- Mikoláš M., Svitok M., Tejkal M., Leitão P.J., Morrissey R.C., Svoboda M., Seedre M., Fontaine J. B., 2015. Evaluating forest management intensity on an umbrella species: capercaillie persistence in central Europe. *Forest Ecology and Management* 354, 26–34. doi:10.1016/j.foreco.2015.07.001
- Mikoláš, M., Kalafusová, I., Tejkal, M., Černajová, I., Zuzana, M., Hlásny, T., Barka, I., Zrníková, K., Bače, R., Svoboda, M., 2013. Habitat conditions of the core population of the Western Capercaillie (*Tetrao urogallus*) in the Western Carpathians: Is there still place for the species in Slovakia? *Sylvia* 49, 79–98.
- Moning, C., Müller, J., 2009. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecological indicators* 9(5), 922–932. doi:10.1016/j.ecolind.2008.11.002

- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., avon, C., Bernhardt-römermann, M., Bijlsma, R.-J., DE Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standovár, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K. and Virtanen, R., 2010. Compromises in Data Selection in a Meta-Analysis of Biodiversity in Managed and Unmanaged Forests: Response to Halme et al. *Conservation Biology* 24, 1157–1160. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01543.x
- Pakkala, T., Pellikka, J., Lindén, H., 2003. Capercaillie *Tetrao urogallus* - a good candidate for an umbrella species in taiga forests. *Wildlife Biol.* 4, 309–316.
- Pascual-Hortal, L., Saura, S., 2008. Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research* 127(1), 23–31. doi: 10.1007/s10342-006-0165-z
- Pearce, J., Ferrier, S., 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological modelling* 133(3), 225–245. doi:10.1016/S0304-3800(00)00322-7
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231–259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips, S.J., Dudik, M., 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31, 161–175. doi: 10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x
- Quevedo, M., Bañuelos, M.J., Obeso, J.R., 2006. The decline of Cantabrian capercaillie: How much does habitat configuration matter? *Biological Conservation* 127(2), 190–200. doi:10.1016/j.biocon.2005.07.019
- Riley, S.J., Gloria, S.D., Elliot, R., 1999. A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity, *Intermountain Journal of Sciences* 5, 1–4.
- Rösner, S., Mussard-Forster, E., Lorenc, T., Müller, J., 2014. Recreation shapes a “landscape of fear” for a threatened forest bird species in Central Europe. *Landscape ecology* 29(1), 55–66. doi: 10.1007/s10980-013-9964-z

- Saniga, M., 2003. Ecology of the capercaillie (*Tetrao urogallus*) and forest management in relation to its protection in the West Carpathians. *J. For. Sci.* 49, 229–239.
- Sappington, J., Longshore, K.M., Thompson, D. B., 2007. Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis: a case study using bighorn sheep in the Mojave Desert. *The Journal of wildlife management* 71(5), 1419–1426. doi: 10.2193/2005-723
- Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C., Rodríguez-Freire, M., 2011. Network analysis to assess landscape connectivity trends: Application to European forests (1990–2000). *Ecol. Indic.* 11, 407–416. doi:10.1016/j.ecolind.2010.06.011
- Saura, S., Pascual-Hortal, L., 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape Urban Plan.* 83, 91–103. doi:10.1016/j.landurbplan.2007.03.005
- Saura, S., Torné, J., 2009. Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environ. Model. Softw.* 24, 135–139. doi:10.1016/j.envsoft.2008.05.005
- Schelhaas, M.J., Nabuurs, G., Schuck, A., 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Glob Change Biol* 9, 1620–1633. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2003.00684.x
- Schoukens, H., Bastmeijer, K., 2014. Species protection in the European Union: How strict is strict? Born C-H., Cliquet A., Schoukens H., Misonne D. Van Hoorick G., (eds.), *Habitats Dir. its EU Environ. Law Context Eur. Nature's Best Hope?* Routledge, Abingdon, Oxford 2014.
- Schulze, L.L., 2002. FAA Section 119, Biodiversity Analysis for Serbia and Montenegro-Final Report. Prepared for USAID FRY.
- Segelbacher, G., Höglund, J., Storch, I., 2003. From connectivity to isolation: Genetic consequences of population fragmentation in capercaillie across Europe. *Mol. Ecol.* 12, 1773–1780. doi:10.1046/j.1365-294X.2003.01873.x

- Seidl, R., Schelhaas, M.J., Rammer, W., Verkerk, P.J., 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nat Clim Change* 4, 806–810. doi:10.1038/nclimate2318
- Selva, N., Kreft, S., Kati, V., Schluck, M., Jonsson, B.G., Mihok, B., Okarma, H., Ibisch, P.L., 2011. Roadless and Low-Traffic Areas as Conservation Targets in Europe. *Environ. Manage.* 48, 865–77. doi:10.1007/s00267-011-9751-z
- Simpson, M., Prots, B., 2012. Predicting the distribution of invasive plants in the Ukrainian Carpathians under climatic change and intensification of anthropogenic disturbances: implications for biodiversity conservation. *Environmental Conservation* 40(02), 1–15. doi:10.1017/S037689291200032X
- Soille, P., Vogt, P., 2008. Morphological segmentation of binary patterns. *Pattern Recognition Letters* 30(4), 456–459, doi: 10.1016/j.patrec.2008.10.015
- Storch I., 2000. Conservation status and threats to grouse worldwide: an overview. *Wildlife Biology* 6, 195–204.
- Storch, I., 1993. Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: is bilberry important? *Oecologia* 95(2), 257–265.
- Storch, I., 1995. Habitat requirements of capercaillie. *Proceedings of the International Symposium on Grouse* 6: 151–154.
- Storch, I., 2002. On Spatial Resolution in Habitat Models: Can Small-scale Forest Structure Explain Capercaillie Numbers ? *Conserv. Ecol.* 6(1), 6.
- Storch, I., 2007. Conservation Status of Grouse Worldwide : An Update Conservation status of grouse worldwide : an update. *Wildlife Biol.* 13, 5–12. doi:10.2981/0909-6396(2007)13[5:CSOGWA]2.0.CO;2
- Storch, I., Leidenberger, C., 2003. Tourism, mountain huts and distribution of corvids in the Bavarian Alps, Germany. *Wildlife Biol.* 9, 301–308.
- Storch, I., Segelbacher, G., 2000. Genetic correlates of spatial population structure in central European capercaillie *Tetrao urogallus* and black grouse *T. tetrix*: a project in progress. *Wildlife Biology* 6(4), 305–310.

- Suter, W., Graf, R.F., Hesst, R., 2002. Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and Avian Biodiversity: Testing the Umbrella-Species Concept. *Conservation Biology* 16(3), 778–788. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.01129.x
- Svoboda, M., Janda, P., Bače, R., Fraver, S., Nagel, T. A., Rejzek, J., Mikoláš, M., Douda, J., Boublík, K., Šamonil, P., Čada, V., Trotsiuk, V., Teodosiu, M., Bouriaud, O., Biriş, A. I., Sýkora, O., Uzel, P., Zelenka, J., Sedlák, V., Lehejček, J., 2014. Landscape-level variability in historical disturbance in primary *Picea abies* mountain forests of the Eastern Carpathians, Romania. *Journal of Vegetation Science* 25, 386–401. doi: 10.1111/jvs.12109
- Teuscher M., Brandl R., Förster B., Hothorn T., Rösner S., Müller J., 2013. Forest inventories are a valuable data source for habitat modelling of forest species: an alternative to remote-sensing data. *Forestry* 86, 241–253. doi: 10.1093/forestry/cps081
- Thiel, D., Jenni-Eiermann, S., Palme, R., Jenni, L., 2011. Winter tourism increases stress hormone levels in the Capercaillie *Tetrao urogallus*. *Ibis* 153(1), 122–133. doi: 10.1111/j.1474-919X.2010.01083.x
- Trombulak, S., Frissell, C., 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conserv. Biol.* 14(1), 18–30. doi: 10.1046/j.1523-1739.2000.99084.x
- Trotsiuk, V., Svoboda, M., Janda, P., Mikolas, M., Bace, R., Rejzek, J., Samonil, P., Chaskovskyy, O., Korol, M., Myklush, S., 2014. A mixed severity disturbance regime in the primary *Picea abies* (L.) Karst. forests of the Ukrainian Carpathians. *Forest Ecology and Management* 334, 144–153. doi:10.1016/j.foreco.2014.09.005
- Uezu, A., Metzger, J.P., Vielliard, J.M.E., 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biol. Conserv.* 123, 507–519. doi:10.1016/j.biocon.2005.01.001
- UNECE FAO, 2000. Forest Resources of Europe, CIS, North America, Australia, Japan and New Zealand. Contribution to the Global Forest Resources Assessment 2000. United Nations, Geneva, New York.

- UNEP, 2007. Carpathians Environment Outlook. United Nations Environment Programme, Geneva. p. 232.
- Veen, P., Fanta, J., Raev, I., 2010. Virgin forests in Romania and Bulgaria : results of two national inventory projects and their implications for protection. *Biodivers. Conserv.* 1805–1819. doi:10.1007/s10531-010-9804-2
- Vogt, P., 2015. GuidosToolbox (Graphical User Interface for the Description of image Objects and their Shapes): Digital image analysis software collection available at the following web site:

<http://forest.jrc.ec.europa.eu/download/software/guidos> (accessed 01.07.15).
- Wallenius, T., Niskanen, L., Virtanen, T., Hottola, J., Brumelis, G., Angervuori, a., Julkunen, J., Pihlström, M., 2010. Loss of habitats, naturalness and species diversity in Eurasian forest landscapes. *Ecol. Indic.* 10, 1093–1101. doi:10.1016/j.ecolind.2010.03.006
- Warren, D.L., Seifert, S.N., 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21(2), 335–342. doi:10.1890/10-1171.1
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., Losos, E., 1998. Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States. *Bioscience* 48, 607–615.
- Yackulic, C.B., Chandler, R., Zipkin, E.F., Royle, J.A., Nichols, J.D., Campbell Grant, E.H., Veran, S., 2013. Presence-only modelling using MAXENT: when can we trust the inferences?. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 236–243. doi: 10.1111/2041-210x.12004

4.4. Článek IV.

Evaluating forest management intensity on an umbrella species: capercaillie persistence in central Europe.

Mikoláš M., Svitok M., Tejkal M., Leitão P. J., Morrissey R. C., Svoboda M., Seedre M. & Fontaine J. B.

Forest Ecology and Management 354: 26–34 (2015)



Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Evaluating forest management intensity on an umbrella species: Capercaillie persistence in central Europe



Martin Mikoláš^{a,b,*}, Marek Svitok^{c,d}, Martin Tejkal^e, Pedro J. Leitão^f, Robert C. Morrissey^a, Miroslav Svoboda^a, Meelis Seedre^a, Joseph B. Fontaine^g

^a Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, Praha 6 – Suchbátol 16521, Czech Republic

^b PRALES, Odrnovie 563, 013 22 Rosina, Slovakia

^c Department of Biology and General Ecology, Faculty of Ecology and Environmental Sciences, Technical University in Zvolen, Masaryka 24, 96001 Zvolen, Slovakia

^d Eawag Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology, Department of Aquatic Ecology, Centre of Ecology, Evolution and Biogeochemistry, Seestrasse 79, CH-6047 Kastanienbaum, Switzerland

^e Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Praha 6 – Suchbátol 165 21, Czech Republic

^f Geography Department, Humboldt-Universität zu Berlin, Unter dem Linden 6, 10099 Berlin, Germany

^g School of Veterinary and Life Sciences, Murdoch University, Perth 6150, Australia

ARTICLE INFO

Article history:

Received 4 January 2015

Received in revised form 1 July 2015

Accepted 3 July 2015

Available online 11 July 2015

Keywords:

Capercaillie

Habitat requirements

Anthropogenic threat

Umbrella species

Ecological forestry

Forest management

ABSTRACT

Deforestation and fragmentation of forests worldwide are negatively impacting biodiversity. The capercaillie (*Tetrao urogallus*) is an endangered umbrella species of montane forests in central Europe. Despite its status, it has largely been overlooked in forest management planning in the Carpathian Mountains, a biodiversity hotspot within the European Union. Previous investigations of timber management effects on capercaillie have shown contradictory results within Europe; habitat loss and fragmentation due to intensive forest management have been implicated in population declines, while other studies have suggested neutral or positive effects. In Romania, recent changes in forest management have shifted from extensive, selective logging to intensive clearcutting; this change provides the opportunity to assess the effects of harvesting on capercaillie numbers across a full range of forest management intensities, thereby addressing discrepancies in the literature. Across the Southern and Eastern Carpathian mountains from 2009–2011, we used spring counts of capercaillie males at leks to evaluate the impact of forest management, other human activities, and habitat at two spatial scales – stand (~2 ha) and landscape (~300 ha). At the landscape level, the proportion of forest clearcuts and intensity of tourism had significant negative effects on the number of capercaillie males in the lek. In contrast, low intensity selective logging had a positive effect at the local stand (lek) level. Large scale (landscape level) forest clear-cutting had a negative effect on the capercaillie population – areas comprised of clearcuts of 30% reduced male lek counts by 76%. The protection of intact mature and old-growth forests, and forest management practices that emulate natural disturbance processes are recommended to support habitat of this critical umbrella species and associated biodiversity.

© 2015 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Over the past century, global declines in mature forested area (Hansen et al., 2013) and biodiversity related to habitat loss, fragmentation, and overexploitation are causing increased concern among natural resource managers and conservationists (Wilcove et al., 1998). Large-scale clear-cutting of forested landscapes has driven the vast majority of forest species losses (Lamberson and McKelvey, 1992; Wallenius et al., 2010) and much attention has

been devoted to alternative harvest strategies and associated management to retain forest species within landscapes (e.g. Franklin and Johnson, 2012). In areas such as central Europe that historically have been heavily forested but now have limited and increasingly fewer areas of old-growth forest cover (Mackey et al., 2014), identifying management impacts and alternatives is a priority. Here, we use the capercaillie, *Tetrao urogallus*, to evaluate the effects of logging old forests on mating habitat selection. The capercaillie is considered an umbrella species within the region and an indicator of structurally rich forest conditions (Suter et al., 2002). Capercaillie populations in central Europe have declined rapidly in recent decades (Storch, 2007a). Identifying

* Corresponding author.

E-mail address: mikolasm@fd.czu.cz (M. Mikoláš).

forestry practices that may aid in maintaining viable population levels of this species within forested landscapes are vital to ensure their persistence in the landscape alongside many other species commonly represented in these habitat types.

Capercaillie inhabits forests of Eurasia, and they are associated with extensive natural, old-growth or young open canopy forests, characterized by high levels of structural heterogeneity, particularly, multistoried tree layers and abundant cover of ericaceous understory shrubs (Bollmann et al., 2005; Klaus et al., 1989; Storch, 2002; Suter et al., 2002). Because capercaillie is strongly associated with open canopy forest and has a relatively large home range, it is considered an indicator species for high biodiversity and protection of its habitat will benefit other old-growth forest species as well (Pakkala et al., 2003; Suter et al., 2002).

Lek sites, where males display in spring, are particularly vulnerable to disturbance by humans and may be readily abandoned, as is common with many species of grouse with this mating system (e.g. Hess and Beck, 2012; Klaus et al., 1989). Anthropogenic activities, especially the intensification of forest management, have resulted in the significant loss and fragmentation of suitable capercaillie habitat in many parts of western and central Europe (Storch, 2007a). In many European countries, capercaillie populations are now artificially maintained using release projects, specialized habitat management measures, or predation control (Klaus, 1997; Marshall and Edwards-Jones, 1998; Siano and Klaus, 2013; Storch, 2000). Capercaillie is a red-listed species in Annex I of the EU Birds Directive in most European countries, and it is a specific designated feature of many of the Natura 2000 sites (Storch, 2007a).

One of the remaining strongholds of capercaillie populations in central Europe is the Carpathian Mountains that stretch from the Czech Republic east to Ukraine and extend to southern Romania. The Carpathian Mountains possess one of the largest areas of old-growth and natural forests in Europe with thriving populations of brown bears (*Ursus arctos*), lynx (*Lynx lynx*), grey wolves (*Canis lupus*), european bison (*Bison bonasus*) (Veen et al., 2010), and, historically, a stable and self-sustaining capercaillie population. Historic land uses, such as grazing and selective logging, maintained habitat conditions suitable for capercaillie (Hancock et al., 2011; Klaus et al., 1989). However, management practices have changed in the last few decades, with more large scale clearcuts and associated landscape fragmentation taking place, mainly due to new post-communist forest restitution laws (privatization of forest lands) and increasing accessibility by new forest roads (Knorn et al., 2012a,b).

Habitat loss and fragmentation related to logging activities have been shown to negatively impact the reproductive success of capercaillie in boreal forests (Lakka and Kouki, 2009). Similarly, in western and central Europe, a decline of capercaillie populations also has been linked to habitat loss through fragmentation and logging (Storch, 2007a). In contrast, recent evidence from boreal forests indicates that the capercaillie is relatively tolerant to changes in forest management regimes and populations will persist in the long term, even in landscapes with large-scale clearcutting (Miettinen, 2009; Wegge and Rolstad, 2011). However, capercaillie distribution in boreal forests is continuous and not as fragmented as in other areas of Europe (Storch, 2007a), and boreal forest regeneration patterns and dynamics is different compared to temperate regions of Europe.

Given clear declines of capercaillie associated with intensification of forest management over the last two decades, the main objective of this study was to identify the most important predictors influencing capercaillie male numbers in the leks in the Southern and Eastern Carpathians. We focused on stand and landscape features surrounding lek centres where mating occurs because they are critically important for sustaining local

populations (Miettinen et al., 2005; Picozzi et al., 1992; Saniga, 2003). Specifically, we were interested in how human land use, intensity of forest management, habitat fragmentation, and loss of suitable habitat affect capercaillie abundance at the display grounds. Outcomes from this study highlight threats to capercaillie and identify forest management practices compatible with conservation goals.

2. Methods

2.1. Study area

Across the Southern and Eastern Carpathians within Romania, we sampled forests of 11 separate mountains. The potential size of suitable habitats (mountain forests with elevation >1000 m above sea level) was estimated on 190,113 ha; total area of all studied lek centres (1 km radius around the lek centres) was 6594 ha. The climate of Romania ranges from temperate to continental, and cold winters and high precipitation are typical for mountainous areas. The mean winter temperature is -5.2°C with mean winter precipitation of 355 mm, while mean summer temperature is 13.9°C and summer precipitation of 1095 mm in the study area (Toader and Dumitr, 2005).

2.2. Capercaillie population in the study area

Based on hunting surveys across Romania, the total population of Capercaillie was estimated to be $\sim 10,000$ birds as of 2007 (Storch, 2007b). During our the study period, hunting of capercaillie was legal in Romania; however, since 2012, hunting of capercaillie has been prohibited, although ongoing illegal hunting may still have serious effects on capercaillie populations in some regions. The lek centres studied were located at altitudes ranging from 1320 to 1722 m above sea level. The prevalent vegetation type was Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forest (86%), mixed European larch (*Larix decidua* Mill.)–Norway spruce forest (9.5%), and mixed Norway spruce–Silver fir (*Abies alba* Mill.)–European beech forest (*Fagus sylvatica* L.) (4.5%).

2.3. History of forest management in the study area

The capercaillie habitats in the Carpathians are mostly high elevation natural forests with old-growth characteristics, such as large amounts of dead wood, elevated root plates, and multi-cohort open canopy stands (see the Appendix). Only 9% of the lek centres occurred in areas of naturally regenerated open canopy stands (~ 60 years old) resulting from abandonment of grazing of montane pastures. In the past, all stands were difficult to access and forest management was predominantly selective single-tree or group logging made by the shepherds who used the surrounding mountain pastures during the summer (Huband et al., 2010). Forest management practices changed considerably in the studied area after the collapse of communism in 1989. New forest roads were built into formerly inaccessible areas and large areas of state forest were restituted to prior owners resulting in increased forest harvesting at large spatial scales (Griffiths et al., 2014; Knorn et al., 2012a,b). In addition, some forested areas were officially categorized as pastures, thus enabling owners to make large clearcuts without any control, and illegal logging has occurred during the post-communist era. Extensive clearcutting forestry has also occurred in protected areas, such as national parks. Based on remote sensing data (Landsat imagery; Table 1, Griffiths et al., 2014), in our study plots the mean percentage of clearcuts after 1990s in protected areas is higher (24.6%), compared to unprotected areas (16.4%). Based on the forest ownership

Table 1

Forest extent and losses in each study plot ($N = 21$, plot size = 314 ha) with mean values (italicized) representing subregions of the Southern and Eastern Carpathians in Romania 2009–2011. For every study plot the maximum number of capercaillie males lekking in the display ground (centre of the study plot) and maximum number of females recorded during the spring season are reported. The top portion of the table shows the values in study sites with no protection regulations while the bottom portion shows the protected study sites.

1985–1990		1990–2010		1990–2010	1990–2010	Conservation status	Male numbers	Female numbers
Clearcut (ha)	Forest (ha)	Clearcut (ha)	Forest (ha)	Clearcut (%)	Average forest loss			
0	314.1	12.96	301.14	–4.1	16.40%	No protected	7	5
0	239.85	6.3	234.54	–1.7			4	2
0	240.57	33.21	207.36	–10.6			2	2
3.06	304.65	178.47	129.24	–55.8			2	0
0	135.09	9.27	125.82	–3			3	1
0	283.32	45.81	238.23	–14.4			1	2
1.89	267.93	6.48	263.34	–1.5			3	3
1.26	291.42	108.18	184.5	–34			1	1
4.95	253.62	75.51	183.06	–22.5			1	1
1.24	258.95	52.91	207.47	–16.4				
21.78	165.69	19.62	167.85	0.7	21.14%	Protected	3	1
0	303.03	135.72	167.31	–43.2			4	2
9	237.42	3.6	242.82	1.7			1	1
1.44	281.34	123.57	159.21	–38.9			3	1
0	266.85	225.81	41.85	–71.6			1	1
0	212.22	119.97	92.61	–38.1			1	2
8.19	224.19	77.04	155.34	–21.9			2	1
0	277.65	5.67	272.88	–1.5			2	1
61.47	200.34	3.06	258.75	18.6			2	3
7.02	130.23	51.39	85.86	–14.1			2	1
17.01	297.36	132.48	181.89	–36.8			6	8
1.08	258.03	27.99	231.12	–8.6		9	4	
10.58	237.86	77.16	171.46	–21.14				

data (Abrudan, 2012) in our study plots, 43% were private and 57% owned by state. For the whole of Romania (as of early 2013), over 4.4 million hectares of state, public, and private forest lands were administered by state and experimental forest districts, with a further 1.7 million hectares of forest land administered by private forest districts (Marinchescu et al., 2014). It is evident that changes in ownership have resulted in changes in forest management and structure across multiple scales (Griffiths et al., 2014; Knorn et al., 2012a,b)

2.4. Data sampling

2.4.1. Study design

Clearcutting has been widely documented to lead to local extirpation of capercaillie (Storch, 2007b). Our objective was not to document population declines, but rather to identify forest practices that would permit persistence of capercaillie. Therefore, we sampled forest conditions representing a range of no harvest to partial harvest within the known range of capercaillie. Using capercaillie distribution and density maps provided by the Forest Research and Management Institute of Romania (ICAS), localities with the highest capercaillie densities across 11 mountain ranges were intensively surveyed in a 1 km radius area (314 ha), which was considered to be the average territorial area used by capercaillie males during the lekking period (Storch, 1995). We identified 21 lek centres in Făgăraş ($n = 4$), Rodnei ($n = 4$), Harghita ($n = 3$), Maramureş ($n = 3$), Piatra Craiului ($n = 1$), Bucegi ($n = 1$), Diham ($n = 1$), Prisciu ($n = 1$), Hăşmaş ($n = 1$), Călimani ($n = 1$), and Piatra Mare ($n = 1$) (Fig. 1).

2.4.2. Data collection

Capercaillie males gather in lek centres to display and compete for females; within display grounds, males establish display territories spaced ~50 m apart. Counting of males at lek centres is a widely used technique across many species of grouse to monitor population trends (Miettinen et al., 2005; Picozzi et al., 1992;

Saniga, 2003). During the daytime period, they remain within a radius of approximately 1 km of the lek centre (Storch, 1995). Plot locations, defined by lek centres, were determined by the position of the alpha capercaillie male; GPS coordinates recorded after birds finished displaying during each visit. These lek centres are usually located in the same sites annually and may be used for several decades (Klaus et al., 1989). Lek surveys were conducted from March to May during 2009–2011 with two visits per season; the maximum counts were used in the analyses. Surveys were performed from 03:00 to 09:00, and all observed or heard capercaillie males were recorded. During the day we returned to look for signs and display stances, which helped to clarify the capercaillie male numbers in the leks.

2.4.3. Environmental data and scale consideration

To understand drivers of capercaillie abundance we collected data on three principal types of data: habitat, forest management, and human activity, excluding forest management activities (Table A1). Data were restricted to stand scale and landscape scale; stand scale measurements were defined as an 80 m radius circular plot (2.1 ha), and landscape scale as a 1 km radius area (314 ha) to evaluate broader scales impacts, such as forest management and intensity of tourism. Landscape scale considerations were also defined by distance based variables for habitat or human activity variables (e.g. distance to the closest building, water spring, etc.).

2.4.4. Habitat measurements

Habitat characteristics were measured in the lek centres during the summer months. We used an extensive list of site characteristics to evaluate possible lek centre preferences in the under-researched part of the species distribution in Southern and Eastern Carpathians. The variables recorded included topography, surface type, main canopy characteristics, understorey, ground vegetation, dead wood, soil, habitat use by large herbivores, human land use, type of forest management, and the landscape; for a complete listing, see Table A1.

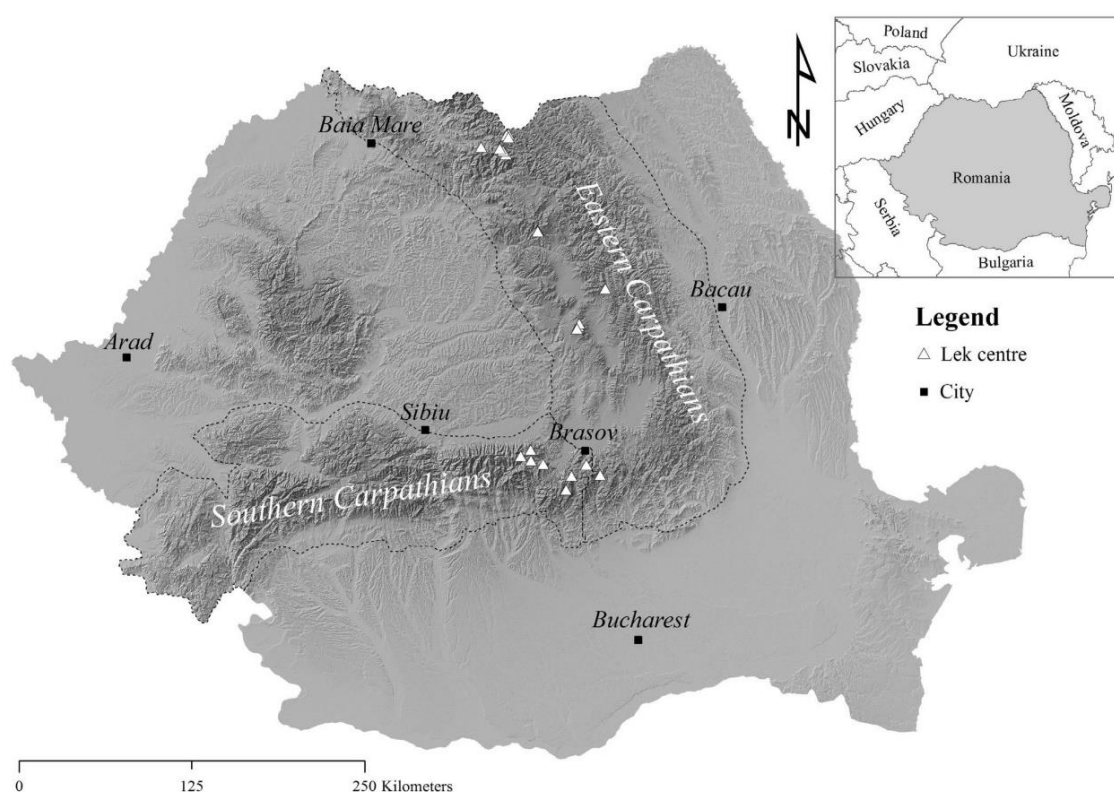


Fig. 1. Locations of the studied lek centres.

2.4.5. Forest management

Forest management activities were evaluated at the stand and landscape levels. At the stand scale, selective logging intensity was measured based on percent canopy removal and presence of forest roads within 80 m plot radius (2.1 ha). At the landscape scale, clearcut estimates were based on the proportion of the 1 km radius (314 ha) plot area that was clearcut within the previous five years (since 2005) and larger than one ha. A detailed list of variables and an explanation of variable scales are provided in Table A1 and Table 2, respectively.

2.4.6. Impact of (non-logging) human activity

To evaluate human land use intensity, activities were defined based on maps and direct enquiries of local and regional experts (administrators of national and natural parks, forestry administrators, and local shepherds), similar to Rösner et al. (2013). Every activity was classified on a scale from 0 to 5 to define intensity, with '0' being the least intensive and '5' being the most intensive (Table 2). The tourist activity was evaluated for the peak tourist period that included weekends during the winter/spring period; it was based on the number of tourists who visited the 314 ha plot.

Table 2
Detailed description of the scales of measured variables.

	0	1	2	3	4	5
Intensity of tourism (314 ha plot)	No tourism	<10 person/day	10–50 people/day	50–100 people/day	100–150 people/day	>150 people/day
Selective logging intensity (2.1 ha plot)	Non-managed forest	Presence of a forest road, no cuttings in the lek centre	Cuttings in the lek centre <1%	Cuttings 1–15%	Cuttings 15–30%	Cuttings >30%
Intensity of grazing (314 ha plot)	No grazing	Grazing of <15 standard livestock units irregularly	Grazing of 15–150 livestock units irregularly	Grazing <15 livestock units regularly	Grazing of 15–150 livestock units regularly	More than 150 livestock units
Intensity of hunting (314 ha plot)	No hunting	Legal hunting of 1 capercaillie per 15 years	Legal hunting of 1 capercaillie per 10 years	Legal hunting of 1 capercaillie per 5 years	Legal hunting of more than 1 capercaillie per 5 years	Illegal hunting
Spatial distribution of vegetation clustering (ID) (2.1 ha plot)	Homogenic matrix	Obscure clusters	Small clear clusters	Large clear clusters	Small orientated clusters	Large orientated clusters

The number of tourists was based on information from administrators of national and natural parks and tourist centre administrators (e.g. ski-lift companies, mountain cottages owners). Distance-based variables, such as distance to the closest buildings, and distance to closest road, were also used to evaluate human activity and presence.

2.5. Statistical analyses

Because a large numbers of explanatory variables were measured for a relatively small sample size ($n = 21$), the number of explanatory variables was reduced prior to analyses to avoid problems with collinearity (Dormann et al., 2013). Principal component analysis (PCA) on correlation matrices of landscape characteristics (12 variables), the cover of individual species in the tree layer (7 variables), the shrub layer (11 variables), and the herb layer (27 variables) was used to reduce the dimensionality. The broken stick model was used to identify the number of non-trivial principal components (Jackson, 1993). This selection process resulted in one principal component (PC) for the landscape characteristics, two PCs for the tree layer, two PCs for the shrub layer, and four PCs for the herb layer (see Table A2).

The relationships between capercaillie numbers and environmental characteristics were analysed using generalized linear models (GLM; McCullagh and Nelder, 1989). In addition to the latent variables described above, the remaining variables (see Tables A1 and A2) were then combined to form a list of candidate predictors. An exhaustive best-subset regression procedure was employed in search of the most parsimonious model (McLeod and Xu, 2009). Poisson distribution and logarithmic link-function were used within GLMs to relate numbers of males in the lek centres with the predictors. The Bayesian information criterion (BIC) was used for model selection. Due to the limiting number of degrees of freedom, only those models with a maximum of 5 explanatory variables were considered in the analyses. Parameters of the final model were tested using likelihood ratio tests (Crawley, 2007), and the model fit was assessed using McFadden's (pseudo) determination coefficient (McFadden, 1973). Standardized regression coefficients were calculated to facilitate direct comparisons across significant predictors, regardless of differences in the scale of the predictors. The relative importance of explanatory variables on capercaillie abundance was assessed by variation partitioning (Borcard et al., 1992). The deviance explained by each variable was expressed as a percentage of the total variation, represented by the deviance of a null model. Partial regression plots and effect plots were constructed to depict partial relationships in the final model (Fox, 2001). Partial regression plots allowed us to visualize the effect of each predictor after adjusting for all the other predictors in the final model. Effect plots display fit for each partial relationship while the other predictors are fixed at mean values. All analyses were performed in R (R Development Core Team 2010) using the *bestglm* (McLeod and Xu, 2011) and *vegan* (Oksanen et al., 2011) packages.

3. Results

Active capercaillie leks were not found within recent clearcuts and they were not detected where clearcutting exceeded 62% of the surrounding landscape (314 ha) (Fig. A1). Almost all lek centres were situated in forests with old-growth characteristics and limited anthropogenic influence (see Table A1). Only two lek centres were situated in younger forests, but these were in fact abandoned pastures and not clearcut areas. The average forest cover in the 314 ha plot was 187 ha (60%), with a range between 79 ha (25%) and 301 ha (96%); the remaining areas were covered by mountain

pastures or clearcuts. The average number of capercaillie males counted in the lek centres was 2.9 (SD = 2.15), and the average number of females was 2 (SD = 1.8) (see Table 1.)

The best model to explain the number of male capercaillie in lek centres contained three variables: the proportion of clearcuts at the landscape scale and intensity of tourism negatively influenced male capercaillie numbers, but selective logging intensity at the stand scale had a positive effect (Table 3). The overall model significantly explained 62.8% of the deviance ($\chi^2_{(3)} = 17.27$, $p < 0.001$), and partial regression plots indicated the model provided a reasonable fit to the data (Fig. 2a–c). Based on standardized regression coefficients, the effect size of landscape scale clearcuts was largest. Variation partitioning indicated that >37% of the deviance in male numbers could be explained by the proportion of clearcuts; holding the effect of other variables constant, clearcuts of 30% reduced male lek counts by more than four times (Fig. 2d). The deviance attributable to tourism and selective logging intensity amounted to 31% and 20%, respectively. Differences between no (0) and intensive (5) tourism and selective logging indicated a 4.4-fold decrease and a 3.7-fold increase in male lek counts, respectively, when other factors were held constant (Fig. 2e–f).

4. Discussion

Of all the studied variables, three anthropogenic factors had the highest influence on capercaillie numbers: the proportion of clearcuts, intensity of tourism, and selective logging. Romania has experienced massive socio-economic and institutional change over the past 25 years (Knorn et al., 2012a,b) that has impacted ownership and human land use, such as forestry and tourism. Negative effects of emerging land use (increased forest exploitation and tourism) were evident, while historic forest practices were positively related to capercaillie numbers. The average capercaillie male numbers per lek were similar to numbers detected in other regions, where long term declining population trends were detected (e.g. Zawadzki and Zawadzka, 2012; Saniga, 2012).

4.1. Capercaillie and forest harvesting

The effects of forest harvesting on capercaillies depend on the intensity and extent of harvesting practices (Klaus, 1991). The selective logging intensity in the lek centres had a positive effect on capercaillie male numbers. In dense managed stands, selective logging reduces canopy cover in a manner similar to small-scale natural disturbance processes, which makes the forest canopy more open and increases structural heterogeneity of the stand (Broome et al., 2014; MacMillan and Marshall, 2004). Multistoried tree layers with gaps and abundant cover of ericaceous understory shrubs may improve summer forage and cover from predators for capercaillies. Although our results did not show a significant relationship between number of capercaillie males and bilberry cover, the capercaillie habitats typically contained extensive patches of bilberry; based on other studies, we do know

Table 3
Parameters of the final GLM model showing relationships between the number of capercaillie males in the lek centres and the proportion of clearcuts, intensity of tourism, and intensity of forest management. Standardized regression coefficients (β), regression coefficients (b), standard errors (se), test statistics (χ) and probabilities (p) are displayed.

Parameter	β	b	Se	χ	p
Intercept		2.036	0.187	44.54	<0.001
Proportion of clearcuts	-0.41	-0.048	0.009	14.32	<0.001
Intensity of tourism	-0.22	-0.296	0.071	9.86	0.002
Selective logging intensity	0.24	0.262	0.083	5.35	0.021

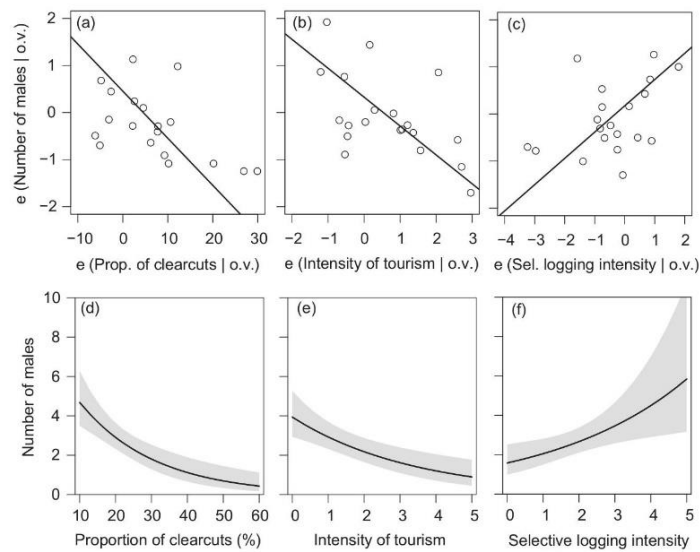


Fig. 2. Partial regression plots (a, b, c) and effect plots (d, e, f) demonstrating the multivariate relationship between number of males in the lek centres and the proportion of clearcuts (a, d), intensity of tourism (b, e) and selective logging intensity (c, f). Lines represent partial regression slopes (a, b, c) and partial fitted relationships holding the other variables (o.v.) constant at their means (d, e, f). Ninety-five percent confidence intervals are shown in grey.

that bilberry is an important habitat component (eg. [Wegge and Rolstad, 2011](#); [Hancock et al., 2011](#); [Storch, 2002, 1993](#)).

At the landscape scale, the proportion of clearcuts surrounding the lek centres had an exponential negative effect on capercaillie numbers ([Fig. 2d](#)), as suitable habitats are lost and fragmented by clearcuts. The relationship between habitat fragmentation and extinction has been demonstrated to be highly non-linear ([Fahrig, 2003](#)), thus, the presence of clearcuts also has broader implications to population and metapopulation dynamics throughout the region.

Our results are in contrast with the findings of studies conducted in the boreal zone ([Miettinen, 2009](#); [Wegge and Rolstad, 2011](#)); they observed that capercaillie were tolerant to clearcutting across the landscape because capercaillie were also able to use open canopy middle-aged plantations (>30 years old) with bilberry ground cover. The findings of these studies cannot necessarily be applied to central Europe or the Southern and Eastern Carpathians, which are all outside the boreal zone. Capercaillie distribution in central Europe is very fragmented compared to the boreal zone; capercaillie persist here in patchy populations embedded in a mountainous landscape ([Storch, 2007a](#)). In fragmented conditions of central Europe it is very difficult to maintain viable capercaillie populations, which require ca. 250 km² and an estimated 470 interacting capercaillie individuals ([Grimm and Storch, 2000](#)). Inter-patch dispersal is very important for the persistence of capercaillie, thus, high habitat connectivity is important for metapopulation dynamics. In the Carpathians, suitable capercaillie habitats are a mere small 'habitat band' of coniferous dominated forest situated between mountaintops and the deciduous forests of lower altitudes. In case of intensive clearcutting, alternative forest nearby which represents suitable capercaillie habitat is thereby naturally limited. When stepping stones are lost and habitat connectivity is disrupted by clearcuts on large spatial scales, as in this study, migration of individuals between populations could be severely limited and population persistence may be threatened because small isolated populations are unlikely to survive ([Segelbacher et al., 2003](#)). These factors have led to extinction debt

in other small and isolated metapopulations ([Pullin, 2002](#)). In addition, the typical management practices in central Europe do not enable creation of open canopy forest structure suitable as capercaillie habitat ([Bollmann et al., 2005](#)). Plantation establishment after clearcutting is mandatory in central Europe; the result is very dense forest canopies with very little ground vegetation, particularly critical bilberry cover (*Vaccinium myrtillus* L.), which provides food for adults, invertebrates for chicks, and hiding and thermal cover ([Hancock et al., 2011](#); [Storch, 1993](#)).

The negative landscape level effect of large clearcuts on capercaillie numbers was significant and outweighed the positive effects of selective logging intensity. These clearcuts cover large areas and might almost completely remove the narrow spruce forest vegetation belt in some areas. Unlike smaller clearcut patch harvesting that creates fine grain forest fragmentation that may be suitable for capercaillie in the boreal forests ([Sirkiä et al., 2011](#)), large clearcuts cause long-term loss of habitat with no alternative options of suitable habitats in the surrounding forests where the birds could migrate. Increased harvesting using clearcuts practices are largely related to restitution laws implemented after the collapse of communism in 1989; forest harvesting increased sharply in two waves around 1995 and 2005 ([Knorn et al., 2012a](#)). Clearcuts recorded in our study (younger than 5 years) in the capercaillie habitats coincide with the second wave of harvesting after 2005. The area of suitable habitats is declining and becoming more fragmented as a result of large-scale clearcuts in the Carpathians, with little differentiation in forest management practices between protected or non protected areas ([Knorn et al., 2012a](#)).

4.2. Capercaillie and tourism

The negative effect of intensive tourism (eg. ski resorts) on capercaillie and other bird populations has been reported in many regions (eg. [Moss et al., 2014](#); [Rösner et al., 2013](#); [Thiel et al., 2011](#)). Human disturbance may influence metapopulation dynamics and contribute to genetic impoverishment in small populations ([Moss et al., 2014](#)). For example, collisions with ski-lift cables may

increase capercaillie mortality. Intensive tourism can negatively influence brood success because it increases levels of the stress hormone corticosterone, which influences reproduction and survival (Thiel et al., 2011). Also, areas frequented by people have increased carrying capacity for a family of avian predators – the *Corvidae*; ravens, crows and jays favour human inhabited areas (Storch and Leidenberger, 2003). Recent increased use of snowmobiles and off-road vehicles concentrated near tourist recreation areas may have the most negative effects, as they may cause serious yearlong disturbances to the capercaillie in many regions. To offset the effects of tourism on capercaillie populations, sufficiently large habitat patches that provide good hiding cover and buffers from touristic areas and roads should be established and maintained (Newsome and Moore, 2012). Increased use of selective harvesting can help to achieve this. Further, by planting dense vegetation bordering frequented tourist paths, the probability of people leaving marked trails and disturbing capercaillies would be reduced (Coppes and Braunisch, 2013).

4.3. Old growth forests as refuge

Old-growth forests are the primary habitats for capercaillies (Klaus et al., 1989) and it was shown already for the Carpathians as the main capercaillie habitat type (Saniga, 2003). The habitat characteristics of most of the studied lek centres were typical of old-growth forests – large amounts of dead wood, elevated root plates, multi-cohort open canopy stands, etc. (Table A1). The structure of these forests is a result of natural disturbance regimes characterized by windthrows and bark beetle outbreaks, which are usually infrequent, moderate- to high-severity disturbances that influence forest structure across all spatial scales – tree, stand, and landscape (Svoboda et al., 2014; Trotsiuk et al., 2014). These disturbances create canopy gaps and forest edges of different sizes (Fraver and White, 2005), which provides suitable habitats for capercaillie. These types of stands are currently just a small fraction of the landscape in central Europe (Wesolowski, 2005), thus, they play a key role for the preservation of capercaillie populations and many other species in the Carpathians. There has been a clear trend in the large-scale destruction of mountain spruce forests, including old-growth and natural forests across the whole Carpathian region over the past few decades (Griffiths et al., 2014; Knorn et al., 2012a,b; Kuemmerle et al., 2009, 2007), and the natural mountain forest community is endangered. The long-term survival of the species is therefore reliant on the viability of core areas to serve as refuges.

5. Conclusions and implications for forest management

Our study indicates that extensive human land use, such as low intensity selection harvesting, can have positive effects on capercaillie, but large-scale clearcutting and intensive tourism can also have very negative effects. Measures to conserve the umbrella species capercaillie will benefit a wide range of other forest species and better preserve a wide range of ecosystem functions and services (Balvanera et al., 2006; Suter et al., 2002). Our results indicate that even protected areas do not ensure the protection of threatened species and their habitats in the Carpathian region (Table 1). This can only be changed if the priority in protected areas is the conservation of biodiversity and prioritization of non-extractive ecosystem services rather than timber production as in typical commercial forests.

Conservation and forest management goals should be based on a multi-scale approach. Commercial forest management in relevant areas should be modified to emulate natural disturbance processes across multiple scales. With single-tree selection, group

selection, conversion of spruce to mixed species, increasing large snag densities, and creating a multi-layered canopy at the stand level, foresters can accelerate the development of suitable natural forest habitats (Franklin et al., 2002). Sufficient areas (cca 250 km²) of quality habitat are necessary foundations for viable capercaillie populations (Grimm and Storch, 2000), thus, management planning for viable populations should be in accordance with broader relationships at the landscape scale to ensure a sufficiently-sized mosaic of suitable habitats and connectivity between habitat patches (Graf et al., 2009; Segelbacher et al., 2003). To ensure the long-term survival of capercaillie populations in the Carpathians, it is necessary to conduct further assessments of the suitability of existing capercaillie habitats (e.g. create a habitat suitability model) and identify the optimal extent of suitable habitat and its connectivity (Braunisch and Suchant, 2008). The habitat suitability model should be adapted regionally, because species – habitat relationships may differ between regions, due to different site conditions, vegetation types, and successional processes (Graf et al., 2005), as exemplified by differences in capercaillie habitat use in Norway and central Europe. Management at the landscape scale should include the protection of old-growth forests, the restriction of fragmentation and large-scale deforestation, to ensure a more ecologically sustainable forestry model in central Europe.

Acknowledgements

This study was supported by Czech Science Foundation Project (GACR 15-14840S) and Czech University of Life Sciences, Prague (CIGA No. 20154316) and also by German Aerospace Centre – Project Management Agency (P. J. L., grant number 50EE0949). We thank Ivana Kalafusová, Ovidiu Ionescu, Tudor Stancioiu, G.E. Predoiu, the administrations of Natural Park Maramureş, National Park Rodnei, National Park Piatra Craiului, National Park Călimani, National Park Bucegi, National Park Hășmaş and Forests of Lunca Bradului for their information and help in collecting data. We thank Ilse Storch and Mario Quevedo for revising an early version of the manuscript.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.07.001>.

References

- Abrudan, I.V., 2012. A decade of non-state administration of forests in Romania: achievements and challenges. *Int. For. Rev.* 14, 275–284.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9, 1146–1156. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>.
- Bollmann, K., Weibel, P., Graf, R.F., 2005. An analysis of central Alpine capercaillie spring habitat at the forest stand scale. *For. Ecol. Manage.* 215, 307–318. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.019>.
- Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P., 1992. Partialling out the spatial components of ecological variation. *Ecology* 73, 1045–1055.
- Braunisch, V., Suchant, R., 2008. Using ecological forest site mapping for long-term habitat suitability assessments in wildlife conservation – demonstrated for capercaillie (*Tetrao urogallus*). *For. Ecol. Manage.* 256, 1209–1221. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.027>.
- Broome, A., Connolly, T., Quine, C.P., 2014. Forest ecology and management an evaluation of thinning to improve habitat for capercaillie (*Tetrao urogallus*). *For. Ecol. Manage.* 314, 94–103. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.038>.
- Coppes, J., Braunisch, V., 2013. Managing visitors in nature areas: where do they leave the trails? a spatial model. *Wildl. Biol.* 19, 1–11. <http://dx.doi.org/10.2981/12-054>.
- Crawley, M.J., 2007. *The R Book*.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne,

- Wallenius, T., Niskanen, L., Virtanen, T., Hottola, J., Brumelis, G., Angervuori, a., Julkunen, J., Pihlström, M., 2010. Loss of habitats, naturalness and species diversity in Eurasian forest landscapes. *Ecol. Indic.* 10, 1093–1101. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.03.006>.
- Wegge, P., Rolstad, J., 2011. Clearcutting forestry and Eurasian boreal forest grouse: long-term monitoring of sympatric capercaillie *Tetrao urogallus* and black grouse *T. tetrix* reveals unexpected effects on their population performances. *For. Ecol. Manage.* 261, 1520–1529. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2011.01.041>.
- Wesolowski, T., 2005. Virtual conservation: how the European Union is turning a blind eye to its vanishing primeval forests. *Conserv. Biol.* 19, 1349–1358. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00265.x>.
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., Losos, E., 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48, 607–615.
- Zawadzki, J., Zawadzka, D., 2012. Population decline of Capercaillies *Tetrao urogallus* in the Augustów Forest (NE Poland). *Acta Ornithol.* 47, 199–204.

4.5. Článek V.

Effects of temporally dependent and independent evaluation on the performance of species distribution models.

Tejkal M., Musil P. & Musilová Z.

Ecological Informatics - recenzní řízení

Effects of temporally dependent and independent evaluation on the performance of species distribution models

Martin Tejkal^{a*}, Petr Musil^b and Zuzana Musilová^b

^a Department of Applied Geoinformatics and Spatial Planning, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences, Kamycka 129, 165 21 Prague 6, Czech Republic

^b Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences, Kamycka 129, 165 21 Prague 6, Czech Republic

*Corresponding author: Martin Tejkal

e-mail: tejkal@fzp.czu.cz

telephone number: +420 774 11 26 26

Abstract

Various evaluation approaches have been used to assess performance of species distribution models. Partitioning the original data of species occurrences *to* develop evaluation datasets is currently the most widespread approach. Unfortunately, such test data is not temporally independent. Some recent studies, however, have claimed that this approach provides overly optimistic model assessments compared to the generally recommended independent evaluation, wherein species occurrence data, for

example, comes from different years or field surveys. To verify these claims, we used presence–absence data for 24 wintering waterbird species which was gathered in the Czech Republic during mid-January as part of the worldwide International Waterbird Census. To ensure the robustness of our analysis, we tested differences between temporally dependent and independent evaluation using six common modelling techniques (two regression-based, three machine-learning, and one consensus) by means of four evaluation metrics (true skill statistic, kappa statistic, overall accuracy, and area under the receiver operating characteristic curve). Surprisingly, we found that performance of these two evaluation approaches varied substantially among all modelling techniques and evaluation metrics used. Our results indicate that overestimation of a model’s performance may be strongly affected by the selected technique and evaluation metric. Therefore, assessment of species distribution models needs to be carefully evaluated using several modelling techniques as well as accuracy metrics and should consider the effect of their selection on model performances. If there are no appropriate temporally independent data, evaluation using unbiased data coming from an adequate and correctly divided original dataset may also be used to create effective model selection tools.

Introduction

Species distribution modelling (SDM) is a tool widely used in studies of ecology, biogeography and conservation biology. It combines species occurrences and environmental data to predict species’ distribution in space and time (Elith and Leathwick 2009). Over the past decade, an increasing number of studies have dealt with certain methodological problems of SDM (e.g. incorporating new statistical techniques, selecting variables, removing spatial autocorrelation), but several important limitations still remain (e.g. Araújo and Guisan 2006, Zimmermann et al. 2010). Authors of SDM studies frequently mention the need to evaluate the accuracy of models using temporally or spatially independent datasets and to understand the differences

between the results thus obtained compared to those from using dependent datasets (Araújo and Guisan 2006, Roberts and Hamann 2012, ESKILDSEN et al. 2013).

Nevertheless, most authors of SDM studies have evaluated their models' performance using dependent datasets (Araújo et al. 2005, Peterson et al. 2011). That is the case mostly because collection of independent data can be time-consuming and costly (Newbold et al. 2010). Evaluation datasets are usually obtained by partitioning the original dataset using, for example, k-fold cross-validation, randomization or bootstrapping (Fielding and Bell 1997). These datasets are not fully independent either temporally or spatially (Peterson et al. 2011), however, and are more suitable for model verification (ability to fit the training data) than for the authors' mostly preferred evaluation (ability to predict events with independent test data; Araújo and Guisan 2006). Furthermore, using different data derived from the same original dataset to calibrate (train) and evaluate (test) SDM models may produce an overly optimistic predictive performance (Araújo et al. 2005, Roberts and Hamann 2012, ESKILDSEN et al. 2013) due to a presence of temporal, spatial, environmental or taxonomical biases in the original dataset as a whole (Newbold 2010). Overfitting occurs when a model fits the training data too closely (in environmental space) and therefore fails to predict independent evaluation data accurately. This may impact substantially on the credibility of such SDM results and their applicability in environmental practice (Araújo and Guisan 2006, Franklin 2010).

Several examples of independent evaluation of species distribution models can be found in recent literature. The independent evaluation datasets were developed from occurrence records collected in the past (Roberts and Haman 2012, Smith et al. 2013) or from the next survey period (Araújo et al. 2005, ESKILDSEN et al. 2013, Ko et al. 2013). Furthermore, such data can come from different regions (Araújo et al. 2005, Segurado et al. 2006), spatial resolutions (Araújo et al. 2005, McPherson et al. 2006), or types of field survey method (Elith et al. 2006, Newbold et al. 2010). To date, only a few studies have investigated how a temporally independent evaluation may influence the assessment of a model's performance or, alternatively, made a comparison of different evaluation approaches. Even these studies deal with the issue only in the context of climate change (Araújo et al. 2005, Crimmins et al. 2013), hindcasting (Roberts and Haman 2012) or presence-only data (Ko et al. 2013). Still lacking are investigations as to

how independence of data influences species' current geographic distribution, modelled using commonly more suitable presence–absence data.

In this study, we took advantage of the great potential offered by presence–absence data from the International Waterbird Census (IWC) for predicting the distribution of 24 bird species in central Europe. The main objectives were to examine if and how the selection of a temporally dependent versus independent evaluation may influence the assessment of a model's performance. To ensure the robustness of our analysis, we explored these questions using six common modelling techniques via four evaluation metrics.

Materials and methods

Species and environmental data

To explore the differences between dependent and independent evaluation datasets, we used waterbird species data collected in the Czech Republic (a central European country) as part of the worldwide IWC. This volunteers-based census is carried out every year in mid-January, which is generally the coldest period of winter and when wintering species congregate conspicuously (Ridgill and Fox 1990, Dalby et al. 2013). IWC is one of the longest running and most extensive harmonized biodiversity monitoring programmes in the world (Gillissen et al. 2002). It also encompasses one of the most comprehensive biological datasets available (Maclean et al. 2008). In this annual survey, volunteers count waterbirds at predetermined dates and sites (in the Czech Republic since 1966).

One of the most important principles in the IWC methodology is standardization, such that the same sites are covered in the same manner each winter, thereby maximizing the validity when comparing counts from site to site and year to year (Gillissen et al. 2002). For the purposes of this study, we selected presence–absence data from two different time periods: 2004–2008 and 2009–2013. To minimize spatial autocorrelation and pseudoreplication, we used a minimum distance of 1 km between count sites. Overall, 24 bird species ecologically dependent upon wetlands (Wetlands

International 2012) were selected. These include grebes, Great Cormorant, herons, Mute Swan, Greylag Goose, ducks, rallids, gulls, White-tailed Eagle, Common Kingfisher, White-throated Dipper and gull species (see, e.g., Musil et al. 2011, Musilová et al. 2014). The three gull species *Larus argentatus*, *L. cachinnans* and *L. michahellis* were termed 'large gulls' due to problems with identification in the field (Rose 1995, Musil et al. 2011). The complete list of those species used can be found in Supplementary material Appendix 1, Table 1.

Our set of predictors included variables of climate, topography and habitat with a grid resolution of 100 x 100 m. Winter climate was represented using climate variables from the WorldClim project database (Hijmans et al. 2005), as commonly used in SDM. These data were rescaled from 30 arc seconds (~1 km²) resolution. To account for topographic conditions in the study area, we used altitude and slope as predictors derived from the NASA Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) and available from USGS Global Data Explorer (<http://gdex.cr.usgs.gov>). Five habitat variables were derived from the national Corine Land Cover database (EEA 2007) as proportions of each land cover type (level 1) within a 5 km radius around each pixel. These predictors included urban areas, agricultural areas, forest and semi-natural areas, wetlands, and surface and running waters. Based on a cross-correlation matrix, we removed highly-correlated variables ($R > 0.6$; Montoya et al. 2009) and retained only those ecologically most relevant for the selected species (Moudrý and Šimová 2013). In the end, we retained just five variables for the study: mean temperature (°C) and precipitation (mm) in June, altitude (metres above sea level), and proportions (%) of artificial surfaces and water bodies in each study area. The data were analysed and prepared in ArcGIS 10.2 (ESRI Inc. USA).

Modelling species distributions

Due to the specificity of data and modelling circumstances, the use of various modelling techniques can produce very different results (Thuiller et al. 2009, Franklin 2010). We therefore selected a representative set of techniques which are widely used in SDM studies and require presence–absence records of species occurrence. We included two regression techniques: the generalized linear model (GLM; McCullagh and Nelder 1989) and the generalized additive model (GAM; Hastie and Tibshirani 1990);

three machine-learning techniques: generalized boosted models (GBM; Friedman 2001), random forest (RF; Breiman 2001), and artificial neural network (ANN; Lek and Guegan 1999); as well as the consensus (sometimes called ensemble) method (CONS; Araújo and New 2007). All techniques were implemented using the BIOMOD2 package (Thuiller et al. 2009) within the R environment (R Development Core Team 2014).

Generalized linear models consist in a flexible and parametric statistical technique that can handle various non-normal error structures, such as binomial presence–absence. As described by numerous studies (Guisan and Zimmermann 2000, Elith et al. 2006), they usually provide good predictive success. The second regression-based technique, GAM (a non-parametric extension of GLM), allows for more complex response shapes to be considered and uses a smoother fit for non-linear functions. GBM (also known as boosted regression trees, BRT), meanwhile, is able to fit complex non-linear relationships using a large number of simple models and combining them into a final model (Elith et al. 2008). This machine-learning technique was ranked best in a large study (Elith et al. 2006) that compared 16 different modelling techniques. Random forests (RF) is a promising technique in SDM (Prasad et al. 2006) which generates hundreds of trees forming a ‘forest’. Each tree is grown by randomly choosing a training dataset and is updated at each available training case (Breiman 2001). ANN, the final machine-learning method used in this study, constitutes an alternative way to generalize linear regression functions (Venables and Ripley 2002). Due to their ability to approximate any smooth function, ANNs are very flexible and widely used in SDM studies (Heikkinen et al. 2006). The sixth chosen technique, CONS, consists in a type of consensus method which decreases the predictive uncertainty of single models by combining their predictions (Araújo et al. 2005). The five previous single models were first created separately for each species and then combined into a consensus model using average probabilities of species occurrence. This modelling approach has been shown to provide significantly better prediction than do the single models or other consensus methods (Marmion et al. 2009, Comte and Grenouillet 2013). More detailed information about these techniques and their application in SDM is described by Franklin (2010).

Model evaluation and comparison

To train models, we randomly selected 75% of the presence–absence data for individual species in 2004–2008. For model testing, we used two different approaches. In the first (temporally dependent), we used the remaining 25% of data from 2004–2008, which approach is frequently used to obtain testing datasets in SDM (Franklin 2010). In the second approach (temporally independent), we tested model performance using data from another time period (2009–2013). These models, including both training and testing, were repeated five times (in the case of independent evaluation using each of five years separately) and their results were averaged.

We assessed the accuracy of these models using four evaluation metrics that investigate different aspects of predictive performance. These include area under the curve (AUC) of the receiver operating characteristic plot, true skill statistic (TSS), kappa statistic (KAPPA), and overall accuracy (ACCURACY). All the metrics except AUC (a threshold-independent metric) require conversion of model predictions into presence–absence maps and are generated from the confusion matrix (Fielding and Bell 1997). For this purpose, we selected a threshold recommended by Liu et al. (2005) at which the sum of sensitivity (ability to predict presences) and specificity (ability to predict absences) is maximized.

AUC measures the ability of the model to distinguish between sites where the species were found (present) versus those where they were not found (absent; Hanley and McNeil 1982). This frequently used metric ranges from 0 to 1, with a score of 1 representing a perfect fit of data and values above 0.5 indicating a better-than-random fit (Elith et al. 2006). TSS is the sum of sensitivity and specificity minus 1 and has a similar range of scores as does the kappa statistic (Allouche et al. 2006). A second threshold-dependent metric, Cohen’s kappa, measures the accuracy of the model by the difference between the observed agreement and chance agreement. This metric ranges from –1 to +1, where a score of 0 or less indicates a performance no better than random and a score closer to +1 signifies excellent agreement. Finally, we calculated accuracy (i.e. overall accuracy) as a single overall performance measure, computed as the proportion of observed presences–absences which are predicted correctly (Liu et al. 2011).

The differences between temporally dependent and independent evaluation were tested for each pair of modelling techniques using Student's paired *t*-test. We then compared the performance of all the techniques according to the four different accuracy metrics using analysis of variance (ANOVA) and multiple comparisons (Tukey's test).

Results

Model accuracy varied substantially among the different evaluation approaches, performance metrics and modelling techniques (Fig. 1).

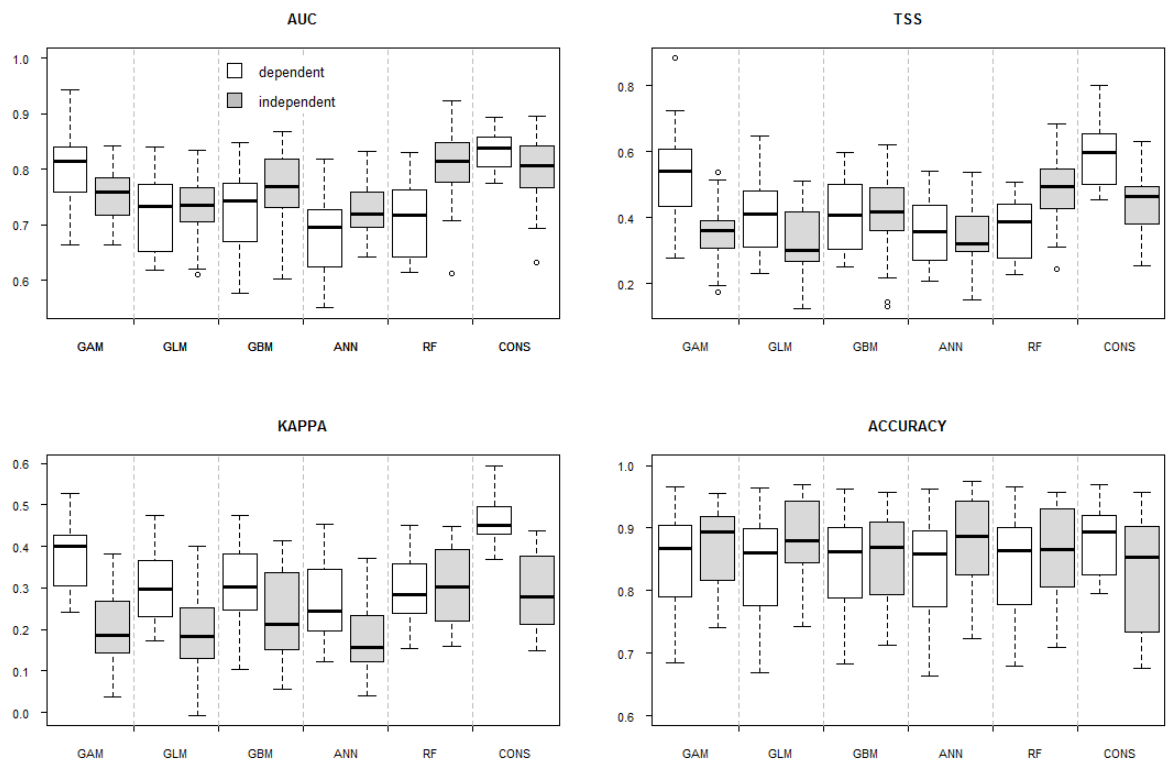


Figure 1. A comparison of the predictive performance of five single models and one consensus method in terms of four evaluation metrics (AUC, TSS, KAPPA and ACCURACY) and two evaluation approaches using temporally dependent (white boxes) and independent (grey boxes) datasets. The boxes represent the median and 1st and 3rd quartile values. Whiskers indicate maximums and minimums. Abbreviations: GLM,

generalized linear model; GAM, generalized additive model; GBM, generalized boosted models; RF, random forest; ANN, artificial neural network and CONS, consensus method.

As shown in Table 1, only KAPPA consistently showed a significantly better performance by models evaluated using the dependent dataset (except for the RF models), which could indicate model overfit. Conversely, the TSS and ACCURACY metrics showed the greatest disparity between the two evaluation approaches across all model techniques. From the perspective of techniques, only GAM and CONS performed significantly better according to all performance metrics for models evaluated using the dependent dataset. RF showed better predictive performance on the independent evaluation dataset, although not significantly so in the cases of the ACCURACY and KAPPA metrics.

	GAM	GLM	GBM	ANN	RF	CONS
AUC	d(***)	n.s. (P=0.382)	i(**)	i(***)	i(***)	d(**)
TSS	d(***)	d(***)	n.s. (P=0.959)	n.s. (P=0.285)	i(***)	d(***)
KAPPA	d(***)	d(***)	d(***)	d(***)	n.s. (P=0.829)	d(***)
ACCURACY	d(*)	i(**)	n.s. (P=0.607)	i(***)	n.s. (P=0.260)	d(***)

Table 1. Comparison of two evaluation approaches using four performance metrics and calculated for six different modelling techniques. In the first approach (d = temporally dependent), we evaluated model performance using 25% of data randomly selected from 2004–2008. In the second approach (i = temporally independent), we evaluated model performance using data from another time period (2009–2013). The difference between these approaches was tested using Student’s paired *t*-test (*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, n.s. = non-significant).

Our results show that the six modelling techniques had different effects (ANOVA, $P < 0.001$) on model performance as measured using TSS, AUC and KAPPA, but this was not significant in the case of the ACCURACY metric ($P > 0.05$). In addition, these results were the same for both evaluation approaches (Table 2).

AUC							TSS						
	GLM	GAM	GBM	RF	ANN	CONS		GLM	GAM	GBM	RF	ANN	CONS
GLM	-	n.s.	n.s.	***	n.s.	**	GLM	-	n.s.	n.s.	***	n.s.	**
GAM	***	-	n.s.	*	n.s.	n.s.	GAM	**	-	n.s.	***	n.s.	*
GBM	n.s.	**	-	n.s.	n.s.	n.s.	GBM	n.s.	**	-	n.s.	n.s.	n.s.
RF	n.s.	***	n.s.	-	***	n.s.	RF	n.s.	***	n.s.	-	***	n.s.
ANN	n.s.	***	n.s.	n.s.	-	**	ANN	n.s.	***	n.s.	n.s.	-	**
CONS	***	n.s.	***	***	***	-	CONS	***	n.s.	***	***	***	-

KAPPA							ACCURACY						
	GLM	GAM	GBM	RF	ANN	CONS		GLM	GAM	GBM	RF	ANN	CONS
GLM	-	n.s.	n.s.	***	n.s.	**	GLM	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
GAM	*	-	n.s.	**	n.s.	**	GAM	n.s.	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
GBM	n.s.	*	-	n.s.	n.s.	n.s.	GBM	n.s.	n.s.	-	n.s.	n.s.	n.s.
RF	n.s.	*	n.s.	-	***	n.s.	RF	n.s.	n.s.	n.s.	-	n.s.	n.s.
ANN	n.s.	***	n.s.	n.s.	-	***	ANN	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-	n.s.
CONS	***	**	***	***	***	-	CONS	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-

Table 2. Multiple comparisons of six different modelling techniques for 24 waterbird species using four accuracy metrics (AUC, TSS, KAPPA and ACCURACY). Differences between model accuracy validated using dependent datasets are presented in the lower left part of each table, whereas models validated using independent datasets are presented in the upper right part of the table (Tukey's test; *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; n.s. = non-significant).

The consensus method (CONS) provided, together with GAM (for dependent datasets) and RF (for independent datasets), significantly better results than did the other techniques (except in the case of the ACCURACY metric). However, the results of

CONS did not differ from those of GAM or RF (except for as measured by KAPPA in the case of dependent evaluation). Evaluated using dependent datasets, the GLM, GBM, RF and ANN models had similar performances and showed no differences amongst them ($P > 0.05$). The remaining techniques used for independent evaluation (GLM, GAM, GBM and ANN) also did not differ. Overall, we found ANN to be the technique performing poorest when using independent evaluation datasets, except for GLM in terms of TSS and surprisingly CONS in terms of ACCURACY. The ACCURACY metric did not show significant differences among the six techniques and evaluation approaches ($P > 0.05$).

Discussion

The main aim of our study was to test whether using temporally independent or dependent evaluation would influence the performance assessment of presence–absence species distribution models. Interestingly, the results of these two evaluation approaches varied widely among the six different modelling techniques and four performance metrics (in most cases significantly so). Therefore, we cannot confirm the concerns of some researchers that using the same presence–absence data for model training as for testing can be presumed to provide an overly optimistic model assessment. Dissimilar findings have been reported by Araújo et al. (2005) and Dobrowski et al. (2011), who examined four techniques using AUC for assessment, and by Eskildsen et al. (2013), who considered two techniques and four different sets of predictors (measured by AUC and TSS). Instead, Roberts and Hamann (2012) found in their comprehensive hindcast study only little evidence of model overfit among their 12 techniques (as measured by AUC, sensitivity and specificity) and concluded that dependent evaluations also constitute a valuable approach. In the case of a presence-only technique (MaxEnt), Ko et al. (2013) found no difference between these evaluation approaches among six evaluation metrics. In our study, only two out of the six modelling techniques (CONS and GAM) showed significantly better results from temporally dependent testing across all four performance metrics and indicated a tendency to provide overly optimistic prediction. The performance of the remaining

four techniques varied substantially, and some of them surprisingly obtained better model fits on the independent dataset (e.g. RF and ANN). We found no performance differences between the two types of evaluation datasets in only 6 out of the 24 possible technique and metrics combinations. This allows for the possibility, therefore, that the model overfit identified in previous studies could have occurred as a consequence of the accuracy metrics used. Moreover, results from using various of these metrics may substantially differ because they focus on different aspects of model performance (Mouton et al. 2010).

Performance assessment using the appropriate statistical criterion is the key step when quantifying the predictive ability of species distribution models (Fielding and Bell 1997). For this purpose, we selected four performance criteria. To provide a more detailed explanation of the divergent performance patterns, we need to examine each of the evaluation metrics separately. Even though we found considerable variations in AUC values between dependent and independent evaluations, these also occurred in the cases of TSS and ACCURACY across the investigated modelling techniques. In comparison with earlier studies, AUC identified significant model overfit in the case of GAM that was similar to that observed by Araújo et al. (2005), Dobrowski et al. (2011) or Eskildsen et al. (2013), but a finding to the contrary occurred in the case of RF (Dobrowski et al. 2011). Some authors, however, have considered this threshold-independent metric to have some major limitations and that its use as a single performance metric may be inadequate (Austin 2007). Allouche et al. (2006) demonstrated the advantage of AUC and TSS consisting in their stability under varying degrees of prevalence. That was confirmed in our study. Prevalence (the proportion of sampled sites where the species is recorded as present) can strongly affect the performance of species distribution models (Marmion et al. 2009, Santika 2011). Only Cohen's kappa (one of the most popular metrics in SDM) revealed a significantly higher predictive performance by the majority of the modelling techniques when tested using the dependent dataset. We nevertheless cannot conclude (in comparing with the results of other metrics) that Cohen's kappa is able to detect an overly optimistic model assessment on a consistent basis. While ACCURACY had the tendency to detect overfit by similar techniques like AUC, it showed the greatest inconsistency in comparison with the other accuracy metrics. Furthermore, our findings (r^2 ranging from 0.62 to 0.81) are

in contradiction to those of Fielding and Bell (1997), who reported that ACCURACY is not dependent on species prevalence. Possible solutions to avoid the negative impacts of prevalence can be the partitioning of the original dataset to balance the best proportion (around 0.5) of presences and absences (Franklin 2010) or data resampling (Liu et al. 2005). Fortunately, the remaining metrics used in our study showed only a marginal effect from prevalence. As we have demonstrated, different accuracy metrics may vary substantially among temporally dependent and independent evaluation and thus it can be misleading to interpret model performance with any single evaluation metric on its own. Moreover, model quality is influenced not only by the particular type of performance criterion but also (among other things) by the modelling algorithm selected.

Another possible explanation for performance variation between evaluation approaches could be that modelling techniques differ in their ability to summarize the relationships between species occurrences and environmental variables (Seguardo and Araújo 2004). Many studies have confirmed this issue by comparing the results of different presence–absence techniques (e.g. Elith et al. 2006, Pearson et al. 2006, Thuiller et al. 2009). For instance, against the remaining techniques, the consensus method and GAM showed on independent evaluations the best model performance as measured by all accuracy metrics (as similarly reported by Crimmins et al. [2013]). Also, Pearce and Ferrier (2000) had found overfitting to be a significant problem when using regression techniques, albeit one that could be reduced by stringent significance tests in stepwise algorithms. CONS together with RF also generally achieved the more accurate projection on independent datasets (except as measured by ACCURACY). This is in agreement with previous findings indicating that using multiple algorithms provided more robust and accurate predictions than did any other single method (Araújo and New 2007, Marmion et al. 2009, Comte and Grenouillet 2013). Similarly, it has been reported that one of the key advantages of RF is its zero tendency to model overfit (Culter et al. 2007). Although Araújo et al. (2005) had found that ANN provided the most accurate independent and/or dependent evaluation compared to GLM or GAM, in our study ANN provided the poorest performance (albeit not always significantly so). Only according to the ACCURACY measure were the performances of all techniques similar, and then even for both evaluation approaches. Overall, in view of

the differences within our results, or in comparison with other presented studies, it is difficult to select an appropriate algorithm, to be able to compare it with others, or even to single out any particular one as generally the best. Instead, it would be more appropriate to assess model accuracy using multiple techniques (Seguardo and Araújo 2004), to simply average them (Grenouillet et al. 2011), or to create a consensus model (Marmion et al. 2009).

Overfitting has been found to be a crucial and longstanding problem in species distribution modelling (Araújo and Guisan 2006, Radosavljevic and Anderson 2014). As our findings indicate, this issue may not be caused only by using a dependent evaluation dataset (as authors usually have stated) but it could be influenced also by technique and the metrics used. It is important to note that model overfit may also be caused by other aspects of modelling, e.g. from sampling bias, from employing many predictor variables, or when modellers allow a high level of model complexity (Anderson and Gonzalez 2011). The effect of sampling bias on model overfitting has been particularly investigated in recent studies, mostly on presence-only data (Boria et al. 2014, Radosavljevic and Anderson 2014). Besides temporal independence, researchers should simultaneously verify whether their original occurrence dataset did not suffer from any spatial, environmental or taxonomical biases.

In this study we demonstrated that the performance of presence–absence models evaluated using temporally dependent and independent datasets differs substantially among various modelling techniques and accuracy metrics. We conclude that using a temporally dependent evaluation dataset will not necessarily provide an overly optimistic model assessment. Thus, temporally dependent evaluation can also be effective in creating model selection tools if temporally independent data is not available. Our results draw attention to the need for comprehensive studies that will investigate evaluation procedures more broadly, and also, in a methodological context, help to improve species distribution models.

Supplementary material Appendix 1

Table 1. List of the 24 waterbird species investigated in this study. Numbers of presence / absence sites (965 in total) between 2004-2008 of individual species are given.

Common name	Scientific name	Present	Absent
Black-headed Gull	<i>Chroicocephalus ridibundus</i>	164	801
Common Coot	<i>Fulica atra</i>	350	615
Common Goldeneye	<i>Bucephala clangula</i>	118	847
Common Gull	<i>Larus canus</i>	68	897
Common Kingfisher	<i>Alcedo atthis</i>	359	606
Common Moorhen	<i>Gallinula chloropus</i>	154	811
Common Pochard	<i>Aythya ferina</i>	121	844
Common Teal	<i>Anas crecca</i>	140	825
Eurasian Wigeon	<i>Anas penelope</i>	99	866
Gadwall	<i>Anas strepera</i>	53	912
Goosander	<i>Mergus merganser</i>	315	650
Gray Heron	<i>Ardea cinerea</i>	701	264
Great Cormorant	<i>Phalacrocorax carbo</i>	473	492
Great Crested Grebe	<i>Podiceps cristatus</i>	58	907
Great Egret	<i>Ardea alba</i>	152	813
Greylag Goose	<i>Anser anser</i>	74	891
large gulls	<i>Larus spp.</i>	122	843
Little Grebe	<i>Tachybaptus ruficollis</i>	287	678
Mallard	<i>Anas platyrhynchos</i>	784	181
Mute Swan	<i>Cygnus color</i>	563	402
Smew	<i>Mergellus albellus</i>	38	927
Tufted Duck	<i>Aythya fuligula</i>	216	749
White-tailed Eagle	<i>Haliaeetus albicilla</i>	115	850
White-throated Dipper	<i>Cinclus cinclus</i>	603	362

Acknowledgements

We are very grateful to all those volunteers who have been involved in the International Waterbird Census in the Czech Republic, as well as to the census coordinators of the IWC (i.e. Bohuslav Urbánek, Vladimír Fiala, Čestmír Folk, Josef Křen, Ivana Kožená, and Jitka Pellantová). Moreover, our thanks must go to the Czech Society for Ornithology for its help in organizing the IWC in the Czech Republic. We are grateful to Steve Ridgill for language improvements. This study was funded by the Czech University of Life Sciences, Prague (Grant No. 20124215).

References

- Allouche, O. *et al.* 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). – *J. Appl. Ecol.* 43: 1223–1232.
- Anderson, R.P. and Gonzalez, I. 2011. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: an implementation with Maxent. – *Ecol. Model.* 222: 2796–2811.
- Araújo, M. B. and Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. – *J. Biogeogr.* 33: 1677–1688.
- Araújo, M. B. and New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. – *Trends Ecol. Evol.* 22: 42–47.
- Araújo, M. B. *et al.* 2005. Validation of species–climate impact models under climate change. – *Glob. Change. Biol.* 11: 1504–1513.
- Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. – *Ecol. Model.* 200: 1–19.
- Boria, R. A. *et al.* 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. – *Ecol. Model.* 275: 73–77.
- Breiman, L. 2001. Random forests. – *J. Mach. Learn. Res.* 45: 5–32.
- Comte, L. and Grenouillet, G. 2013. Species distribution modelling and imperfect detection: comparing occupancy versus consensus methods. – *Divers. Distrib.* 19: 996–1007.
- Crimmins, S. M. *et al.* 2013. Evaluating ensemble forecasts of plant species distributions under climate change. – *Ecol. Model.* 266: 126–130.
- Culter D. R. *et al.* 2007. Random forests for classification in ecology. – *Ecology* 88: 2783–2792.
- Dalby, L. *et al.* 2013. Temperature does not dictate the wintering distributions of European dabbling duck species. – *Ibis* 155: 80–88.

- Dobrowski, S. Z. *et al.* 2011. Modeling plant ranges over 75 years of climate change in California, USA: temporal transferability and species traits. – *Ecol. Monogr.* 81: 241–257.
- Elith, J. and Leathwick, J. R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 40: 677–697.
- Elith, J. *et al.* 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. – *Ecography* 29: 129–151.
- Elith, J. *et al.* 2008. A working guide to boosted regression trees. – *J. Anim. Ecol.* 77: 802–813.
- Eskildsen, A. *et al.* 2013. Testing species distribution models across space and time: high latitude butterflies and recent warming. – *Global. Ecol. Biogeogr.* 22: 1293–1303.
- European Environment Agency 2007. CLC2006 Technical Guidelines. EEA Technical Report No. 17/2007. European Environment Agency.
- Fielding, A. H. and Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. – *Environ. Conserv.* 24: 38–49.
- Franklin, J. 2010. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. – Cambridge Univ.
- Friedman, J. H. 2001. Greedy function approximation: a gradient boosting machine. – *Ann. Stat.* 29: 1189–1232.
- Gilissen, N. *et al.* 2002. Numbers and distribution of wintering waterbirds in the Western Palearctic and Southwest Asia in 1987, 1988 and 1999. Results from the International Waterbird Census. – Wetlands International.
- Grenouillet, G. *et al.* 2011. Ensemble modelling of species distribution: the effects of geographical and environmental ranges. – *Ecography* 34: 9–17.
- Guisan, A. and Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. – *Ecol. Model.* 135: 147–186.
- Hanley, J. A. and McNeil, B. J. 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. – *Radiology* 143: 29–36.

- Hastie, T. and Tibshirani, R. 1990. Generalized additive models. – Chapman and Hall.
- Heikkinen, R. K. *et al.* 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. – *Prog. Phys. Geog.* 30: 751–777.
- Hijmans, R. J. *et al.* 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. – *Int. J. Climatol.* 25: 1965–1978.
- Ko, C. Y. *et al.* 2013. Influences of temporal independence of data on modelling species distributions. – *Basic Appl. Ecol.* 14: 309–319.
- Lek, S. and Guegan, J. 1999. Artificial neural networks as a tool in ecological modelling, an introduction. – *Ecol. Model.* 120: 65–73.
- Liu, C. *et al.* 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. – *Ecography* 28: 385–393.
- Liu, C. *et al.* 2011. Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence–absence data. – *Ecography* 34: 232–243.
- Maclean, I. M. D. *et al.* 2008. Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter. *Glob. Change Biol.* – 14: 2489–2500.
- Marmion, M. *et al.* 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. – *Divers. Distrib.* 15: 59–69.
- McCullagh, P. and Nelder, J.A. 1989. Generalized linear models. – Chapman and Hall.
- McPherson, J. M. *et al.* 2006. Using coarse-grained occurrence data to predict species distributions at finer spatial resolutions—possibilities and limitations. – *Ecol. Model.* 192: 499–522.
- Montoya, D. *et al.* 2009. Do species distribution models explain spatial structure within tree species ranges? – *Global. Ecol. Biogeogr.* 18: 662–673.
- Moudrý, V. and Šímová, P. 2013. Relative importance of climate, topography, and habitats for breeding wetland birds with different latitudinal distributions in the Czech Republic. – *Appl. Geogr.* 44: 165–171.
- Mouton, A. M. *et al.* 2010. Ecological relevance of performance criteria for species distribution models. – *Ecol. Model.* 221: 1995–2002.

- Musil, P. *et al.* 2011. Long-term changes in numbers and distribution of wintering waterbirds in the Czech Republic (1966–2008). – *Bird Study* 58: 450–460.
- Musilová, Z. *et al.* 2014. Numbers of wintering waterbirds in the Czech Republic: long-term and spatial-scale approaches to assess population size. – *Bird Study* 61: 321–331.
- Newbold, T. 2010. Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. – *Prog. Phys. Geog.* 34: 3–22.
- Pearce, J. and Ferrier, S. 2000. An evaluation of alternative algorithms for fitting species distribution models using logistic regression. – *Ecol. Model.* 128: 127–147.
- Pearson, R. G. *et al.* 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. – *J. Biogeogr.* 33: 1704–1711.
- Peterson, A. T. *et al.* 2011. *Ecological niches and geographical distributions.* – Princeton Univ. Press.
- Prasad, A. M. *et al.* 2006. Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. – *Ecosystems* 9: 181–199.
- Radosavljevic, A., and Anderson, R.P. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. – *J. Biogeogr.* 41: 629–643.
- Ridgill, S. C. and Fox, A. D. 1990. *Cold Weather Movements of Waterfowl in Western Europe.* – Slimbridge.
- Roberts, D. R. and Hamann, A. 2012. Method selection for species distribution modelling: are temporally or spatially independent evaluations necessary? – *Ecography* 35: 792–802.
- Rose, P. (ed.) 1995. *Western Palearctic and South-West Asia Waterfowl Census 1994.* – Wetlands International.
- Santika, T. 2011. Assessing the effect of prevalence on the predictive performance of species distribution models using simulated data. – *Global. Ecol. Biogeogr.* 20: 181–192.

- Segurado, P. and Araújo, M. B. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. – *J. Biogeogr.* 31: 1555–1568.
- Segurado, P. *et al.* 2006. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. – *J. Appl. Ecol.* 43: 433–444.
- Smith, A. B. *et al.* 2013. Evaluation of species distribution models by resampling of sites surveyed a century ago by Joseph Grinnell. – *Ecography* 36: 1017–1031.
- Thuiller, W. *et al.* 2009. BIOMOD—a platform for ensemble forecasting of species distributions. – *Ecography* 32: 369–373.
- Venables, W. N. and Ripley, B. D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*, 4th ed. – Springer-Verlag.
- Wetlands International 2012. *Waterbird Population Estimates, summary report, Fifth Edition.* – Wetlands International.
- Zimmermann, N. E. *et al.* 2010. New trends in species distribution modelling. – *Ecography* 33: 985–989.

5. KOMENTÁŘ K VÝSLEDKŮM DISERTAČNÍ PRÁCE

Předkládaná disertační práce si klade za cíl seznámit jejího čtenáře s problematikou modelování druhové distribuce (SDM) a jejími hlavními aspekty. Cílem praktické části je využít potenciál tohoto přístupu k predikci rozšíření vybraných druhů ptáků a současně zkoumat jeho možnosti v jejich praktické ochraně. Právě detailní znalost o geografické distribuci druhů v prostoru je základem pro plánování jejich ochrany, předpovídání jejich ne/výskytu a porozumění ekologickým a evolučním činitelům, které ovlivňují druhovou diverzitu (Franklin 2009, Peterson *et al.* 2011). Vzhledem k neustále se měnícím přírodním podmínkám, určujícím rozšíření druhů na Zemi, si tato problematika zaslouhuje patřičnou pozornost.

Ve své rešeršní části záměrně práce seznamuje čtenáře s problematikou SDM v širších souvislostech, než by bylo vzhledem k jejímu tématickému zaměření zapotřebí. Důvodem je dosud minimálnímu povědomí o této problematice v podmínkách České Republiky a snaha poskytnout pokud možno ucelený pohled na její teoretický základ, včetně pochopení samotného modelovacího procesu. V tomto vycházím ze své zkušenosti, kdy nebylo lehké zorientovat se v nepřehledném množství převážně zahraničních zdrojů a nalézt jednoduchý a zároveň ucelený popis dané problematiky. I přesto je však (vzhledem k teoretické obsáhlosti řešené problematiky) rešeršní část této práce pouze jakýmsi shrnutím, odkazujícím na podrobnější informace ve formě odborných studií.

Přestože jednotlivé odborné studie sledují rozdílné cíle, shodně řeší a diskutují využití potenciálu SDM pro praktickou ochranu ptačích druhů, nicméně obecně využitelného pro většinu živočišných nebo rostlinných druhů. V tomto smyslu byl ve většině studií záměrně vybrán jako modelovaný druh tetřev hlušec (*Tetrao urogallus*). Výskyt tohoto deštníkového druhu („umbrella species“) totiž indikuje výskyt mnoha dalších druhů (často vzácných a ohrožených) či kvalitativní vlastnosti biotopů. To je ostatně i důvod, proč je předmětem ochrany celé řady chráněných území. Určitá robustnost výsledků práce je dána i volbou modelovacích území různých prostorových měřítek či lokalizace (Česká Republika, německá strana Šumavy, Polsko, Ukrajina, Maďarsko, Rumunsko).

Ačkoliv je v příložených studiích využito k dosažení vytyčených výsledků různých metod a postupů, níže uvedený komentář se zaměřuje především na ty, které úzce souvisejí s problematikou modelování druhové distribuce. Komentář samotný navíc nemá ambice duplikovat poznatky (resp. diskusi) jednotlivých studií, ale pouze je tematicky propojit do ucelené studie.

První studie (článek I., kapitola 4.1) se snaží odpovědět na otázku, zda je pro tetřeva na Slovensku ještě místo? Aktuálnost otázky dokazuje fakt, že v současnosti dochází k rapidnímu úbytku vhodného biotopu tohoto deštníkového druhu na Slovensku, nejčastěji vlivem intenzivní asanační těžby lesních porostů (Obr. X), narušených v roce 2004 větrnou smrští. Dílčími cíli této studie bylo: (1) vyhodnotit vliv kalamitních asanačních opatření na kvalitu biotopu a výskyt tetřeva, (2) zjistit potenciální distribuci tohoto druhu na území Nízkých Tater a Velké Fatry (jakožto jediného jádrového území tetřeva na Slovensku, tj. v Západních Karpatech) a (3) ověřit použitelnost metodiky indexu vhodnosti biotopu (HSI) dle Storcha (2002), využitelné pro plánování managementu lesa.

Výsledky naší studie potvrzují nejvyšší hodnoty HSI v pralesních porostech, nižší v hospodářských lesích a nejnižších na území kalamitních ploch. Při podrobnějším rozlišení kalamitních ploch na zpracovanou kalamitu (vytěžené plochy) a suchý les, byly výrazně vyšší hodnoty HSI prokázány právě v suchém lese. Tento výsledek podporuje argument, že i suchý les může skýtat alternativně vhodné prostředí pro tetřeva, namísto jeho kompletní asanace. Pravdivost tohoto argumentu dokazují např. výsledky studií z Bavorského lesa či Šumavy (Teuscher *et al.* 2013; Rösner *et al.* 2014).

Na základě prostorového modelu jsme odhadli potenciální rozlohu vhodného biotopu tetřeva na 180 km² (tj. 16 % lesních porostů) modelovaného území. Vzhledem k minimální požadované rozloze 250 km² (Grimm & Storch 2000), nutné k dlouhodobému zachování jádrové populace tohoto druhu, je rozloha biotopu Slovenské populace nedostatečná. To je způsobeno především současným managementem lesa (intenzivní velkoplošná těžba, výstavba cestní sítě a rekreačních areálů nebo používání pesticidů), díky kterému dochází ke zvyšování fragmentace

současných biotopů tetřeva a tak i ohrožení jeho celoslovenské populace. Oproti dalším předkládaným studiím (článek II. a IV.) bylo v případě této modelováno rozšíření tetřeva v území, vymezeném hranicemi národních parků. Dle Grenouillet *et al.* (2011) by mělo být rozšíření druhu modelováno v pokud možno širším (ideálně celém) areálu jeho rozšíření. Díky tomu jsou v modelu zahrnuty rozmanité podmínky prostředí, souhrnně reprezentující areál modelovaného druhu. Často jsou však hranice modelovaného území uměle vytvořeny (např. dle hranic států či chráněných území), především kvůli nedostupnosti či neúplnosti potřebných vstupních dat v celém areálu rozšíření druhu. Výsledek model tak může poskytovat více zkreslené či omezené informace. V případě této studie byla rozloha modelovacího území omezena pouze pro území Nízkých Tater a Velké Fatry a to právě kvůli nedostupnosti dat o výskytu a charakteristice lesního porostu. Nicméně ve studii IV. byla potenciální distribuce tetřeva modelována v celém areálu jeho Karpatského rozšíření. Výsledek neprostorového modelu GLM potvrdil pozitivní vztah mezi indexem vhodnosti biotopu a výskytem pobytových znaků a ověřil funkčnost Storchovy metodiky jeho výpočtu pro území Slovenska. To je důležité například ve chvíli, kdy nás zajímá distribuce tetřeva na úrovni samotného porostu, která je oproti prostorovému modelu obvykle přesnější a měla by ho ideálně doplňovat.

Vzhledem k současnému stavu zdrojové populace tetřeva na Slovensku je klíčové zamezit další ztrátě rozlohy jejího biotopu, zejména kvůli ještě stále probíhající velkoplošné asanační těžbě, díky které bylo od počátku vytěženo více jak 10 000 ha lesa. Současně je třeba nastolit pro tetřeva tzv. přátelský management (např. Bollmann 2012). V opačném případě lze očekávat další fragmentaci současné metapopulace tetřeva na Slovensku (resp. v Západních Karpatech), která prohloubí genetickou izolaci okrajových populací a při dlouhodobém působení i jejich zánik.

Druhá studie (článek II., kapitola 4.2) tematicky i časově navazuje na poznatky získané z modelování rozšíření tetřeva na území Nízkých Tater a Velké Fatry (článek I.) a využívá výsledku predikčního modelu k analýze míry fragmentace jeho biotopu na Šumavě a Bavorském lese. Podnět ke zpracování této studie pocházel od Správy Národního parku a CHKO Šumava, která byla současně zadavatelem původní odborné

studie, zpracované Českou společností ornitologickou v září roku 2014. Předkládaný článek shrnuje a rozvíjí poznatky původní studie, na jejíž tvorbě se navíc podílel i Luděk Bufka, Jan Hora, Miroslav Šálek a Zdeněk Vermouzek. Výsledky mají sloužit pro rozhodování státních orgánů o usměrňování lidských aktivit v Ptačí oblasti Šumava a pro plánování opatření pro zachování populace tetřeva na stávající úrovni, případně pro zlepšení jejího stavu. Studie řeší tyto dílčí otázky: (1) Které z vybraných podmínek prostředí nejvíce ovlivňují současné rozšíření tetřeva hlušce v této oblasti?, (2) Kde se nachází potenciální jádrová území jeho výskytu?, (3) Jaká je současná fragmentace jádrových území, její příčiny a vliv na rozšíření tetřeva?, (4) Jaká opatření mohou vést k zmírnění dopadů fragmentace a zajištění komplexní ochrany populace tetřeva hlušce.

Potenciální geografická distribuce tetřeva byla nejvíce ovlivněna nadmořskou výškou, průměrnými měsíčními srážkami za rok a typem krajinného pokryvu. Tyto výsledky se shodují s výsledky Teuscherové *et al.* (2011, 2012), která modelovala vhodnost biotopů výhradně na území obou sousedících národních parků. Na rozdíl od Teuscherové, která do modelu zahrнула i některé porostové charakteristiky (jako např. druh a stáří porostu, přítomnost mrtvého dřeva, atd.), byl náš model postaven pouze na obecnějších environmentálních prediktorech. Hlavním důvodem tohoto postupu byla nutnost predikce výskytu tetřeva pokud možno v celém areálu jeho aktuálního rozšíření. Dle výsledků této studie lze nalézt nejvhodnější habitatové podmínky pro tetřeva v centrální (“jádrové”) části Šumavy a několika omezeně propojených lokalitách. Celková rozloha potenciálně vhodného habitatu tetřeva činí 503 km², z nichž 95 km² nepodléhá cílené ochraně. Analýza konektivity dokazuje, že v současnosti je propojení jednotlivých populací tetřeva relativně dobré. To platí zejména ve zmiňované centrální části pohoří, kde se nacházejí nejvhodnější biotopové podmínky v podobě zachovalých přírodě blízkých lesů (Čada & Svoboda 2011, Svoboda *et al.* 2012). Nicméně řada z nich byla podobně jako na Slovensku (studie I.) zasažena v nedávné minulosti větrnými bouřemi. Výsledkem byla vášnivá a dosud neutichající mediální i politická diskuse o formě a způsobu následných ochranných opatření. I přes relativně dobré propojení biotopů panuje oprávněná obava z dalšího zvyšování míry jejich fragmentace a ztráty důležitých nášlapných kamenů propojujících jednotlivé subpopulace. To je způsobeno především nevhodným managementem lesa (těžba dřeva) či výstavbou turistických areálů, sjezdovek a tras (Křenová & Kindlmann 2015). Tyto důvody jsou navíc téměř identické

ve většině postsovětských zemí (více v článku III.). Důležitým výsledkem této studie je potvrzení klíčové role vhodných biotopů vyskytujících se na německé straně (navíc mimo území národních parků) ve funkčním propojení Trojmezenské populace s populací v jádrové části Šumavy. Tato skutečnost podporuje obecně známý fakt, že úspěšné plánování ochrany (nejen) tetřeva je možné pouze na přeshraniční úrovni.

I v tomto případě jde o dosud poslední životaschopnou populaci tohoto druhu (v České Republice), která se pohybuje na kritické hranici její existence. Vzhledem k důležité roli, kterou tento druh plní, je jeho ohrožení fragmentací třeba detailně zkoumat.

V rámci třetí studie (článek III., kapitola 4.3) jsme se primárně zabývali vlivem těžby lesa na fragmentaci biotopu tetřeva v Karpatech. Podobně jako v předchozích studiích, byl jako modelový druh opět vybrán tetřev hlušec, citlivý na změnu fragmentace prostředí. Přestože pohoří Karpat představuje dosud jeden z největších a nejcenějších lesních ekosystémů v Evropě, dochází v něm po pádu komunismu k velkým změnám ve využití krajiny. Ty se nejčastěji projevují ve způsobu lesního hospodaření a dramatickému nárůstu těžby dřeva. Výsledkem těchto změn je nárůst fragmentace lesních ekosystémů za posledních 25 let a s ní zároveň úzce spojený pokles biodiverzity. Díky rozsáhlému terénnímu mapování napříč 29 pohořími, poskytují výsledky naší studie dosud nejpodrobnější informaci o rozšíření tetřeva v celém Karpatském ekoregionu (na rozdíl od studií I. a IV.). Cílem této studie bylo odpovědět na otázky: (1) Které faktory charakterizují biotop tetřeva v Karpatech?, (2) Jaké je prostorové rozmístění vhodných biotopů v rámci Karpat?, (3) Jaký vliv měla těžba lesních porostů od roku 1985 na zastoupení vhodných biotopů a jejich vzájemné propojení?

Výsledky této studie podrobně popisují a diskutují vliv faktorů prostředí na úrovni krajiny na distribuci tetřeva v Karpatech. Přestože se reakce tetřeva na tyto faktory napříč různými regiony příliš neliší (např. Graf *et al.* 2005; Braunisch *et al.* 2010; Bollmann *et al.* 2011), přináší tato studie nové poznatky ohledně jeho reakce na intenzivní/extenzivní využití krajiny. Podobně byly zkoumány preference tohoto druhu na prostorovou strukturu lesa. Zároveň je však třeba zmínit, že podobně jako ve studii II.

a IV. nebyly do modelu zahrnuty proměnné popisující například hustotu zápoje či charakter pozemní vegetace, zásadně ovlivňující rozšíření tetřeva.

Přestože Karpaty dosud skýtají dostatečnou rozlohu vhodných biotopů, míra jejich funkčního propojení (nejen pro tetřeva) se v posledních 25 letech trvale snižuje. Vývoj tohoto fenoménu a jeho vliv na populaci tetřeva v Karpatech byl hlavním cílem předkládané studie. V rámci ní jsme kvantifikovali dopad lesních disturbancí v Karpatech mezi lety 1985 - 2010 na vývoj rozlohy a propojení potenciálně vhodného biotopu tetřeva. K tomuto účelu jsme využili data o zmapování lesních disturbancí, pocházející ze studie Griffithse *et al.* (2014). Přestože přirozené disturbance (např. větrná bouře, kůrovcová kalamita) nepředstavují narozdíl od antropogenních přímé ohrožení tetřeva (studie I.), ve svém důsledku je jimi postižené území pro tetřeva podobně nevhodné. To je způsobeno současnou evropskou legislativou, která ve většině případů nařizuje provést na přirozeně disturbovaných plochách asanační těžbu, v rámci níž jsou postižené porosty vytěženy (Křenová & Kindlmann 2015). Jak naznačují výsledky studie I., takové plochy jsou pak pro tetřeva výrazně nevhodnější, než ponechání zasažených porostů samovolnému vývoji. Z uvedeného je evidentní, že hlavním důvodem ztráty lesních biotopů v Karpatech je především jejich těžba. Ke stejnému závěru ostatně dochází i Kuemmerle *et al.* (2009), Knorn *et al.* (2012) nebo Griffiths *et al.* (2014). Například v Rumunsku se od roku 1985 zmenšila rozloha potenciálně vhodných biotopů o 15 %, v případě Slovenska dokonce o 18 %. V rámci celých Karpat byl pokles rozlohy 15 %. Vyjdeme-li z procentuálního zastoupení vhodných biotopů v rámci celých Karpat, jejich rozloha se za posledních 25 let snížila z 3,2 na 2,6 %. Na základě našich výsledků lze identifikovat tři hlavní, prostorově oddělené, populace tetřeva v Karpatech, které můžeme pro zjednodušení pojmenovat jako „západní“, „východní“ a „jižní“. Největší genetickou izolovanost lze nalézt mezi populací západní a východní, o čemž svědčí i studie Klingy *et al.* (in press). Z jeho studie navíc vyplývá, že přestože se obě populace stále více geneticky odlišují, vzájemný tok genů mezi nimi nebyl dosud přerušen. Pokud se však bude jejich izolovanost i nadále prohlubovat (jako tomu bylo mezi lety 1985-2010) lze očekávat, že to bude mít negativní dopad zejména na populaci v západních Karpatech, která je již v současnosti na hranici dlouhodobého přežití (viz výsledky studie I.). Začátek obdobného trendu lze sledovat i mezi východní a jižní populací tetřeva

v Karpatech, na jejímž pomezí (hranice Ukrajiny a Rumunska) probíhá od roku 2005 intenzivní těžba.

Zvyšování fragmentace potenciálně vhodných biotopů tetřeva od roku 1985 do současnosti potvrzují i výsledky analýzy konektivity. Dle ní se s redukcí rozlohy vhodných biotopů snižuje i význam jednotlivých plošek v rámci jejich celkové mozaiky. Zjednodušeně řečeno, ubývá biotopů s nejlepšími podmínkami pro tetřeva a zvyšuje se rozloha těch, které jsou pro něj alespoň částečně vhodné. Stejných závěrů lze dojít i v případě zvýšení uvažované migrační vzdálenosti tetřeva.

Pokračování v současném trendu těžby lesních porostů povede k další fragmentaci populace tetřeva a zároveň negativně ovlivní i celkovou biodiverzitu Karpat. Zvláště alarmující je skutečnost, že se tento trend vyskytuje i na území chráněných oblastí. V tomto smyslu se ukazuje spojení techniky modelování druhové distribuce s analýzou konektivity jako slibný nástroj k identifikaci tohoto problému na úrovni krajiny.

Ztráta a degradace přírodních biotopů je hlavní důvodem ohrožení či vymření mnoha vzácných druhů. V pořadí čtvrtá studie (článek IV., kapitola 4.4) řeší příčiny a dopad tohoto problému na tetřeva v Rumunsku. Studie svým obsahem tématicky upřesňuje a rozvíjí poznatky získané z první a třetí studie. Jejím cílem tak bylo zjistit, jaké faktory (pusobící na lokální úrovni) nejvíce ovlivňují početnost tetřeva. V tomto smyslu šlo především o zjištění vlivu antropogenních faktorů (např. intenzity turismu a lovu nebo způsob managementu lesa). Vzhledem ke stále přetrvávajícím názorovým rozdílům a výrazné změně ve způsobu lesního hospodaření v postsovětských zemích je toto téma velmi aktuální. Důkazem aktuálnosti tématu je právě probíhající veřejná a politická diskuse v Rumunsku, řešící neúčinnost opatření, které mají zabránit dalšímu nárůstu (mnohdy nelegální) velkoplošné těžby.

Výsledky regresního modelu potvrdily zásadní význam antropogenních faktorů, ve vysvětlení distribuce tetřeva. Konkrétně šlo o poměr lesních holin, intenzitu turismu a selektivní těžbu lesa, které dohromady vysvětlili 63 % variability modelu. Zatímco první dva zmiňované faktory ovlivňovali přítomnost tetřeva negativně, aplikace selektivní těžby měla za následek vyšší početnost jedinců. Je evidentní, že byl vliv negativních

faktorů výrazně zesílen díky socioekonomické a institucionální změně, která v Rumunsku za posledních 25 let proběhla (Knorn *et al.* 2012a). Právě ta měla výrazný vliv na změnu vlastnictví a způsobu lesního hospodaření, podobně jako nárůst turismu.

Žádné z aktivních tokanišť se nenacházelo na území holosečí či jejich majoritním zastoupení v jeho okolí ($r = 1\text{km}$). Záporný vliv holosečí byl ostatně dokázán i ve studii I. Naše výsledky jsou však v rozporu s poznatky Weggeho a Rolstada (2011) z Norska, dle kterých je tetřev tolerantní k velkoplošné těžbě, protože je schopen přežívat v porostech středního věku s podrostem borůvčí. Domníváme se však, že tyto výsledky nelze uplatnit v podmínkách Karpat, ležících mimo boreální zónu. Vzhledem k negativnímu vlivu holosečí (který navíc vysvětlil nejvíce variability modelu), a jeho dlouhodobému narůstání (viz výsledky studie III.), lze s největší pravděpodobností očekávat další zhoršování životních podmínek pro tetřeva v Karpatech. V tomto smyslu jde především o nárůst fragmentace jeho biotopu, zabraňující vzájemné výměně genů napříč subpopulacemi.

Jedno z řešení vedoucích ke zlepšení stávající situace představuje návrat k původnímu (extenzivnímu a pro tetřeva „přátelskému“) způsobu hospodaření v lese. Tím je například obnovení výběrové těžby, která se v Rumunsku v minulosti převážně uplatňovala (Hancock *et al.*, 2011) a která má dle našich výsledků prokazatelně kladný vliv na výskyt tetřeva. Právě tento způsob obhospodařování lesa supluje přirozené lokální disturbance, zvyšující strukturální různorodost porostu (Broome *et al.*, 2014; MacMillan and Marshall, 2004).

Negativní dopad intenzivního turismu na ptačí populace dokazují kromě našich výsledků i výsledky Thiel *et al.* (2011) nebo Rösner *et al.* (2013). Působení tohoto negativního faktoru zvyšuje hladinu stresových hormonů a může se projevat sníženou reprodukční schopností a v konečném důsledku i uhynutím jedince. Častým důvodem je nadměrné vytížení turistických tras a s ním spojené vyrušování tetřeva v době jeho reprodukce. Dalším z důvodů je nadměrný predanční tlak, způsobený zvýšeným výskytem predátorů v blízkosti lidského osídlení (Storch & Leidenberger 2003). Extrémním případem však může být i samotná kolize jedinců s lyžařským vlekem. Tyto a jiné důvody ohrožení tetřeva turismem jsou šířeji popsány ve studii I..

Předkládaná studie uzavírá téma rozšíření tetřeva v podmínkách střední a východní Evropy. Současně je dosud první publikovanou studií, zkoumající toto téma

v Rumunsku, podobně jako ve studii I. navíc ve dvou prostorových měřících. Její výsledky naznačují, že extenzivní využívání krajiny, na rozdíl od intenzivního může mít pozitivní efekt na rozšíření tetřeva a tím i řadu dalších druhů. Studie zároveň poukazuje na negativní vliv velkoplošné těžby lesa a nadměrného turismu na populaci tetřeva v Karpatech.

Poslední studie v pořadí (článek V., kapitola 4.5) řeší jako jediná problematiku modelování druhové distribuce výhradně z metodologického hlediska. Zabývali jsme se v rámci ní vlivem časově ne/závislé validace modelu na jeho predikční schopnost. Pro vysvětlení: ověření modelu pomocí časově závislé sady dat je realizováno rozdělením původní sady (presenčních či presenčně-absenčních) dat a na jedné je model natrénován, na druhé následně ověřen. V případě ověření modelu časově nezávislými daty je model natrénován např. na datech z jednoho či více let a následně ověřen na datech z jiného časového období. Zaměření studie reflektuje dlouhodobou potřebu uživatelů SDM objasnit tento dosud blíže neprozkoumaný, přesto však intenzivně diskutovaný vztah. Přestože většina uživatelů SDM využívá v současnosti k validaci (ověření) jejich modelu časově nebo prostorově závislý vzorek dat, je tento postup dlouhodobě kritizován (např. Araújo *et al.* 2005, Peterson *et al.* 2011). Někteří autoři se totiž domnívají, že použití stejné datové sady k trénování i testování modelu může vést k celkovému nadhodnocení predikční schopnosti modelu a tím i zkreslení výsledku celé analýzy (Newbold 2010; Roberts and Hamann 2012; Eskildsen *et al.* 2013). Do jaké míry je tato obava oprávněná? Respektive, je absence použití časově nezávislého vzorku dat limitujícím faktorem v predikční úspěšnosti modelu? V rámci této studie jsme řešili uvedené otázky s využitím presenčně-absenčních dat, pocházejících z jednotného programu sčítání vodních ptáků (International Waterbird Census; IWC) v rámci ČR.

Výsledky překvapivě ukazují výrazně nekonsistentní úspěšnost predikce napříč oběma způsoby ověření modelu (časově ne/závislý) a současně různými způsoby jejího měření (4 přesnostní metriky). Pouze v případě metriky KAPPA byla přesnost predikce signifikantně vyšší u modelů s nezávislou validační sadou, což pravděpodobně vypovídá o chybném nadhodnocení jejich výsledku. Odlišné výsledky uvádí naopak Araújo *et al.*

(2005) a Dobrowski *et al.* (2011), kteří u všech čtyř použitých modelovacích technik zaznamenali u validace závislým vzorkem vyšší hodnoty AUC. Roberts & Hamann (2012) naopak zaznamenali minimální rozdíly mezi oběma validačními přístupy (při použití 12 různých modelovacích technik) a označili oba způsoby validace za potenciálně vhodné. V případě použití výhradně presenčních dat a metody maximální netropie nebyl rozdíl (a tím i nadhodnocení výkonu modelu) také prokázán (Ko *et al.* 2013). Právě MaxEnt byl použit v předchozích čtyřech našich studiích (z dříve uvedených důvodů), ve kterých byl model vždy ověřen na časově závislém vzorku dat. I v nich jsme byli nuceni kvůli omezené velikosti nálezových dat k tomuto typu validace modelu přistoupit. Z výsledků naší studie je evidentní, že spíše než ne/závislost validační sady je úspěšnost predikce ovlivněna výběrem modelovací techniky nebo přesnostní metriky.

A jaký mohou mít naše poznatky praktický význam v modelování (nejen) ptačích druhů? Poměrně zásadní, jelikož většina SDM studií využívá kvůli nedostatku lepších dat k ověření modelu výhradně časově nezávislá data, která dle našich výsledků nutně nemusí zhoršit jeho kvalitu. Je však třeba mít na mysli, že i taková data mohou obsahovat jiné, prostorové, environmentální či taxonomické chyby. V tomto smyslu jde např. o historické záznamy výskytu pocházející z muzejních sbírek či data sbíraná původně k jinému účelu (Newbold 2010). Právě tyto chyby pak mohou ovlivnit kvalitu modelu výrazně více, než časová zaujatost vstupních dat (Roberts & Hamann 2012). Nicméně v případě validace modelu pomocí časově závislých dat je třeba dbát na adekvátní rozdělení původní sady dat na trénovací a testovací množinu, například pomocí některé z metod popsaných v kapitole 3.4. V ideálním případě je pak třeba zajistit, aby se každý záznam účastnil jak trénování modelu, tak jeho ověření (podobně jako ve studii II. a III.).

Věřím, že předkládané studie vhodně demonstrovají rozličné způsoby využití problematiky modelování druhové distribuce v praktické ochraně ptačích druhů. V tomto směru se SDM ukazuje jako slibný nástroj pro zkoumání vztahu mezi druhem a jeho prostředím, s velkým potenciálem v ochranné praxi. Současně je však třeba poznamenat, že v žádném případě nejde o jediný (natož zcela objektivní) způsob, jak

např. vymezit rozšíření vybraného druhů. Z principu věci totiž ani sebelepší model nedokáže popsat složité komplexní vztahy mezi druhem a jeho prostředím a vždy bude lepším či horším zobecněním skutečné reality. Ve snaze přiblížit model co nejvíce realitě je třeba dbát na získání dobrého teoretického základu problematiky.

6. ZÁVĚR

Detailní znalost o geografickém rozšíření druhu v prostoru je nezbytná k porozumění ekologickým a evolučním činitelům, které ho ovlivňují a je cenným podkladem pro jejich praktickou ochranu. Modelování druhové distribuce (SDM) je v současnosti jedním ze slibně se vyvíjejících přístupů, jak rozšíření druhů v prostoru předpovídat. Tento přístup umožňuje modelovat potenciální niku druhu z relativně omezeného množství nálezových a environmentálních dat a byl dosud úspěšně využit při řešení celé řady ekologických a biogeografických otázek, reflektující v řadě případů naléhavý ochranný problém. Předkládaná disertační práce si kladla za cíl seznámit jejího čtenáře s problematikou modelování druhové distribuce a jejími hlavními aspekty. Cílem praktické části práce bylo využít potenciál tohoto přístupu k predikci rozšíření vybraných druhů ptáků a současně zkoumat možnosti jeho využití v praktické ochraně.

Předkládané studie dávají na příkladu vybraných ptačích druhů odpověď například na to, které faktory ovlivňují jejich rozšíření a jak na ně druhy reagují. V tomto smyslu se studie zabývají především vlivem negativních faktorů (jako např. managementu lesa nebo fragmentace krajiny) na populaci tetřeva hlušce. Je evidentní, že dlouhodobé působení těchto faktorů vede v zemích střední a především východní Evropy ke shoršení jeho životních podmínek. Ve snaze zabránit tomuto vývoji je žádoucí nastolit tzv. pro tetřeva přátelský managementu lesa, mající současně pozitivní vliv i na řadu dalších druhů. Poslední z celkem pěti studií řeší výhradně metodologické téma a její poznatky lze využít při ověřování výsledků distribučních modelů.

Disertační práce se skládá z celkem pěti studií, přičemž tři z nich jsou v současnosti publikovány či přijaty k publikování. Výsledky dalších dvou studií jsou momentálně podrobeny recenzním řízení.

7. LITERATURA

- Ackerly, D. D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 165–184.
- Ahlqvist, O. (2005). Using uncertain conceptual spaces to translate between land cover categories. *International Journal of Geographical Information Science*, 19, 831–857.
- Albert, C. H., Yoccoz, N. G., Edwards, T. C. J., Graham, C. H., Zimmermann, N. E., & Thuiller, W. (2010). Sampling in ecology and evolution—bridging the gap between theory and practice. *Ecography*, 33, 1028–1037.
- Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecology*, 43: 1223–1232.
- Araújo, M. B. & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modeling. *Journal of Biogeography*, 33, 1677–1688.
- Araújo, M. B., & Luoto, M. (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 743–753.
- Araújo, M. B., Pearson, R. G., Thuiller, W., & Erhard, M. (2005). Validation of species–climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, 11, 1504–1513.
- Araújo, M. B., & Peterson, A. T. (2012). Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93, 1527–1539.
- 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. (2007). Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200, 1–19.

- Austin, M. P., & Smith, T. M. (1989). A new model for the continuum concept. *Vegetatio*, 83, 35–47.
- Barry, S., & Elith, J. (2006). Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, 43, 413–423.
- Beale, C. M., & Lennon, J. J. (2012). Incorporating uncertainty in predictive species distribution modelling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1586), 247–258.
- Bean, W. T., Stafford, R., & Brashares, J. S. (2012). The effects of small sample size and sample bias on threshold selection and accuracy assessment of species distribution models. *Ecography*, 35(3), 250–258.
- Beaumont, L. J., Hughes, L., & Poulsen, M. (2005). Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, 186, 250–69.
- Bibby, C.J., Burgess, N.D., & Hill, D.A. (1992). *Bird Census Techniques*. London: Academic Press.
- Breiman, L. (1996). Bagging predictors. *Machine Learning*, 26, 123–140.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine Learning*, 45, 15–32.
- Breiman, L., Friedman, J., Olshen, R., & Stone, C. (1984). *Classification and Regression Trees*. Belmont, CA: Wadsworth.
- Busby, J. R. (1991). BIOCLIM – a bioclimatic analysis and prediction system. In Margules, C. R. & Austin, M. P. (Eds.) *Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis*. East Melbourne, Australia: CSIRO, 64–68.
- Booth, T. H., Nix, H. A., Busby, J. R., & Hutchinson, M. F. (2014). BIOCLIM: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MAXENT studies. *Diversity and Distributions*, 20(1), 1–9.

- Carpenter, G., Gillison, A. N., & Winter, J. (1993). DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodivers. Conservation*, 2, 667–680.
- Cayuela, L., Golicher, D., Newton, A., Kolb, H., de Albuquerque, F. S., Arets, E. J. M., & Pérez, A. M. (2009). Species distribution modeling in the tropics: problems, potentialities, and the role of biological data for effective species conservation. *Tropical Conservation Science*, 2, 319–352.
- Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement of nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20, 37–46.
- Costa, G. C., Nogueira, C., Machado, R. B., & Colli, G. R. (2010). Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: A field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, 19, 883–899.
- Couto, P. (2003). Assessing the accuracy of spatial simulation models. *Ecological Modelling*, 67, 181–198.
- Cumming, G. S. (2000). Using habitat models to map diversity: pan-African species richness of ticks (Acari: Ixodida). *Journal of Biogeography*, 27, 425–440.
- Dormann, C. F., Schweiger, O., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Bailey, D., Baudry, J., Billeter, R., Bugter, R., Bukáček, R., Burel, F., Cerny, M., De Cock, R., De Blust, G., DeFilippi, R., Diekötter, T., Dirksen, J., Durka, W., Edwards, P. J., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Liira, J., Maelfait, J. P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann–Legionnet, A., Schermann, N., Schmidt, T., Smulders, M. J. M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., Van Wingerden, W., & Zobe, I. M. (2008). Prediction uncertainty of environmental change effects on temperate European biodiversity. *Ecology Letters*, 11, 235–244.
- Dormann, C. F., McPherson, J. M., Araújo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R. G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W. D., Kuhn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P. R., Reineking, B., Schroder, B., Schurr, F. M., & Wilson, R. (2007). Methods to account

- for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30, 609–628.
- Drake, J. M., Randin, C., & Guisan, A. (2006). Modelling ecological niches with support vector machines. *Journal of Applied Ecology*, 43, 424–432.
- Duputié, A., Zimmermann, N. E., & Chuine, I. (2014). Where are the wild things? Why we need better data on species distribution. *Global ecology and biogeography*, 23(4), 457–467.
- Edwards, T. C., Jr., Cutler, D. R., Zimmermann, N. E., Geiser, L., & Moisen, G. G. (2006). Effects of sample survey design on the accuracy of classification tree models in species distribution models. *Ecological Modelling*, 199, 132–141.
- Elith, J., & Graham, C. (2009). Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 32, 1–12.
- Elith, J., & Leathwick, J. (2009). Conservation prioritisation using species distribution modelling. In Moilanen, A., Wilson, K. A., & Possingham, H. (Eds.) *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford, UK: Oxford University Press, pp. 70–93.
- 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. McC., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., 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, 129–151.
- 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 Distribution*. 17: 43–57.
- Eskildsen, A., Roux, P. C., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Kissling, W. D., Pöyry, J., Wisz, M. S. & Luoto, M. (2013). Testing species distribution models across space and time:

- high latitude butterflies and recent warming. *Global Ecology and Biogeography*, 22(12), 1293–1303.
- Ferrier, S., Watson, G., Pearce, J., & Drielsma, M. (2002). Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species–level modelling. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2275–2307.
- Fielding, A. H., & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38–49.
- Fleishman, E., Murphy, D. D., & Sjögren–Gulve, P. (2002). Modeling species richness and habitat suitability for taxa of conservation interest. In Scott, J. M., Heglund, P. J., Morrison, M. L. et al. (Eds.) *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Covelo, CA: Island Press, pp. 507–517.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P. et al. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309, 570–574.
- Franklin, J. (1995). Predictive vegetation mapping: geographic modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography*, 19, 474–499.
- Franklin, J. (2009). *Mapping species distribution*, Cambridge University Press, 2010 – 320 pages.
- Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges. *Diversity and Distributions*, 19(10), 1217–1223.
- Freund, Y., & Schapire, R. (1996). Experiments with a new boosting algorithm, *Machine Learning: Proceedings of the Thirteenth International Conference*, 148 –156.
- Friedman, J. H., & Roosen, C. B. (1995). An introduction to multivariate adaptive regression splines. *Statistical Methods in Medical Research*, 4, 197–21.
- Funk, V., & Richardson, K. (2002). Systematic data in biodiversity studies: use it or lose it. *Syst. Biol.*, 51: 303–31.

- Gastón A., & García-Viñas, J. I. (2011). Modelling species distributions with penalised logistic regressions: A comparison with maximum entropy models. *Ecol. Modelling*, 222, 2037–2041.
- Gibson, L., Barrett, B., & Burbidge, A. (2007). Dealing with uncertain absences in habitat modelling: a case study of a rare ground-dwelling parrot. *Diversity and Distributions*, 13(6), 704–713.
- Godsoe, W. (2012). Are comparisons of species distribution models biased? Are they biologically meaningful?. *Ecography*, 35, 769–779.
- Graham, C. H., Moritz, C. & Williams, S. E. (2006). Habitat history improves prediction of biodiversity in a rainforest fauna. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103: 632–636.
- Graham, C. H., Elith, J., Hijmans, R. J., Guisan, A., Peterson, A. T., & Loiselle, B. A. (2008). The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 45, 239–247.
- Graham, C. H., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C., & Peterson, A. T. (2004). New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 497–503.
- Graham, C. H., VanDerWal, J., Phillips, S. J., Moritz, C., & Williams, E. S. (2010). Dynamic refugia and species persistence: tracking spatial shifts in habitat through time. *Ecography*, 33, 1062–106.
- Guillera-Arroita, 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., Edwards Jr, T. C., & Hastie, T. (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling*, 157, 89–100.

- Guisan, A., Lehmann, A., Ferrier, S., Austin, M., OVERTON, J., Aspinall, R., & Hastie, T. (2006). Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, 43, 386–392.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J.B., Naujokaitis–Lewis, I., Sutcliffe, P.R., Tulloch, A.L.T., Regan, T.J., Brotons, L., McDonald–Madden, E., Mantyka–Pringle, C., Martin, T.G., Rhodes, J.R., Maggini, R., Setterfield, S.A. Elith, J., Schwartz, M.W., Wintle, B.A., Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M.P., Possingham, H.P., Buckley, Y.M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16:1424–1435
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distributions: 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, 147–186.
- Guisan, A., Zimmermann, N. E., Elith, J., Graham, C. H., Phillips, S., & Peterson, A. T. (2007). What matters for predicting the occurrences of trees: Techniques, data, or species characteristics? *Ecological Monographs*, 77, 615–630.
- Guo, Q. H., Kelly, M., & Graham, C. H. (2005). Support vector machines for predicting distribution of sudden oak death in California. *Ecological Modelling*, 182, 75–90.
- Guo, J. Y., Zeng, E. Y., Wu, F. C., Meng, X. Z., Mai, B. X., & Luo, X. J. (2007). Organochlorine pesticides in seafood products from southern China and health risk assessment. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 26(6), 1109–1115.
- Hanley, J. A., & McNeil, B. J. (1982). The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, 143, 29–36.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Hastie T., Tibshirani R., & Friedman, J. H. (2009). *The elements of statistical learning : data mining, inference, and prediction*. 2nd ed. Springer, New York.

- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Araújo, M. B., Virkkala, R., Thuiller, W., & Sykes, M. T. (2006). Methods and uncertainties in bioclimatic modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, 30, 751–777.
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R. G., & Körber, J. H. (2007). Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 754–763.
- Hernandez, P. A., 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, 773–785.
- Hirzel, A., & Guisan, A. (2002). Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling? *Ecological Modelling*, 157, 331–341.
- Hirzel, A. H., & Le Lay, G. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1372–1381.
- 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, 142–152.
- Huntley, B., Bartlein, P. J., & Prentice, I. C. (1989). Climate control of the distribution and abundance of beech (*Fagus L.*) in Europe and North America. *Journal of Biogeography*, 16, 551–560.
- Hutchinson, G. E. (1978). *An introduction to population ecology*. Yale Univ. Press.
- Jiménez-Valverde, A. (2012). Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 498–507.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M., & Hortal, J. (2008). Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modeling. *Diversity and Distributions*, 14, 885–890.

- Johnson, C. J., & Gillingham, M. P. (2008). Sensitivity of species–distribution models to error, bias, and model design: An application to resource selection functions for woodland caribou. *Ecological Modelling*, 213, 143–155.
- Kaliontzopoulou, A., Brito, J. C., Carretero, M. A., Larbes, S., & Harris, D. J. (2008). Modelling the partially unknown distribution of wall lizards (*Podarcis*) in North Africa: ecological affinities, potential areas of occurrence, and methodological constraints. *Canadian Journal of Zoology*, 86, 992–1001.
- Kearney, M. (2006). Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, 115, 186–191.
- Kozak, K. H., & Wiens, J. J. (2006). Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution*, 60(12), 2604–2621.
- Krebs, C. J. (1994). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. New York: Harper Collins College Publication.
- Kremen, C., Cameron, A., Moilanen, A., Phillips, S. J., Thomas, C. D., Beentje, H., & Zjhra, M. L. (2008). Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high–resolution planning tools. *Science*, 320, 222–226.
- Le Lay, G., Engler, R., Franc, E., & Guisan, A. (2010). Prospective sampling based on model ensembles improves the detection of rare species. *Ecography*, 33, 1015–1027.
- Leathwick, J. R., Elith J., & Hastie T. (2006). Comparative performance of generalized additive models and multivariate adaptive regression splines for statistical modelling of species distribution. *Ecological Modelling*, 199, 188–196.
- Levins, R. (1966). The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, 54, 421–431.
- Leyequien, E., Verrelst, J., Slot, M., Schaepman–Strub, G., Heitkonig, I. M. A., & Skidmore, A. (2007). Capturing the fugitive: applying remote sensing to terrestrial animal distribution and diversity. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 9, 224–224.

- Li, J., & Hilbert, D. (2008). A new predictive model, LIVES, for the potential distributions and habitats of species using presence-only data. *Biodiversity & Conservation*, 17, 3079–3095.
- Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P., & Pearson, R. G. (2005). Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28, 385–393.
- Liu, C., White, M., & Newell, G., (2009). Measuring the Accuracy of Species Distribution Models: a Review. *Proceedings 18th World IMACs/MODSIM Congress*. Cairns, Australia, 4241–4247.
- Liu C., White M., & Newell G., (2011). Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence-absence data. *Ecography*, 34, 232–243.
- Lobo, J. M. (2008). More complex distribution models or more representative data? *Biodiversity Informatics*, 5, 14–19.
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., & Real, R. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 145–151.
- Lobo, J. M., Baselga, A., Hortal, J., Jiménez-Valverde, A., & Gómez, J. F. (2007). How does the knowledge about the spatial distribution of Iberian dung beetle species accumulate over time? *Diversity & Distributions*, 13, 772–780.
- Lobo, J. M., Jimenez-Valverde, A., & Hortal, J. (2010). The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, 33, 103–114.
- Loiselle, B. A., Jørgensen, P. M., Consiglio, T., Jiménez, I., Blake, J. G., Lohmann, L. G., & Montiel, O. M. (2008). Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes?. *Journal of Biogeography*, 35, 105–116.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.

- Manel, S., Williams, H. C., & Ormerod, S. J. (2001). Evaluating presence–absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38, 921–931.
- 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.
- McAlpine, C. A., Rhodes, J. R., Bowen, M. E., Lunney, D., Callaghan, J. G., Mitchell, D. L., & Possingham, H. P. (2008). Can multiscale models of species' distribution be generalized from region to region? A case study of the koala. *Journal of Applied Ecology*, 45(2), 558–567.
- McPherson, J. M., Jetz, W., & Rogers, D. J. (2004). The effects of species range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact? *Journal of Applied Ecology*, 41, 811–823.
- Meier, E. S., Kienast, F., Pearman, P. B., Svenning, J.–C., Thuiller, W., Araújo, M. B., Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2010). Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography*, 33, 1038–1048.
- Meynard, C. N. & Quinn, J. F. (2007). Predicting species distributions: a critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of Biogeography*, 34, 1455–1469.
- Moore, I. D., Grayson, R., & Ladson, A. (1991). Digital terrain modelling: a review of hydrological, geomorphological, and biological applications. *Hydrological Processes*, 5, 3–30.
- Moudrý, V., & Šímová, P. (2012). Influence of positional accuracy, sample size and scale on modelling species distributions: a review. *International Journal of Geographical Information Science*, 26, 2083–2095.
- Naimi, B., Skidmore, A. K., Groen, T. A., & Hamm, N. (2011). Spatial autocorrelation in predictors reduces the impact of positional uncertainty in occurrence data on species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 38, 1497–1509.

- 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, 3–22.
- Oliver, T. H., Gillings, S., Girardello, M., Rapacciuolo, G., Brereton, T. M., Siriwardena, G. M., & Fuller, R. J. (2012). Population density but not stability can be predicted from species distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 49, 581–590.
- Olivier, F., & Wotherspoon, S. J. (2006). Modelling habitat selection using presence-only data: Case study of a colonial hollow nesting bird, the snow petrel. *Ecological Modelling*, 195, 187–204.
- Osborne P. E., & Leitão P. J. (2009). Effects of species and habitat positional errors on the performance and interpretation of species distribution models. *Diversity & Distributions*, 15, 671–681.
- Pearce, J., & Ferrier, S. (2000). An evaluation of alternative algorithms for fitting species distribution models using logistic regression. *Ecological Modelling*, 128, 127–147.
- Pearman, P. B., D’Amen, M., Graham, C. H., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2010). Within-taxon niche structure: niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. *Ecography*, 33, 990–1003.
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimatic envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, 12, 361–371.
- Pearson, R. G., Dawson, T. P., Berry, P. M., & Harrison, P. A. (2002). Species: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling*, 154, 289–300.
- Pearson, R. G., Thuiller, W., Araújo, M. B., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., & Lees, D. C. (2006). Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33, 1704–1711.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., & Townsend Peterson, A. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test

- case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34(1), 102–117.
- Pellissier, L., Bråthen, K. A., Pottier, J., Randin, C. H. F., Vittoz, P., Dubuis, A., Yoccoz, N. G., Alm, T., Zimmermann, N. E., & Guisan, A. (2010). Species distribution models reveal apparent competitive and facilitative effects of a dominant species on the distribution of tundra plants. *Ecography*, 33, 1004–1014.
- Peterson, A. T. (2003). Predicting the geography of species invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*, 78, 419–433.
- Peterson, A. T., & Shaw, J. (2003). *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. *International journal for parasitology*, 33, 919–931.
- Peterson, A. T., & Soberón, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação*, 10(2), 102–107.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Nakamura, M., Martinez-Meyer, E., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological Niches and Geographical Distributions*. Princeton University Press. New Jersey.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecology Modelling*, 190, 231–259.
- Phillips, S. J., & Dudik, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175.
- Phillips, S. J., Elith, J., Dudik, M., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., & Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudoabsence data. *Ecol. Appl.*, 19, 181–197.
- Prasad, A. M., Iversen, L. R., & Liaw, A. (2006). Newer classification and regression techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems*, 9, 181–199.

- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132, 652–661.
- Ray, N., & Burgman, M. A. (2006). Subjective uncertainties in habitat suitability maps. *Ecological Modelling*, 195, 172–186.
- Renner, I. W. & Warton, D. I. (2013). Equivalence of MAXENT and Poisson Point Process Models for Species Distribution Modeling in Ecology. *Biometrics*, 69, 274–281.
- Ricklefs, R. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.*, 7, 1–15.
- Richardson, D. M., Iponga, D. M., Roura-Pascual, N., Krug, R. M., Milton, S. J., Hughes, G. O., & Thuiller, W. (2010). Accommodating scenarios of climate change and management in modelling the distribution of the invasive tree *Schinus molle* in South Africa. *Ecography*, 33, 1049–1061.
- Roberts, D. R. & Hamann, A. (2012). Method selection for species distribution modelling: are temporally or spatially independent evaluations necessary? – *Ecography* 35: 792–802.
- Robertson, M. P., Peter, C. I., Villet, M. H., & Ripley, B. S. (2003). Comparing models for predicting species' potential distributions: a case study using correlative and mechanistic predictive modelling techniques. *Ecological Modelling*, 164, 153–167.
- Rocchini, D., Hortal, J., Lengyel, S., Lobo, J. M., Jimenez-Valverde, A., Ricotta, C., & Chiarucci, A. (2011). Accounting for uncertainty when mapping species distributions: the need for maps of ignorance. *Progress in Physical Geography*, 35, 211–226.
- Rotenberry, J. T., Preston, K. L., & Knick, S. T. (2006). GIS-based niche modeling for mapping species habitat. *Ecology*, 87, 1458–1464.
- Royle, J. A., Chandler, R. B., Yackulic, C. and Nichols, J. D. (2012). Likelihood analysis of species occurrence probability from presence-only data for modelling species distributions. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 545–554.

- Rushton, S. P., Ormerod, S. J., & Kerby, G. (2004). New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology*, 41, 193–200.
- Rykiel, E. J. (1996). Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological Modelling*, 90, 229–244.
- Ahmed, S. E., McInerney, G., O'Hara, K., Harper, R., Salido, L., Emmott, S., & Joppa, L. N. (2015). Scientists and software—surveying the species distribution modelling community. *Diversity and Distributions*, 21(3), 258–267.
- Sánchez–Flores, E., (2007). GARP modeling of natural and human factors affecting the potential distribution of the invasives *Shismus arabicus* and *Brassica tournefortii* in 'El Pinacatey Gran Desierto de Altar' Biosphere Reserve. *Ecological modelling*, 204, 457–474.
- Segurado, P., & Araújo, M. B. (2004). An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, 31, 1555–1568.
- Skidmore, A. K., Gauld, A., & Walker, P. (1996). Classification of kangaroo habitat distribution using three GIS models. *International Journal of Geographical Information Systems*, 10(4), 441–454.
- Smith, A. B., Santos, M. J., Koo, M. S., Rowe, K., Rowe, K. C., Patton, J. L., Perrine, J. D., Beissinger, S. R. & Moritz, C. (2013). Evaluation of species distribution models by resampling of sites surveyed a century ago by Joseph Grinnell. *Ecography*, 36(9), 1017–1031.
- Smulders, M., Nelson, T. A., Jelinski, D. E., & Stenhouse, G. B. (2010). A spatially explicit method for evaluating accuracy of species distribution models. *Diversity & Distribution*, 16, 996–1008.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115–1123.
- Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10.

- Stockwell, D. R. B. (2006). Improving ecological niche models by data mining large environmental datasets for surrogate models. *Ecological Modelling*, 192, 188–196.
- Stockwell, D. R., & Peters, D. (1999). The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. Journal of Geographical Information Science*, 13, 143–158.
- Stockwell, D. R. B., & Peterson, A. T. (2002). Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 148, 1–13.
- Stolar, J., & Nielsen, S. E. (2015). Accounting for spatially biased sampling effort in presence-only species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 21(5), 595–608.
- Storch, I. (2002). On spatial resolution in habitat models: can small-scale forest structure explain Capercaillie numbers?. *Conservation Ecology*, 6, 6.
- Svenning, J.-C., Fitzpatrick, M. C., Normand, S., Graham, C. H., Pearman, P. B., Iverson, L. R., & Skov, F. (2010). Geography, topography, and history affect realized-to-potential tree species richness patterns in Europe. *Ecography*, 33, 1070–1080.
- Swets, J. A. (1988). Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240, 1285–1293.
- Tessarolo, G., Rangel, T. F., Araújo, M. B., & Hortal, J. (2014). Uncertainty associated with survey design in Species Distribution Models. *Diversity and Distributions*, 20(11), 1258–1269.
- Teuscher M., Brandl R., Förster B., Hothorn T., Rösner S., Müller J., (2013). Forest inventories are a valuable data source for habitat modelling of forest species: an alternative to remote-sensing data. *Forestry* 86, 241–253.
- Thogmartin, W. E., Sauer, J. R., & Knutson, M. G. (2004). A hierarchical spatial model of avian abundance with application to Cerulean Warblers. *Ecological Applications*, 14, 1766–1779.

- Thuiller, W. (2003). BIOMOD – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biol.*, 9, 1353–1362.
- Thuiller, W., Araújo, M. B., Pearson, R. G., Whittaker, R. J., Brotons, L., & Lavorel, S. (2004). Biodiversity conservation – uncertainty in predictions of extinction risk. *Nature*, 430.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., & Araújo, M. B. (2009). BIOMOD—a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32, 369–373.
- Tsoar, A., Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D., & Kadmon, R. (2007). A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity & distributions*, 13, 397–405.
- 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.
- Vaughan, I. P., & Ormerod, S. J. (2005). The continuing challenge of testing species distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 42, 720–730.
- Vicente, J., Alves, P., Randin, C., Guisan, A., & Honrado, J. (2010). What drives invasibility? A multi-model inference test and spatial modelling of alien plant species richness patterns in Northern Portugal. *Ecography*, 33, 1081–1092.
- Walker, P. A., & Cocks, K. D. (1991). HABITAT: a procedure for modeling a disjoint environmental envelope for a plant or animal species. *Global Ecology & Biogeography Letters*, 1, 108–118.
- Whittaker, R. H. (1967). Gradient analysis of vegetation. *Biological Review*, 42, 207–264.
- Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58(1), 193–197.

- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36, 519–539.
- Wilson, J., & Gallant, J. (2000). *Terrain Analysis: Principles and Applications*. New York: John Wiley & Sons.
- Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., & Guisan, A. (2008). Effect of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity & Distributions*, 14, 763–773.
- Yackulic, C. B., Chandler, R., Zipkin, E. F., Royle, J. A., Nichols, J. D., Campbell Grant, E. H., & Veran, S. (2012). Presence-only modelling using MAXENT: when can we trust the inferences?. *Methods in Ecology and Evolution*, In press.
- Zaniewski, A. E., Lehmann, A., & Overton, J. M. (2002). Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling*, 157, 261–280.
- Zimmermann, N. E., Edwards, T. C., Graham, C. H., Pearman, & P. B., Svenning, (2010). New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 33, 985–989.
- Zimmermann, N. E., Edwards, T. C., Moisen, G. G., Frescino, T. S., & Blackard, J. A. (2007). Remote sensing-based predictors improve distribution models of rare, early successional and broadleaf tree species in Utah. *Journal of Applied Ecology*, 44, 1057–1067.