

Liudas Daumantas, Vilniaus universitetas



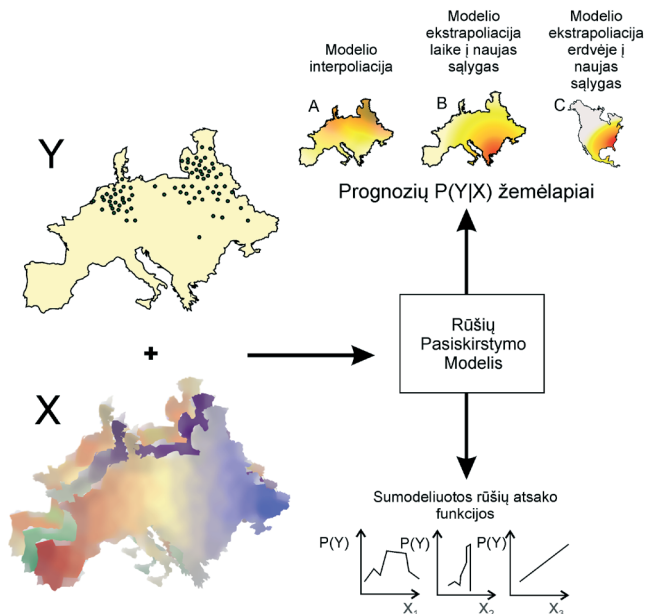
RŪŠIŲ PASISKIRSTYMO MODELIAI BEI JŲ TAIKYMAS PRAEITIES EKOSISTEMŲ IR EVOLIUCIJOS TYRIMUOSE

Rūšių pasiskirstymo modeliai (RPM) (angl. *Species Distribution Models*) ir jiems giminingi metodai kiekybiškai nusako geografinį organizmų pasiskirstymą gamtinių duomenų pagrindu. RPM suprantame kaip koreliacinius, matematinius modelius (1 pav.) $P(Y) = f(X)$, kuriuose organizmo buvimo tikimybė tam tikroje vietoje $P(Y)$ yra pateiktų gamtinių kintamųjų funkcija $f(X)$. Šie modeliai skirti rūšių ekologinėms nišoms, jų geografiniam paplitimui suprasti ir aptikimo vietoms prognozuoti. Ši informacija gali būti pritaikyta sprendžiant įvairias aktualias problemas: vertinant rūšių invazijų riziką, prognozuojant klimato kaitos padarinius rūšių bendrijų ar individualiam paplitimui, nagrinėjant žmogaus poveikį jų pasiskirstymui, ieškant bioįvairovės karštųjų taškų ar naujų rūšių ir kt. Taigi, ne be pagrindo RPM šiuo metu yra vieni populiariausių ekologijos, biologijos ir

evoliucijos moksluose, o jų taikymo rezultatai kasmet pristatomi daugiau kaip tūkstantyje mokslinių publikacijų. RPM yra svarbi šiuolaikinio gyvojo pasaulio pažinimo priemonė, turinti nemažai potencialo ir praeities gyvybės tyrimuose: paleobiologijoje, paleoekologijoje, paleobiogeografijoje bei paleontologijoje.

RPM kilmė. Dar prieš informacinių technologijų erą, t. y. XIX a. pab. – XX a. vid., buvo sėkmingų bandymų kokybiškai apibūdinti organizmų gyvenamąsias vietas pagal tai, kaip jos pasiskirsto išilgai gamtinių gradientų (Murray, 1866; Schimper et al., 1903; Grinnell, 1904; Whittaker, 1956). Tuo metu gamtininkai jau buvo pribrendę RPM atsiradimui – trūko tik metodų ir įrangos kiekybinėms didesnio masto ir pritaikomumo analizėms. RPM rutuliojosi paraleliai su statistika, informatika ir geografinėmis informacinėmis sistemomis (GIS). Pirmieji bandymai, primenantys

1 pav. Rūšių pasiskirstymo modelių (RPM) schema. Reikalingos: RPM įvestys – erdviniai gamtiniai duomenys (X) bei organizmų pasiskirstymo erdvėje duomenys (Y); RPM išvestys – funkcijos, nurodančios rūšies pasiskirstymo atsaką į gamtines sąlygas, bei šiomis funkcijomis sumodeliuotas prognostinis rūšių geografinis pasiskirstymas. A – toje pačioje teritorijoje tomis pačiomis sąlygomis; B – toje pačioje teritorijoje pakitusiomis sąlygomis; C – naujose teritorijose (Fig. 1. A scheme of Species Distribution Models (SDM). Required SMD inputs: spatial environmental data (X) and spatial distribution of organisms's data (Y); SDM outputs: functions, defining distribution of species response to environmental conditions, and predictive species geographical distribution as modelled by these functions. A – distribution modelled at the same territory and conditions (interpolation); B – at the same territory, but different conditions (extrapolation in time); C – at new territories (extrapolation in space)



dabartinius RPM, prasidėjo XX a. septintojo dešimėčio pabaigoje (Zimmermann et al., 2010). Didelę reikšmę tam turėjo tuo metu nauji statistiniai metodai, pvz., apibendrintieji tiesiniai modeliai (angl. *Generalized Linear Models*), gebantys adekvačiau ir lanksčiau atsižvelgti į RPM naudojamų gamtinių ir ekologinių duomenų savybes. Kita vertus, ne mažiau svarbus buvo ir informacinių technologijų tobulėjimas bei jų prieinamumo augimas. Galiausiai XXI a., besivystant GIS priemonėms bei gausėjant prieinamoms erdvinėms gamtinių duomenų bazėms, RPM įgavo šiuolaikinį pavidalą ir gamtos moksluose tapo standartine, daug duodančia ir žadančia prieiga. Apibendrinant jos raidą matyti, kad RPM yra gamtos mokslų, informacinių technologijų, statistikos ir geografinių informacinių sistemų sintezės rezultatas.

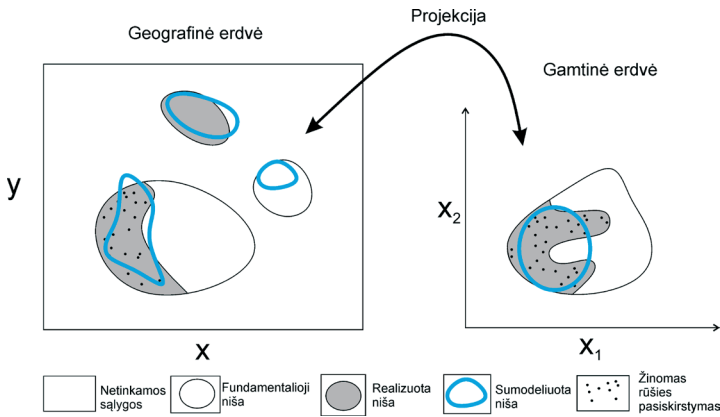
Teoriniai ir metodologiniai RPM aspektai. Ekologinių nišų koncepcija. Viena iš esminių RPM teorinių prielaidų yra ta, jog kiekviena rūšis turi pastovų, unikalų santykį su aplinkos sąlygomis ir tuo remiantis galima aiškinti jų pasiskirstymą erdvėje. Šiai prielaidai svarbi ekologinių nišų koncepcija. G. E. Hučinsonas (G. E. Hutchinson) išskiria du ekologinių nišų tipus: fundamentaliąją ir realizuojamą (Hutchinson, 1957). Fundamentaliąją nišą yra ekoerdvės segmentas (n-dimensinis hipervolumas), kuriame biotiniai ir abiotiniai aplinkos parametrai yra tinkami rūšies egzistencijai. Realizuotoji niša yra fundamentaliosios dalis, kurioje organizmai dėl tam tikrų sąlygų ne tik gali, bet ir iš tiesų gyvena. Nors gamtinėje erdvėje nišos sudaro vientisą darinį, suprojektavus jas geografinėje erdvėje tikėtina jų erdvinė fragmentacija bei realizuotų ir nerealizuotų nišų erdvinė (semi-) izoliacija (2 pav.). Geografinėje erdvėje nutolusios nišos gamtinėje erdvėje persidengia, todėl net ir netobulai nišų erdvinį pasiskirstymą atspindintys duomenys gali gana gerai perteikti gamtines jų savybes. Ši teorinė ypatybė įgalina RPM net ir iš fragmentinių rūšių pasiskirstymo duomenų gana neblogai užčiuopti ir sumodeliuoti tiek realizuotųjų, tiek fundamentaliųjų nišų erdvinį pasiskirstymą (2 pav.).

Rūšių pasiskirstymo priežastys. Jos tiesiogiai susijusios su ekologinių nišų savybėmis, kurias galima klasifikuoti pagal: 1) prigimtį; 2) veiksmo ir atoveiksmio grandinių ilgį; 3) mastelį.

Pagal prigimtį rūšių pasiskirstymo priežastys skirstomos į: 1) biotines (konkurencija, plėšrūnai, patogenai, maistas ir t. t.); 2) abiotines (temperatūra, krituliai, gylis, substratas ir t. t.); 3) išplitimo (geografiniai barjerai, paplitimo istorija, geologinė praeitis ir t. t.) (Guisan et al., 2017). Svarbiausias yra išplitimo komponentas, kuris nusako, kur dar įmanoma rūši aptikti. Jei nėra jokių organizmų plitimo barjerų, tai jie, kad ir laikinai, gali užklysti į biotiškai ar abiotiškai jiems nepalankias teritorijas ar atsidurti ten pasikeitus gamtinėms sąlygoms arba dėl istorinių aplinkybių. Tokiose teritorijose egzistuoja neigiamas rūšių gausumo balansas ir vyksta jų populiacijų „nutekėjimas“. Ten, kur visi paplitimo veiksniai palankūs, o gausumo balansas neutralus arba teigiamas, yra realizuoti niša, o kur biotinės ir abiotinės sąlygos tinkamos, bet nepalankios sąlygos plitimui (pvz., dėl paplitimo barjero), – fundamentaliąją nerealizuotoji niša.

Rūšių pasiskirstymo priežastis dar galima skirstyti į tiesiogines (artimasias) ir netiesiogines (tolimasias) (Mayr, 1961). Nors tolimosios – geologija, reljefas, astronominiai ir erdviniai veiksniai yra fundamentaliausios (lemia artimesnių priežasčių raišką), tiesioginių poveikį organizmų elgesiui (maisto paieška, priešų vengimas, kliūčių apėjimas ir t. t.) turinčios priežastys – artimosios ir veikia RPM geriau, tik jų duomenys sunkiau prieinami (Guisan, Zimmermann, 2000). Jei RPM naudojami interpoliacijai (rūšių pasiskirstymui toje pačioje teritorijoje ir tomis pačiomis sąlygomis modeliuoti), tai tolimosios priežastys veikia taip pat gerai (Guisan, Zimmermann, 2000).

Dar vienas svarbus pasiskirstymo priežasčių klasifikatorius – mastelis. Įvairūs gamtiniai procesai reiškiasi skirtingu masteliu, todėl priklausomai nuo mastelio gali keistis net tų pačių gamtinių parametrų prasmė ir reikšmė (Guisan et al., 2017). Pavyzdžiui, netoliese



2 pav. Tikrosios ir sumodeliuotos ekologinės nišos, pavaizduotos geografinėje ir gamtinėje erdvėje

Fig. 2. True and modelled ecological niches, projected to geographical and environmental spaces

esantis vandens telkinys gali rodyti lokalų vietos tinkamumą sausumos gyvūnams, tačiau vandens telkinių paplitimas regioniniu mastu koreliuoja su regiono biomase ir bioįvairove bei nusako vietinę telkinio reikšmę.

RPM šališkumas. Paklaidų RPM modeliuose atsiranda dėl įvairių priežasčių: duomenų stygiaus, prasto nišos reprezentatyvumo, statistinių metodų šališkumo ar tyrėjų siekio sumažinti vadinamąsias I arba II tipo prognozių klaidas. Todėl RPM būdu sumodeliuotas rūšių pasiskirstymas sistemiskai skiriasi nuo realaus, kurį dažnai neblogai apibūdina tokie skirstiniai, kaip lognormalus ar neigiamas binominis. Šie skirstiniai prognozuoja, kad didžioji dalis rūšies radaviečių pasižymi itin mažu individų gausumu, o didžiausias organizmų kiekis sukonzentruotas tik į kelis karštuosius taškus (Brown et al., 1995). RPM sumodeliuotuose pasiskirstymo žemėlapiuose, ypač kai modeliuotojas siekia sumažinti II tipo klaidų dažnį (prognozėmis neaptikti radaviečių), šie „taškai“ virsta didžiulėmis aukštų tikimybių „dėmėmis“, daug kartų didesnėmis nei faktinės radavietės, nes apima ir gretimas panašias teritorijas. Pastarųjų dėmių konfigūracija – tarsi iškreiptas realaus pasiskirstymo atspindys ar šešėlis (2 pav.). Paklaidų atsiranda ir dėl RPM teorinių prielaidų nerealaus (Williams, Jackson, 2007). Rūšims dėl klimato ir aplinkos kaitos bei bendrijų sudėties pokyčių evoliucionuojant ir adaptuojantis, jų ekologinės nišos kinta. Esminė

RPM prielaida dėl pastovaus rūšių santykio su aplinka patenkinama tik tais atvejais, kai per visą nagrinėjamą laikotarpį tiriamų rūšių santykis su aplinka lieka pusiausvyros būsenos (nevyksta nei rūšies paplitimo arealo ekspansija, nei nykimas, nei migracija) ir nevyksta didesni aplinkos pokyčiai. Tai, žinoma, apriboja RPM taikymą praeities biotos tyrimams bei rūšių pasiskirstymo prognozėms ateityje, tačiau RPM vis tiek lieka vienu perspektyviausių metodų šiose srityse.

Proveržis RPM srityje. Gausus RPM tyrimų rezultatų publikavimas ir populiarumas sąlygoja metodikos vystymąsi ir naujas RPM taikymo galimybes bei kelia naujas problemas. Tai lėmė naują dabartinį ir būsimą šios mokslo srities raidos etapą – RPM tyrimų registravimą ir duomenų bazių sudarymą bei RPM atlikimo standartų / protokolų kūrimą. Pavyzdžiui, apžvalgos, duomenų, modeliavimo, vertinimo ir prognozavimo protokolas (angl. *Overview, Data, Model, Assessment and Prediction*, ODMAP) (Zurell et al., 2020; Fitzpatrick et al., 2021) padeda atlikti RPM tyrimus, atsižvelgti į visus žinomus paklaidų šaltinius, skaidriai ir aiškiai dokumentuoti bei įregistruoti tyrimus. ODMAP duomenų bazėse įregistruotus tyrimus galima panaudoti filtruojant, klasifikuojant tyrimus, atliekant jų metaanalizes, vertinant jų metodinę prieigą, rezultatų pagrįstumą ir siekiant pakartoti tyrimus arba tiesiog norint greičiau ir išsamiau su jais susipažinti. Panašus rekomendacinio

pobūdžio protokolas egzistuoja ir RPM tyrimų rezultatų pristatymo publikacijose (Feng et al., 2019). Įvardyti protokolai visai nereiškia, kad nustatytos griežtos rekomendacijos, kaip RPM tyrimai turi būti atlikti. Tai reiškia, kad yra gerai išsąmonintas RPM tyrimų bei jų metodikų kintamumas bei problemų spektras. Protokolai turi padėti tą kintamumą geriau pažinti ir užfiksuoti. Kad RPM metodika dar nėra nusistovėjusi, rodo didžiulės mokslininkų pastangos, skiriamos „geriausiems“ RPM metodams rasti arba sukurti. Vienas tokio pobūdžio globalių tyrimų, kuriame savo pastangas suvienijo net trylikos valstybių 33 akademinė institucijų mokslininkai, – išsamus 33 skirtingų RPM metodų palyginimas (Norberg et al., 2019). Gauti rezultatai rodo, kad universalios metodikos tiesiog nėra. Tinkamiausias pasirinkimas priklauso nuo duomenų savybių, prieigos tipo, tyrimo tikslo ir norimo optimizuoti modelio kokybės kriterijaus, tačiau iš anksto numatyti konkrečiam tyrimui tinkamiausią metodiką kol kas neįmanoma. Kaip tik todėl vis dažniau rekomenduojama išmėginti daugiau įvairių metodų ir išsirinkti geriausiai veikiančią tam tikroje situacijoje arba derinti keletą jų. Kuriami vis nauji metodai – nuo plačiai taikomų klasikinių statistinių metodų judama prie specializuotų, būtent RPM praktikai pritaikytų metodų, pavyzdžiui, R statistinio programavimo aplinkos paketai „dismo“ (Hijmans et al., 2020) ir „sdm“ (Naimi, Araújo, 2016) bei „Maxent“ (Phillips et al., 2004) ir „AdaptR“ (Bush et al., 2016). R paketai dėl juose esančių metodų ir naudingų funkcijų gausos tapo plačiai naudojamomis RPM tyrimų atlikimo platformomis. Itin sėkmingai adaptuotas ir šiuo metu vienas populiariausių RPM metodų – maksimalios entropijos metodas, kuris taikomas ir kitose srityse. „AdaptR“ yra specialus RPM metodas, kurį taikant prognozuojami nišų pokyčiai ateityje ir atsižvelgiama į adaptacines rūšių galimybes. Per pastaruosius porą dešimtmečių daug pastangų įdėta gerinant RPM tyrimų strategijas ir sprendžiant įvairius techninius bei koncepcinius RPM klausimus (Zimmermann et al., 2010; Guisan et al., 2017). Pasku-

tiniojo dešimtmečio tendenciją būtų galima apibūdinti kaip RPM poslinkį nuo metodinių prie taikomųjų evoliucijos, ekologijos ir biologijos išsaugojimo (angl. *conservation biology*) problemų sprendimo (Zimmermann et al., 2010).

RPM taikymas praeities tyrimuose – paleorūšių pasiskirstymo modeliavimas (PRPM) (angl. *Paleo-Species Distribution Modelling*). Remiantis šia prieiga galima kiekybiškai nagrinėti didelę klausimų įvairovę, nes daugėja kokybiškų, tyrimams reikalingų paleoklimatinių, geografinių, paleontologinių duomenų bei gerėja jų prieinamumas (Svenning et al., 2011; Varela et al., 2011). PRPM ir RPM prieigos dažnai susijusios ar net analogiškos, nepaisant laiko prarajos, kuri skiria tyrimo objektus (1 lentelė). Svarbiausias PRPM prieigų unikalumas ir privalumas – evoliucinės istorijos ir giminytės ryšių perspektyva, kuri RPM modelių interpretacijoms suteikia neanalogiškų įžvalgų apie rūšių paplitimo arealų vystymąsi, filogenezę, nišų raidą, invazijas, rūšiadarą ir išnykimus. Kai kuriais atvejais PRPM gali taikyti ir paleontologai, atlikdami taksonominę fosilijų klasifikaciją (Eduardo et al., 2018). Sumodeliuoti tolydūs ir erdvėje vientisi rūšių paplitimo duomenys gali būti naudojami kaip įvestys įvairiuose ekologiniuose ir populiacijų modeliuose.

Viena iš minėtų RPM svarbių prieigų yra prognozės – kaip keisis gyvasis pasaulis ateityje ir kokius padarinius sukels dabartinė klimato kaita. Tipiniai tokių tyrimų rezultatai pranašauja didelius pokyčius. Pavyzdžiui, 2070–2100 m. vakariniame Žemės pusrutulyje biotos pakitimai sieks bent 10 %, o jautresnėse vietose (Andų aukštikalnėse, tundrose, Amazonės ir Centrinės Amerikos tropiniuose miškuose ir kt.) – net apie 90 % (Lawler et al., 2009). Šios įžvalgos itin jautrios politiškai, o jų patikimumą šiuo metu testuoti įmanoma tik netiesiogiai – remiantis istoriniais ar paleontologiniais duomenimis. Testų rezultatai rodo, kad, ekstrapolijuojant RPM į tolimą ateitį – šimtus, tūkstančius metų į priekį ir į naujas aplinkas, patikimų rezultatų tikėtis nereikėtų (Maguire et al., 2016). Vis dėlto yra ir išimčių,

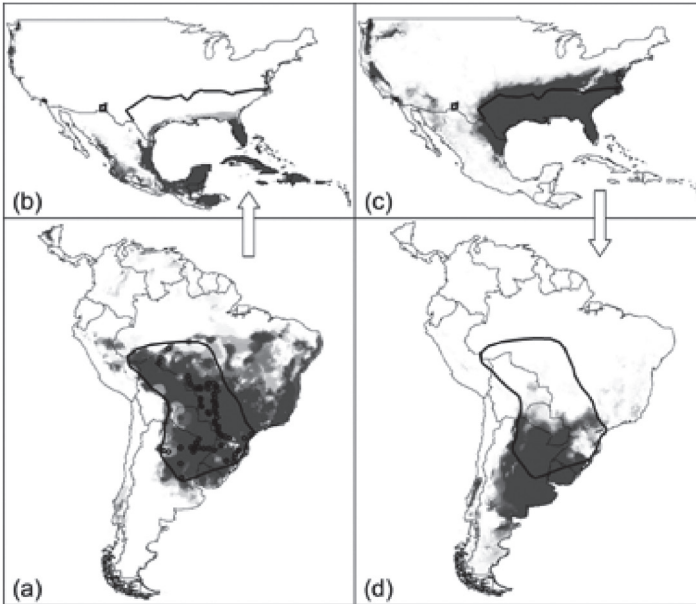
pvz., lauramedžių ekologinė niša Europoje ir jos pasiskirstymo atsakas į klimatą nesikeitė jau tris milijonus metų (Rodríguez-Sánchez, Arroyo, 2008). Tokio pobūdžio PRPM tyrimų, kad būtų aišku, kaip reikėtų vertinti RPM ne itin tolimos ateities prognozes, kol kas dar trūksta.

Kita itin perspektyvi ir unikali PRPM priega – filoklimatinis modeliavimas (Yesson, Culham, 2006). Filoklimatinis modelis – tai filogenetinis medis, kurio kiekvienai atšakai bioklimatinių duomenų pagrindu yra sukurtas PRPM. Šiuose modeliuose rūšių pasiskirstymas ir evoliucija yra nagrinėjami išvien. Filoklimatiniai PRPM derina daug išvestinių duomenų (rūšių pasiskirstymo, klimatinių, filogenetinių ir amžiaus modelių), dėl to sumuojant didėja skirtingų metodų paklaidos. Vis dėlto jas pakankamai suvaržius gaunami labai svarbūs ir logiškai nuoseklūs rezultatai: 1) pagal giminytės ryšius artimiausių rūšių pasiskirstymo modeliai yra panašiausi; 2) naujos rūšys atsiranda sumodeliuotose jų protėvių pasiskirstymo arealuose, todėl PRPM žemėlapiuose taip pat regimas filogenetinis tęstinumas; 3) PRPM prognozių persidengimas geografinėje erdvėje prastai koreliuoja su PRPM persidengimu ekologinėje erdvėje (modelių struktūroje), tad rūšys paplitusios labai panašiuose arealuose – jei nėra artimos giminaitės, dažniausiai vis tiek skiriasi savo PRPM modeliais, tad ir ekologinėmis funkcijomis; 4) bioklimatinių PRPM raida filogenetiniame medyje leidžia susieti tam tikras morfologines inovacijas su klimato ir aplinkos kaita ir šitaip testuoti evoliucines, paleobiologines hipotezes; 5) filoklimatiniai PRPM leidžia paaiškinti ir „numatyti“ praeityje įvykusias rūšių invazijas į kitus kontinentus (Yesson, Culham, 2006). Taigi, suvaržius neapibrėžtumus, filoklimatinių PRPM perspektyvos yra tikrai daug žadančios.

Didžiojoje dalyje publikuojamų PRPM tyrimų nagrinėjama natūralių gamtinių prieglobsčių reikšmė, susidarymas ir kitos savybės bei organizmų plitimo į juos ir iš jų procesai (Svenning et al., 2011). Populiari tema – paskutiniojo pleistoceno apledėjimo įtaka

gamtinių prieglobsčių susidarymui ir pasiskirstymui, ypač kalbant apie augalų „migracijas“ Europoje ir pastarųjų įtaką šiandieniniam floros bioįvairovės pasiskirstymui (Svenning et al., 2008; Normand et al., 2011). Natūralių gamtinių prieglobsčių pažinimas yra svarbus norint tinkamai suplanuoti saugomas teritorijas bei suprasti rūšių išnykimo priežastis (Nogués-Bravo et al., 2008). Panašiu tikslu taikomi ir šiuolaikiniai RPM, t. y. siekiant patikrinti, ar klimatui pasikeitus saugomos retos rūšys vis dar galės gyvuoti saugomose teritorijose. Panašiu principu, tik pasitelkus istorinius ir paleontologinius duomenis, siekiama numatyti, kuriose regiono vietose verta bandyti atkurti čia išnykusias vietines rūšių populiacijas (Pearce, Lindenmayer, 1998) ar visai išnykusias rūšis (Barnes, Delborne, 2019). Kol kas išnykusių rūšių atgaivinimas tiek etine, tiek ekonomine prasme kontroversiškas (McCauley et al., 2017), tačiau yra ir išimčių, pvz., amerikinio kaštainio atvejis Jungtinėse Amerikos Valstijose – tai nacionaliniu mastu kultūriškai, istoriškai ir ekonomiškai svarbi rūšis, kurios funkcinis išmirimas įvyko santykinai neseniai, tačiau yra susiformavusi net šimtą metų siekianti bandymų atkurti rūšį istorija. Tokio pobūdžio PRPM tyrimai svarbūs tiek fundamentaliaja, tiek taikomąja prasme. Su kitomis PRPM priegomis galima susipažinti 1 lentelėje.

PRPM tyrimai atliekami Vilniaus universiteto Geologijos ir mineralogijos katedroje. Nagrinėti priešistorinių gyvenviečių pasiskirstymo Lietuvoje regioniniai geologiniai ir geomorfologiniai veiksniai bei jų vaidmens kaita archeologinėje Lietuvos istorijoje (Daumantas et al., 2020). Tyrimo rezultatai padėjo įžvelgti ir interpretuoti žmonių ekologinių nišų specializacijos ir kartu įvairovės augimą laiko požūriui, o tai susiję su pasiskirstymo taisyklių gausėjimu ir erdvinio elgesio sudėtingėjimu, naujų pragyvenimo šaltinių bei gyvenviečių tipų atsiradimu. Užfiksuotas ekologinės nišos ekspansijos spartumas gali būti unikalus mūsų rūšies požymis, nes jos varomoji jėga – ne biologinė evoliucija, o spariti technologinė ir kultūrinė raida. Didžiausi

RPM remiantis pasiskirstymu
kilmės teritorijojeRPM remiantis pasiskirstymu
invazijos teritorijoje

3 pav. Neanalogiškų aplinkų padariniai ekstrapoliuojant RPM erdvėje. Pavaizduoti *Solenopsis invicta* skruzdžių RPM, sudaryti remiantis skruzdžių pasiskirstymu kilmės (a) ar invazijos (c) regione. Modelius ekstrapoliavus į kitas paplitimo teritorijas (b, d), žemėlapiuose matomi dideli neatitikimai tarp realaus (juoda linija) ir sumodeliuoto paplitimo (juodas ir baltas spalvinis kodas) bei lokaliai modeliuoto paplitimo (a, c) (Fitzpatrick et al., 2007) Fig. 3. Consequences of non-analogic environments when extrapolating SDMs in space. Here are visualised SDMs of *Solenopsis invicta* ants. SDMs are based on distribution in either origin (a) or invasion (c) region. After extrapolating models to new territories (b, d), huge discrepancies are seen in maps between true (black line) and modelled (black-white colour scale) distributions

užfiksuoti pasiskirstymo pokyčiai vyko neolito ir bronzos amžiais, tai susiję su klajoklių, gyvulių augintojų iš Prieškaukazės Ponto stepių imigracija į Lietuvą. Tyrimas supažindina su Lietuvos regionų apgyvendinimo raida ir skirtingų pasiskirstymo veiksnių svarba įvairiais priešistorės laikotarpiais. Atliekant priešistorinių gyvenviečių modeliavimo tyrimus išryškėjo potenciali tokių tyrimų problema – žmonių, taip pat ir kitų organizmų elgesys yra lankstus ir, priklausomai nuo sąlygų ir konteksto, gali keistis. Pavyzdžiui, akmens amžiuje šiauriau Nemuno ir Neries, kur buvo ribotas titnago paplitimas, ir Pietų Lietuvoje, kur jo buvo gausiau, galėjo susiformuoti skirtingos įrankių tausojimo tradicijos ir su tuo susijusios išgyvenimo strategijos, atsispindinčios gyvenviečių pasiskirstymo dėsninumuose. Pavyzdžiui, viena tokių strategijų galėtų būti gyvenviečių kūrimas vietovėse, kur gausiau išteklių, kurių gavyba, apdorojimas ir naudojimas reikalauja mažesnių titnago sąnaudų. Taigi, skirtingos pasiskirstymo taisyklės ir modeliai yra tikėtini ne tik skirtingiems

laikotarpiams, bet ir skirtingoms teritorijoms. Panaši naujų laiko ir erdvės požiūriu neanalogiškų aplinkų problema aprašyta literatūroje kitų rūšių kontekste (Fitzpatrick et al., 2007; Maguire et al., 2016) (3 pav.). Viena pagrindinių problemos priežasčių (Williams, Jackson, 2007) ta, kad keičiantis laiko ir erdvės sąlygoms gali susidaryti tokios klimato ir kitų gamtinių parametrų kombinacijos, kurių niekur kitur modeliuojamoje teritorijoje neaptinkama. Todėl RPM šių naujų aplinkų tiesiogiai „neatpažįsta“ ir nėra aišku, kokios rūšys tokiose aplinkose gali įsitvirtinti. Galimai šias aplinkas apgyvendins įvairių rūšių, kurios niekur kitur kartu negyvena, kombinacijos ir susidarys neanalogiškos bendrijos, kurioms būdingos naujos biotinės sąveikos ir trofiniai ryšiai. Tai reiškia, kad gali pasikeisti modeliuojamų rūšių maisto šaltiniai, konkurentai, parazitai ir plėšrūnai. Kitoks jų pasiskirstymas lemia erdvinę rūšių vengtinę ar tinkamų vietų rekonfiguraciją, o tai tiesiogiai veikia RPM rezultatus. Susidarius neanalogiškomis ekosistemoms RPM kaita yra teorinė būtinybė. Vis

dėlto metodų, kurie atspindėtų tokius RPM struktūros erdvinius pasikeitimus, kol kas nėra, todėl atsiveria erdvė naujiems tyrimams ir atradimams. Šiuo metu kuriamas hierarchinio erdvinio suskaidymo metodas, įgalinantis bet kokių erdvinių analizių rezultatuose apžvelgti erdvinės ribas, optimizuojančias metodo

naudotojo pateiktus kriterijus. Naudodamasis tokiu metodu tyrėjas pats nurodytų tiek analizių operacijas, skirtas erdvėje gretinamiems rezultatams gauti, tiek erdvinių ribų išskyrimo kriterijus, tiek ir šių kriterijų optimizavimo procedūras. Taigi, tai plačiai pritaikomas metodas, leidžiantis įvairaus pobūdžio

1 lentelė. Susijusios rūšių (RPM) ir paleorūšių pasiskirstymo modelių (PRPM) tyrimų priegios
1 table. Related SDM and palaeo SDM study approaches

Taikymas šiuolaikinės biotos tyrimuose		Analogiškos / susijusios priegios praeities biotos tyrimuose	
Aprašymas	Pavyzdys	Aprašymas	Pavyzdys
Invazijų rizikos prognozės	Thuiller et al., 2005	Potencialaus organizmų išplitimo nagrinėjimas	Dudgeon et al., 2021; Nielsen et al., 2017
		Istorinių invazijų identifikavimas paleontologiniame metraštyje	Yesson, Culham, 2006
Rūšių / bendrijų plitimo ateityje prognozės; žemėnaudos, klimato, aplinkos kaitos įtaka rūšių pasiskirstymui	Lawler et al., 2009	RPM ekstrapoliacijos laiko požiūriu testavimas	Maguire et al., 2016
Aukštos bioįvairovės arealų ir naujų / retų rūšių paieška	Fois et al., 2018; Gogol-Prokurat, 2011; Raxworthy et al., 2003	Naujų fosilijų radaviečių paieška	Block et al., 2016
Organizmų ekologinių nišų, pasiskirstymo supratimas	Austin et al., 1990	Organizmų ekologinių nišų, pasiskirstymo raidos supratimas	Daumantas et al., 2020
Biogeografinių ir ekologinių hipotezių testavimas	Anderson et al., 2002	Evoliucinių, paleoekologinių, paleobiogeografinių hipotezių testavimas	Graham et al., 2004; Yesson, Culham, 2006
Saugomų teritorijų planavimas, atranka; žemėnaudos, klimato, aplinkos kaitos įtaka rūšių pasiskirstymui	Araújo et al., 2004	Gamtinių prieglobosčių, rūšių išmirimo / išgyvenimo tyrimai; klimato, aplinkos kaitos įtaka rūšių pasiskirstymui	Marske et al., 2009; Nogués-Bravo et al., 2008; Zhao et al., 2019
Populiacijų atkūrimo istoriniuose arba naujuose paplitimo arealuose planų pagrindimas	Pearce, Lindenmayer, 1998	Išnykusių rūšių atkūrimo planų pagrindimas	Barnes, Delborne, 2019
Bioįvairovės, bendrijų sudėties modeliavimas erdvėje išnaujodant pavienių rūšių RPM informaciją arba bendrijų lygmens modeliavimą	Ferrier et al., 2002; Nieto-Lugilde et al., 2018	Bioįvairovės, paleobendrijų sudėties modeliavimas erdvėje	Maguire et al., 2016
Bioregionų identifikavimas	Hill et al., 2020	Paleoprovincijų identifikavimas	–

erdvinius tyrimus. Pavyzdžiui, jį taikant būtų galima išskirti erdvinės ribas tarp paleobendrijų, atskleidžiant jų hierarchinę erdvinę organizaciją, bei numatyti ją nulėmusius veiksnius ar atskleisti makroevoliucinių procesų ir dėsningumą pokyčius erdvėje, aiškinantis erdvinius makroevoliucijos dėsnius. Taikant kuriamą metodą PRPM kontekste bus galima nustatyti, pavyzdžiui, kokios organizmų savybės arba kokios organizmų grupės siejasi su didesne RPM erdvine frag-

mentacija, o kokios, atvirkščiai, – su erdvėje vientisais RPM. Tokie tyrimai turėtų padėti nustatyti organizmus, kurių pasiskirstymo prognozės ateityje yra empiriškai pateisinos. Tai leistų gauti kur kas patikimesnes gyvojo pasaulio atsako į klimato ir aplinkos kaitą prognozes.

Padėka. Atliekami tyrimai finansuojami projekto Nr. S-MIP-21-9 „Didieji perėjimai makroevoliucijoje – erdvinės struktūrizacijos vaidmuo“ lėšomis.

Literatūra

- Anderson, R. P., Peterson, A. T., Gómez-Laverde, M. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 2002, vol. 98 (1), p. 3–16.
- Araújo, M. B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., Williams, P. H. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology*, 2004, vol. 10 (9), p. 1618–1626.
- Austin, M. P., Nicholls, A. O., Margules, C. R. Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs*, 1990, vol. 60 (2), p. 161–177.
- Barnes, J. C., Delborne, J. A. Rethinking restoration targets for American chestnut using species distribution modeling. *Biodiversity and Conservation*, 2019, vol. 28 (12), p. 3199–3220.
- Block, S., Saltré, F., Rodríguez-Rey, M., Fordham, D. A., Unkel, I., Bradshaw, C. J. A. Where to dig for fossils: combining climate-envelope, taphonomy and discovery models. *PLoS One*, 2016, vol. 11 (3), e0151090.
- Brown, J. H., Mehlman, D. W., Stevens, G. C. Spatial variation in abundance. *Ecology*, 1995, vol. 76 (7), p. 2028–2043.
- Bush, A., Mokany, K., Catullo, R., Hoffmann, A., Kellermann, V., Sgro, C., McEvey, S., Ferrier, S. Incorporating evolutionary adaptation in species distribution modelling reduces projected vulnerability to climate change. *Ecology Letters*, 2016, vol. 19 (12), p. 1468–1478.
- Daumantas, L., Balakauskas, L., Spiridonov, A. Machine learning reveals the role of the landscape in the dynamics of human settlement rules between the Palaeolithic and Iron Ages in Lithuania. *Quaternary International*, 2020, vol. 565, p. 109–124.
- Dudgeon, T. W., Landry, Z., Callahan, W. R., Mehling, C. M., Ballwanz, S. An Appalachian population of neochoristoderes (Diapsida, Choristodera) elucidated using fossil evidence and ecological niche modelling. *Palaeontology*, 2021, vol. 64 (5), p. 629–643.
- Eduardo, A. A., Martinez, P. A., Gouveia, S. F., Santos, F. D. S., Aragão, W. S. D., Morales-Barbero, J., Kerber, L., Liparini, A. Extending the paleontology-biogeography reciprocity with SDMs: exploring models and data in reducing fossil taxonomic uncertainty. *PLoS One*, 2018, vol. 13 (3), e0194725.
- Feng, X., Park, D. S., Walker, C., Peterson, A. T., Merow, C., Papeş, M. A checklist for maximizing reproducibility of ecological niche models. *Nature Ecology and Evolution*, 2019, vol. 3 (10), p. 1382–1395.
- Ferrier, S., Drielsma, M., Manion, G., Watson, G. Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. II. Community-level modelling. *Biodiversity and Conservation*, 2002, vol. 11 (12), p. 2309–2338.
- Fitzpatrick, M. C., Weltzin, J. F., Sanders, N. J., Dunn, R. R. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography*, 2007, vol. 16 (1), p. 24–33.
- Fitzpatrick, M. C., Lachmuth, S., Haydt, N. T. The ODMAP protocol: a new tool for standardized reporting that could revolutionize species distribution modeling. *Ecography*, 2021, vol. 44 (7), p. 1067–1070.

- Fois, M., Cuena-Lombrana, A., Fenu, G., Bacchetta, G. Using species distribution models at local scale to guide the search of poorly known species: review, methodological issues and future directions. *Ecological Modelling*, 2018, vol. 385, p. 124–132.
- Gogol-Prokurat, M. Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model. *Ecological Applications*, 2011, vol. 21 (1), p. 33–47.
- Graham, C. H., Ron, S. R., Santos, J. C., Schneider, C. J., Moritz, C. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 2004, vol. 58 (8), p. 1781–1793.
- Grinnell, J. The origin and distribution of the Chestnut-Backed Chickadee. *The Auk*, 1904, vol. 21 (3), p. 364–382.
- Guisan, A., Zimmermann, N. E. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 2000, vol. 135 (2), 147–186.
- Guisan, A., Thuiller, W., Zimmermann, N. E. *Habitat suitability and distribution models: with applications in R*. Cambridge University Press, 2017.
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J. Dismo: species distribution modeling. *R CRAN Project*, 2020.
- Hill, N., Woolley, S. N., Foster, S., Dunstan, P. K., McKinlay, J., Ovaskainen, O., Johnson, C. Determining marine bioregions: a comparison of quantitative approaches. *Methods in Ecology and Evolution*, 2020, vol. 11 (10), p. 1258–1272.
- Hutchinson, G. E. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1957, vol. 22, p. 415–427.
- Yesson, C., Culham, A. Phyloclimatic modeling: combining phylogenetics and bioclimatic modeling. *Systematic Biology*, 2006, vol. 55 (5), p. 785–802.
- Lawler, J. J., Shafer, S. L., White, D., Kareiva, P., Maurer, E. P., Blaustein, A. R., Bartlein, P. J. Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology*, 2009, vol. 90 (3), p. 588–597.
- Maguire, K. C., Nieto-Lugilde, D., Blois, J. L., Fitzpatrick, M. C., Williams, J. W., Ferrier, S., Lorenz, D. J. Controlled comparison of species- and community-level models across novel climates and communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, vol. 283 (1826): 20152817.
- Mayr, E. Cause and effect in biology. *Science*, 1961, vol. 134 (3489), p. 1501–1506.
- Marske, K. A., Leschen, R. A., Barker, G. M., Buckley, T. R. Phylogeography and ecological niche modelling implicate coastal refugia and trans-alpine dispersal of a New Zealand fungus beetle. *Molecular Ecology*, 2009, vol. 18 (24), p. 5126–5142.
- McCauley, D. J., Hardesty-Moore, M., Halpern, B. S., Young, H. S. A mammoth undertaking: harnessing insight from functional ecology to shape de-extinction priority setting. *Functional Ecology*, 2017, vol. 31 (5), p. 1003–1011.
- Murray, A. The geographical distribution of mammals. *Punon Klaccuk*, 1866.
- Naimi, B., Araújo, M. B. SDM: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography*, 2016, vol. 39 (4), p. 368–375.
- Nielsen, T. K., Benito, B. M., Svenning, J. C., Sandel, B., McKerracher, L., Riede, F., Kjærgaard, P. C. Investigating neanderthal dispersal above 55° N in Europe during the last interglacial complex. *Quaternary International*, 2017, vol. 431, p. 88–103.
- Nieto-Lugilde, D., Maguire, K. C., Blois, J. L., Williams, J. W., Fitzpatrick, M. C. Multiresponse algorithms for community-level modelling: review of theory, applications, and comparison to species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*, 2018, vol. 9 (4), p. 834–848.
- Norberg, A., Abrego, N., Blanchet, F. G., Adler, F. R., Anderson, B. J., Anttila, J., Araújo, M. B., Dallas, T., Dunson, D., Elith, J., Foster, S. D., Fox, R., Franklin, J., Godsoe, W., Guisan, A., O'Hara, B., Hill, N. A., Holt, R. D., Hui, F. K. C., Husby, M., Kalas, J. A., Lehikoinen, A., Luoto, M., Mod, H. K., Newell, G., Renner, I., Roslin, T., Soininen, J., Thuiller, W., Vanhatalo, J., Warton, D., White, M., Zimmermann, N. E., Gravel, D., Ovaskainen, O. A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels. *Ecological Monographs*, 2019, vol. 89 (3), e01370.
- Normand, S., Ricklefs, R. E., Skov, F., Bladt, J., Tackenberg, O., Svenning, J. C. Postglacial migration supplements climate in determining plant species ranges in Europe. *Proceedings of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 2011, 278, no. 1725, p. 3644–3653.

- Nogués-Bravo, D., Rodríguez, J., Hortal, J., Batra, P., Araújo, M. B. Climate change, humans, and the extinction of the woolly mammoth. *PLOS Biology*, 2008, vol. 6 (4): e79.
- Pearce, J., Lindenmayer, D. Bioclimatic analysis to enhance reintroduction biology of the endangered Helmeted Honeyeater (*Lichenostomus melanops cassidix*) in Southeastern Australia. *Restoration Ecology*, 1998, vol. 6 (3), p. 238–243.
- Phillips, S. J., Dudík, M., Schapire, R. E. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning*, 2004, p. 83.
- Raxworthy, C. J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-Huerta, M. A., Townsend Peterson, A. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, 2003, vol. 426 (6968), p. 837–841.
- Rodríguez-Sánchez, F., Arroyo, J. Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global ecology and biogeography*, 2008, vol. 17 (6), p. 685–695.
- Schimper, A. F. W., Fisher, W. R., Groom, P., Balfour, I. B. *Plant-geography Upon a Physiological Basis*. Clarendon Press, 1903.
- Svenning, J. C., Normand, S., Skov, F. Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography*, 2008, vol. 31 (3), p. 316–326.
- Svenning, J. C., Fløjgaard, C., Marske, K. A., Nógues-Bravo, D., Normand, S. Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*, 2011, vol. 30 (21–22), p. 2930–2947.
- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pyšek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O., Rouget, M. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 2005, vol. 11 (12), p. 2234–2250.
- Varela, S., Lobo, J. M., Hortal, J. Using species distribution models in paleobiogeography: a matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2011, vol. 310 (3–4), p. 451–463.
- Whittaker, R. H. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 1956, vol. 26 (1), p. 2–80.
- Williams, J. W., Jackson, S. T. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2007, vol. 5 (9), p. 475–482.
- Zhao, Y. P., Fan, G., Yin, P. P., Sun, S., Li, N., Hong, X., Hu, G., Zhang, H., Zhang, F. M., Han, J. D., Hao, Y. J. Resequencing 545 ginkgo genomes across the world reveals the evolutionary history of the living fossil. *Nature Communications*, 2019, vol. 10 (1), p. 1–10.
- Zimmermann, N. E., Edwards Jr, T. C., Graham, C. H., Pearman, P. B. and Svenning, J. C. New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 2010, vol. 33 (6), p. 985–989.
- Zurell, D., Franklin, J., König, C., Bouchet, P. J., Dormann, C. F., Elith, J., Fandos, G., Feng, X., Guillera-Arroita, G., Guisan, A., Lahoz-Monfort, J. J. A standard protocol for reporting species distribution models. *Ecography*, 2020, vol. 43 (9), p. 1261–1277.

Summary

SPECIES DISTRIBUTION MODELS AND THEIR APPLICATIONS IN THE PAST ECOSYSTEMS AND EVOLUTION STUDIES

Species Distribution Models (SDM) are one of the most popular models in ecology, evolution, and conservation biology, that in the past few decades underwent rapid methodological and theoretical development as well as the expansion of application areas. SDM involves quantification of ecological niche of an organism based on its distribution and application of the estimated niche to predict current, past, or present geographic

organism distributions. This paper summarizes the theoretical and methodological aspects of SDMs, their origin and evolution, as well as provides examples of their application. Highlighted and elaborated are the SDMs applications in studies of past ecosystems (paleo-SDMs). Also, here are presented paleo-SDM studies performed by author and its colleagues in Vilnius University.