

УДК 581.55

doi: 10.17223/19988591/47/4

М.В. Кожевникова, В.Е. Прохоров, А.А. Савельев

Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

Прогнозное моделирование распространения растительных сообществ порядка *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933

Показана возможность использования прогнозного моделирования распространения растительных сообществ при исследованиях фитоценоотического разнообразия малоизученных в синтаксономическом отношении территорий. Проведено моделирование потенциального распространения ксеромезофитных дубовых лесов порядка *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933, относящихся к классу *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959 в пределах лесостепной зоны Восточной Европы. Более детально исследована территория Республики Татарстан, где на основании прогнозных данных выявлено 85 новых точек распространения сообществ союза *Lathyro pisiformis-Quercion roboris* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al. 2016. В качестве абиотических предикторов использованы данные климатической (WorldClim) и почвенной (SoilGrids) моделей, в качестве исходных данных 227 геоботанических описаний. Полученные модели показали высокую точность ($AUC=0,817-0,861$).

Ключевые слова: *Quercetea pubescentis*; ксеромезофитные дубовые леса; WorldClim; SoilGrids; Maxent; Республика Татарстан.

Введение

Дубовые и смешанные ксеромезофитные (термофильные, остепнённые) дубовые (*Quercus robur*) широколиственные леса занимают значительную площадь в Центральной Европе. Они распространены на восток в виде постепенно сужающегося языка, идущего по территории Украины, северной Молдовы, Южной и Центральной России, Поволжья и Южного Урала [1].

В первом продромусе растительности СССР [2] порядок ксеромезофитных дубрав *Quercetalia pubescentis* Br.-Bl. 1931 включался в состав класса *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 и за исключением крымских синтаксонов содержал всего один союз *Pruno-Quercion roboris* Schubert et al. 1979 (= *Lathyro pisiformis-Quercion roboris* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al. 2016), куда вошли термофильные сосновые леса Южного Урала.

В составленном Н.Б. Ермаковым продромусе высших единиц растительности России [3] ксеромезофитные дубравы Европейской России отнесены к отдельному классу *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959, в составе которого указан единственный порядок *Quercetalia*

pubescenti-petraeae Klika 1933 с двумя союзами. В соответствии с последней сводкой по растительности Европы [4] на территории европейской части России сообщества ксеромезофитных дубрав относят к союзам *Aceri tatarici-Quercion Zólyomi* 1957 и *Lathyro pisiformis-Quercion roboris* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al. 2016. По мнению Ю.А. Семенищенкова [5], предложенная авторами [4] синтаксономическая концепция относительно порядка *Quercetalia pubescenti-petraeae* дискуссионна, и в будущем необходим её пересмотр с учётом геоботанических материалов с территории Европейской России.

Остепнённые дубравы Республики Татарстан, в отличие от термофильных европейских лесов, примечательны отсутствием субсредиземноморских видов, низкой долей мезофитных неморальных («фагетальных») видов и большим количеством видов светолюбивых («бетулетальных», опушечных и лугово-степных). Подобные сообщества в разрезе изучения вопросов взаимодействия леса и степи обследовались С.И. Коржинским [6], Ю.Д. Клеоповым [7], М.В. Марковым [8], а с точки зрения лесорастительных условий дуба – Н.В. Напалковым [9]. Отдельные упоминания можно найти в работах С.А. Грибовой [10] и П.Л. Горчаковского [1]. Однако до настоящего времени нет четких указаний на синтаксономическую принадлежность данных типов сообществ. Недостаточный геоботанический материал не позволял ответить на этот вопрос, поэтому необходима оптимизация сбора данных. Для этого использовали методы моделирования потенциального распространения сообществ [11, 12], относимых к порядку *Quercetalia pubescenti-petraeae*.

Материалы и методики исследования

В качестве исходных данных для построения моделей нами использованы точки локаций геоботанических описаний сообществ, отнесенных к союзам *Aceri tatarici-Quercion* и *Lathyro pisiformis-Quercion roboris*. Это опубликованные данные из 78 локаций на территории Брянской, Белгородской, Курской областей [13, 14], а также Республики Башкортостан и Оренбургской области [15–17]. Часть данных составили сведения, хранящиеся в базах данных проекта European Vegetation Archive (EVA) [18] с территории Словакии, Румынии и Украины (84 геоботанических описания, отнесенных авторами к союзу *Aceri tatarici-Quercion*). Также нами экспертно отобраны геоботанические описания из базы данных Vegetation Database of Tatarstan [19], которые характеризовали сообщества, с высокой долей вероятности относимые к порядку *Quercetalia pubescenti-petraeae* (без отнесения их к какому-либо союзу), – 65 описаний.

В общей сложности для построения модели использовано 227 локаций сообществ ксеромезофитных дубрав (рис. 1).

В качестве абиотических предикторов использованы данные климатической модели WorldClim 2.0 (<http://www.worldclim.org>; [20]) и почвенной модели SoilGrids (<http://www.soilgrids.org>; [21]).

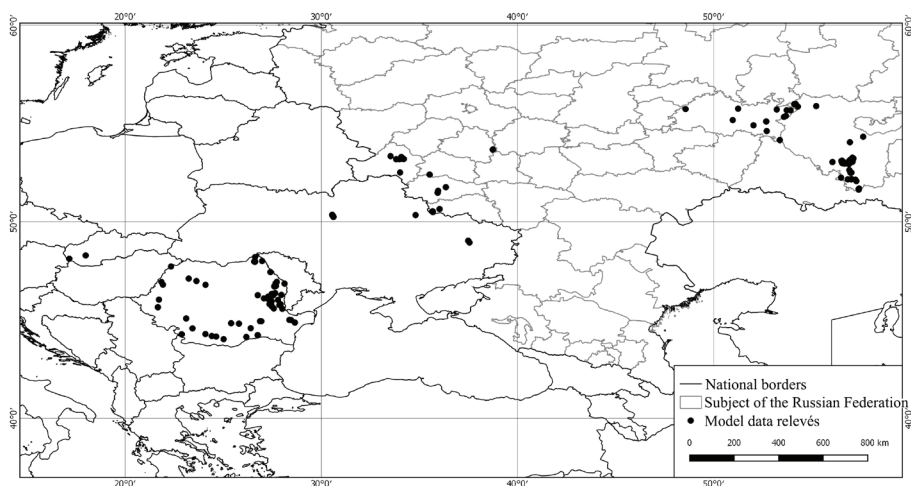


Рис. 1. Расположение геоботанических описаний
[Fig. 1. Location of the relevés]

Данные WorldClim содержат сведения о ежемесячных осадках, максимальных, минимальных и средних температурах, биоклиматические показатели и высоты над уровнем моря. Эта информация получена в виде сеток с разрешением в $30'' \times 30''$ ($\sim 1 \times 1$ км), что соответствует наибольшему доступному разрешению.

Сведения SoilGrids включают классы почв, физические и химические свойства почв с пространственным разрешением 250×250 м.

Для построения модели самой восточной части исследуемой территории (Татарстан и Башкортостан) использовались данные о лесном покрове проекта Global Forest Change с пространственным разрешением $1'' \times 1''$ (<https://earthenginepartners.appspot.com/science-2013-global-forest>; [22]). Пространственные данные подготовлены с помощью пакета QGIS 2.14 [23]. Для построения модели использовался метод максимальной энтропии, реализованный в программе Maxent (http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/; [24]), подробное руководство к которой доступно на русском языке по адресу: <http://gis-lab.info/qa/maxent.html>.

Первоначально построены две основные вероятностные модели: для климатических данных (mod1) и для почвенных данных (mod2). Значение p_{mod1} выражает степень пригодности климатических условий для данного типа сообществ, значение p_{mod2} – степень пригодности почвенных условий. Эти переменные могут быть также интерпретированы как вероятность обнаружения данного типа сообществ в конкретной географической точке. Затем основные модели комбинировались четырьмя способами. Для «оптимистической» модели (mod3) комбинация вероятностей для климатических и почвенных факторов рассчитана как

$$p_{mod3} = (p_{mod1} + p_{mod2}) - (p_{mod1} \times p_{mod2}). \quad (1)$$

Вероятность для «пессимистической» модели (mod4) рассчитывалась как произведение основных вероятностей:

$$p_{\text{mod4}} = p_{\text{mod1}} \times p_{\text{mod2}} \quad (2)$$

Для двух моделей (mod5 и mod6) вероятности, рассчитанные с учётом климата и почвы, объединены с коэффициентом присутствия лесов (лесного покрова – tcc), который варьирует от 0 до 1:

$$p_{\text{mod5}} = p_{\text{mod1}} \times p_{\text{mod2}} \times \text{tcc} \quad (3)$$

$$p_{\text{mod6}} = ((p_{\text{mod1}} + p_{\text{mod2}}) - (p_{\text{mod1}} \times p_{\text{mod2}})) \times \text{tcc} \quad (4)$$

Каждая модель калибровалась с использованием 75% данных и оценивалась по площади под ROC-кривой (AUC) с использованием оставшихся 25%.

Сравнение моделей проводилось попарно по критерию теста Делонга [25], статистически значимыми результатами принимались значения с $p\text{-value} \leq 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

По мнению Ferrier & Guisan [26], несмотря на нынешнюю популярность моделирования на уровне видов, при решении синтаксономических задач пространственное моделирование на уровне сообщества может быть значительно эффективнее. Для построения модели потенциального распространения ксеромезофитных дубрав мы приняли стратегию «собрать сначала, предсказать позже» [26], в которой полевые данные сначала подлежат классификации, упорядочиванию или агрегации для создания объектов или атрибутов на уровне сообществ. Эта стратегия имеет как свои преимущества, так и недостатки, подробно рассмотренные в работе S. Ferrier и A. Guisan [26]. Довольно большое количество положительных результатов моделирования по сценарию «собрать сначала, предсказать позже» показано в ряде исследований [27–32]. Мы можем привести только одну публикацию, где результаты моделирования по сценарию «собрать сначала, предсказать позже» оказались хуже результатов моделирования по сценарию «предсказать сначала, собрать позже» [33].

Целью моделирования являлось выявление локалитетов с наибольшей вероятностью обнаружения сообществ остепнённых дубрав. Для верификации полученных моделей с использованием заверочных полевых данных необходимо было выбрать модели с наилучшими статистическими показателями.

Все модели, в качестве предикторов для которых использовались данные климатической и почвенной модели (mod1, mod2, mod3, mod4), показали высокую точность – $\text{AUC} = 0,861\text{--}0,817$. Использование в качестве предиктора информации о наличии леса очень снижало точность моделей – до 0,582. При некоторых порогах модели, использующие информацию о лесном покрове, ведут себя хуже, чем случайный выбор ответа, поэтому в дальней-

шем отказались от их использования. При визуализации все четыре модели показали, что кроме тех субъектов, с территориях которых использованы данные для моделирования, сообщества, относимые к порядку *Quercetalia pubescenti-petraeae*, наиболее вероятно обнаружить в Чувашии, Самарской и Ульяновской областях, Ставропольском крае, на Украине и в Молдове в пределах лесостепной зоны Восточной Европы [34] (рис. 2).

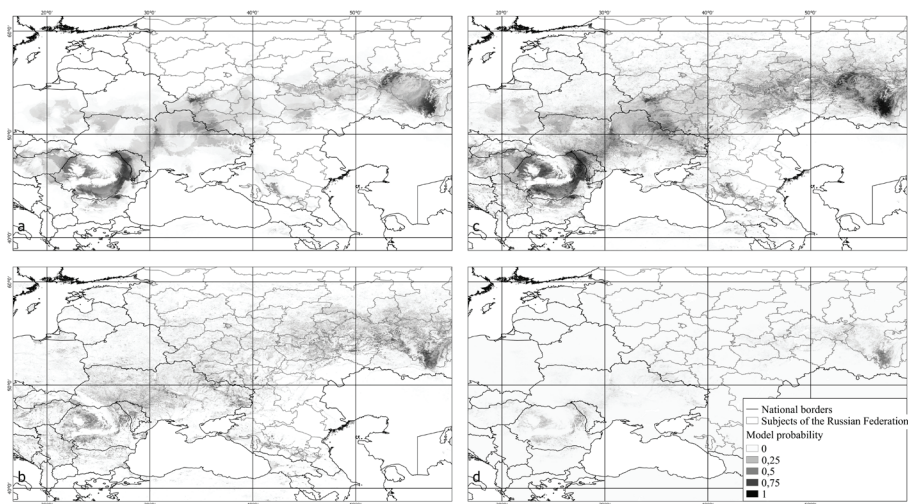


Рис. 2. Визуализация полученных моделей: *a* – mod1 (климатические данные); *b* – mod2 (почвенные данные); *c* – mod3 (комбинированная оптимистическая); *d* – mod4 (комбинированная пессимистическая)

[Fig. 2. Visualization of the models: *a* - mod1 (climatic data); *b* - mod2 (soil data); *c* - mod3 (combined optimistic); *d* - mod4 (combined pessimistic)]

Модели с наилучшими показателями AUC (mod3 и mod4) использованы для оценки наиболее вероятных мест обнаружения сообществ порядка *Quercetalia pubescenti-petraeae* в Татарстане (рис. 3). В соответствующих локалитетах выполнено 85 геоботанических описаний. Наличие прогнозных сведений о местообитаниях с высокой вероятностью обнаружения сообществ этого типа позволило оптимизировать процедуру выявления данных фитоценозов и в течение одного полевого сезона обследовать площадь порядка 30 000 км². Предварительная фитоценотическая обработка полученных данных указывает на принадлежность сообществ к союзу *Lathyro pisiformis-Quercion roboris* порядка *Quercetalia pubescenti-petraeae* и не выявляет сообществ, которые можно отнести к союзу *Aceri tatarici-Quercion*.

Для исследования полученных моделей в качестве «точек присутствия» использованы вновь выполненные геоботанические описания (см. рис. 3). Для «точек отсутствия» выбрано 4 135 геоботанических описаний из базы данных Vegetation Database of Tatarstan [19], не относящихся к дубравам.

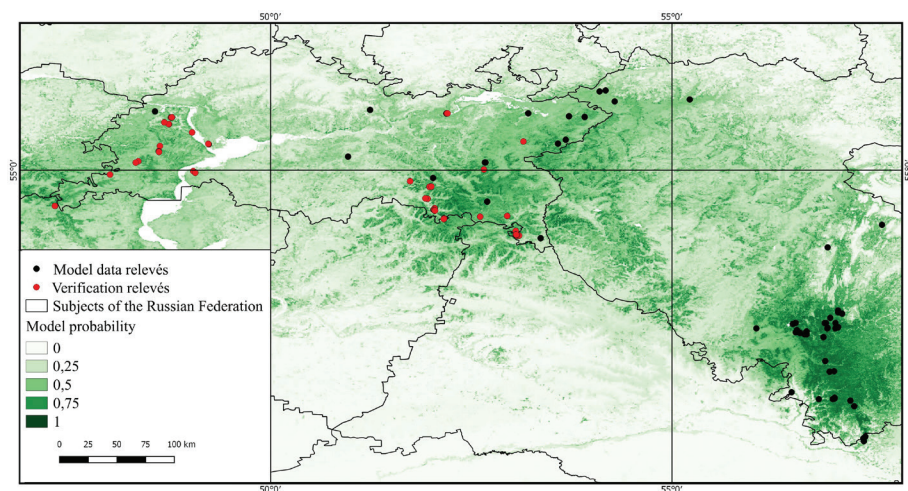


Рис. 3. Расположение заверочных геоботанических описаний
[Fig. 3. Location of the verification relevés]

Сравнение моделей проведено попарно по критерию теста Делонга [25] для двух коррелированных ROC-кривых (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Сравнение моделей (mod1–mod6) по критерию теста Делонга (p-value)
[Comparing of models (mod1–mod6) by the DeLong test (p-value)]

	mod1	mod2	mod3	mod4	mod5	mod6
mod1	–	0,510	0,122	0,232	0,000	0,000
mod2	0,510	–	0,019	0,008	0,000	0,000
mod3	0,122	0,019	–	0,917	0,000	0,000
mod4	0,232	0,008	0,917	–	0,000	0,000
mod5	0,000	0,000	0,000	0,000	–	0,059
mod6	0,000	0,000	0,000	0,000	0,059	–

Примечание. mod1 – климатические данные, mod2 – почвенные данные, mod3 – комбинированная оптимистическая, mod4 – комбинированная пессимистическая, mod5 – комбинированная оптимистическая с учётом лесного покрова, mod6 – комбинированная пессимистическая с учётом лесного покрова. Полужирным выделены статистически значимые отличия ($p < 0,05$).

[Note. mod1 - Climatic data, mod2 - Soil data, mod3 - Combined optimistic, mod4 - Combined pessimistic, mod5 - Combined optimistic with tree cover, mod6 - Combined pessimistic with tree cover. Statistically significant differences are in bold ($p < 0.05$)].

Модели mod1, mod2, mod3 и mod4 статистически значимо отличны от моделей mod5 и mod6. Вычисление статистической величины Z (табл. 2) позволяет выявить наиболее адекватную модель.

Анализ статистических характеристик показывает, что модель mod1, использующая в качестве предикторов данные климатических характеристик (WorldClim), обнаруживает лучшие результаты, чем модель mod2 (Z поло-

жительная) использующая в качестве предикторов данные почвенной модели (SoilGrids).

Таблица 2 [Table 2]

Сравнение моделей (mod1–mod6) по критерию теста Делонга (значение Z).

Знак статистик Z показывает адекватность моделей
[Comparing of models (mod1–mod6) by the DeLong test (Z value).
The Z sign shows which of the models is more adequate]

	mod1	mod2	mod3	mod4	mod5	mod6
mod1	–	0,659	–1,547	–1,195	5,402	5,881
mod2		–	–2,344	–2,669	4,614	4,975
mod3			–	0,104	6,406	6,966
mod4				–	6,406	6,494
mod5					–	1,887

Примечание. mod1 – климатические данные, mod2 – почвенные данные, mod3 – комбинированная оптимистическая, mod4 – комбинированная пессимистическая, mod5 – комбинированная оптимистическая с учётом лесного покрова, mod4 – комбинированная пессимистическая с учётом лесного покрова.

[Note. mod1 - Climatic data, mod2 - Soil data, mod3 - Combined optimistic, mod4 - Combined pessimistic, mod5 - Combined optimistic with tree cover, mod6 - Combined pessimistic with tree cover].

Вместе с тем, если мы используем в качестве предикторов комбинацию этих двух моделей (WorldClim и SoilGrids) – mod3 и mod4, то результат выглядит лучше, чем в mod1 (Z отрицательная), использующей только WorldClim. Сама форма комбинирования, рассчитанная по формуле (1) или формуле (2), не важна, поскольку статистически значимых различий между моделями mod3 и mod4 не обнаружено (значение p-value=0,917, что более 0,05).

Заключение

Использование механизма моделирования сообществ определенной синтаксономической принадлежности позволяет выявлять или с высокой долей вероятности предполагать отсутствие данного типа сообществ на определенной территории. Эту методику возможно использовать при работах на обширных и малоизученных в синтаксономическом отношении территориях для оптимизации полевых исследований. В случае ксеромезофитных дубовых лесов наилучшими оказались модели, использующие в качестве предикторов комбинации данных климатических и почвенных характеристик.

Литература

1. Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала // Труды Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. Вып. 59. Свердловск : РИСО УФАИ СССР, 1968. 207 с.
2. Korotkov K.O., Morozova O.V., Belonovskaja E.A. The USSR vegetation syntaxa prodromus. Moscow : Vilchek, 1991. 68 p.
3. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. 488 с.
4. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R.G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D.,

- Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. // Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. 2016. № 19, Suppl. 1. PP. 3–264. doi: 10.1111/avsc.12257
5. Семенищенков Ю.А. Широколиственные леса Европейской России в опубликованной иерархической флористической классификационной системе (Mucina et al., 2016): дискуссионные вопросы и нерешенные проблемы // Ботаника в современном мире. Труды XIV съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (г. Махачкала, 18–23 июня 2018 г.). Т. 2: Геоботаника. Ботаническое ресурсосведение. Интродукция растений. Культурные растения / под ред. А.Л. Буданцева. Махачкала : АЛЕФ, 2018. С. 131–134.
 6. Коржинский С.И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Казань : Типография Императорского университета, 1888. 253 с.
 7. Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев : Наукова думка, 1990. 352 с.
 8. Марков М.В. Лес и степь в условиях Закарья // Ученые записки Казанского университета. Сер. «Ботаника». 1935. Т. 95, кн. 7, вып. 2. С. 69–179.
 9. Напалков Н.В. Дубравы северо-восточной лесостепи. Казань : Таткнигоиздат, 1953. 144 с.
 10. Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. 236 с.
 11. Chapman D.S., Purse B.V. Community versus single-species distribution models for British plants // J. Biogeography. 2011. Vol. 38, № 8. PP. 1524–1535. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02517.x
 12. Potts A.J., Hedderson T.A., Franklin J., Cowling R.M. The Last Glacial Maximum distribution of South African subtropical thicket inferred from community distribution modelling // J Biogeography. 2013. Vol. 40, № 2. PP. 310–322. doi: 10.1111/j.1365-2699.2012.02788.x
 13. Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А. Сообщества класса *Quercio-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 в Судость-Деснянском междуречье (Брянская область) // Растительность России. 2008. № 13. С. 3–13.
 14. Семенищенков Ю.А., Полуянов А.В. Остепнённые широколиственные леса союза *Aceri tatarici-Quercion Zólyomi* 1957 на Среднерусской возвышенности // Растительность России. 2014. № 24. С. 101–123.
 15. Мартыненко В.Б., Ямалов С.М., Жигунов О.Ю., Филинов А.А. Растительность государственного природного заповедника «Шульган-Таш». Уфа : Гилем, 2005. 272 с.
 16. Мартыненко В.Б., Широких П.С., Мулдашев А.А., Соломещ А.И. О новой ассоциации остепнённых дубрав на Южном Урале // Растительность России. 2008. № 13. С. 49–60.
 17. Флора и растительность Национального парка «Башкирия» (синтаксономия, антропогенная динамика, экологическое зонирование) / Под ред. Б.М. Миркина. Уфа : АН РБ, Гилем, 2010. 512 с.
 18. Chytrý M., Hennekens S.M., Jiménez-Alfaro B., Knollová I., Dengler J., Jansen F., Landucci F., Schaminée J.H.J., Aćić S., Agrillo E., Ambarli D., Angelini P., Apostolova I., Attorre F., Berg C., Bergmeier E., Biurrun I., Botta-Dukát Z., Brisse H., Campos J.A., Carlón L., Čarni A., Casella L., Csiky J., Čuštěrevska R., Dajić Stevanović Z., Danihelka J., De Bie E., de Ruffray P., De Sanctis M., Dickoré W.B., Dimopoulos P., Dubyna D., Dziuba T., Ejrnæs R., Ermakov N., Ewald J., Fanelli G., Fernández-González F., Fitzpatrick U., Font X., García-Mijangos I., Gavilán R.G., Golub V., Guarino R., Haveman R., Indreica A.,

- Işık Gürsoy D., Jandt U., Janssen J.A.M., Jiroušek M., Kacki Z., Kavgaci A., Kleikamp M., Kolomiychuk V., Krstivojević Čuk M., Krstonošić D., Kuzemko A., Lenoir J., Lysenko T., Marcenò C., Martynenko V., Michalcová D., Moeslund J.E., Onyshchenko V., Pedashenko H., Pérez-Haase A., Peterka T., Prokhorov V., Rašomavičius V., Rodríguez-Rojó M.P., Rodwell J.S., Rogova T., Ruprecht E., Rusina S., Seidler G., Šibík J., Šilc U., Škvorec Z., Sopotlieva D., Stančić Z., Svenning J., Swacha G., Tsiripidis I., Turtureanu P.D., Uğurlu E., Uogintas D., Valachovič M., Vashenyak Y., Vassilev K., Venanzoni R., Virtanen R., Weekes L., Willner W., Wohlgemuth T., Yamalov S. European Vegetation Archive (EVA): An integrated database of European vegetation plots // *Applied Vegetation Science*. 2016. Vol. 19, № 1. PP. 173–180. doi: 10.1111/avsc.12191
19. Prokhorov V., Rogova T., Kozhevnikova M. Vegetation Database of Tatarstan // *Phytocoenologia*. 2017. Vol. 47, № 3. PP. 309–313. doi: 10.1127/phyto/2017/0172
20. Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: New 1×1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *International J. Climatology*. 2017. Vol. 37, № 12. PP. 4302–4315. doi: 10.1002/joc.5086
21. Hengl T., De Jesus J.M., MacMillan R.A., Batjes N.H., Heuvelink G.B.M., Ribeiro E., Samuel-Rosa A., Kempen B., Leenaars J.G.B., Walsh M.G., Gonzalez M.R. SoilGrids 1 km – global soil information based on automated mapping // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9, № 8. e105992. doi: 10.1371/journal.pone.0105992
22. Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., Thau D., Stehman S.V., Goetz S.J., Loveland T.R., Kommareddy A., Egorov A., Chini L., Justice C.O., Townshend J.R.G. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change // *Science*. 2013. Vol. 342. PP. 850–853. doi: 10.1126/science.1244693
23. QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System, 2018. Open Source Geospatial Foundation Project [Electronic resource]. URL: <http://qgis.osgeo.org> (accessed: 10.09.2018).
24. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological Modeling*. 2006. Vol. 190, № 3–4. PP. 231–259. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
25. DeLong E.R., DeLong D.M., Clarke-Pearson D.L. Comparing the areas under two or more correlated receiver operating characteristic curves: a nonparametric approach // *Biometrics*. 1988. Vol. 44. PP. 837–845. doi: 10.2307/2531595
26. Ferrier S., Guisan A. Spatial modelling of biodiversity at the community level // *J. Applied Ecology*. 2006. Vol. 43. PP. 393–404. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x
27. Elias R.B., Gil A., Silva L., Fernández-Palacios J.M., Azevedo E.B., Reis F. Natural zonal vegetation of the Azores Islands: characterization and potential distribution // *Phytocoenologia*. 2016. Vol. 46, № 2. PP. 107–123. doi: 10.1127/phyto/2016/0132
28. 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 modeling // *Biodiversity and Conservation*. 2002. Vol. 11. PP. 2309–2338. doi: 10.1023/A:1021374009951
29. Oo W.P., Koike F. Dry forest community types and their predicted distribution based on a habitat model for the central dry zone of Myanmar // *Forest Ecology and Management*. 2015. Vol. 358. PP. 108–121. doi: 10.1016/j.foreco.2015.09.006
30. Reger B., Häring T., Ewald J. The TRM Model of Potential Natural Vegetation in Mountain Forests // *Folia Geobotanica*. 2014. Vol. 49, № 3. PP. 337–359. doi: 10.1007/s12224-013-9158-0
31. Serrano A., González-Irusta J.M., Punzón A., García-Alegre A., Lourido A., Ríos P., Blanco M., Gómez-Ballesteros M., Druet M., Cristobo J., Cartes J.E. Deep-sea benthic habitats modeling and mapping in a NE Atlantic seamount (Galicia Bank) // *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2017. Vol. 126. PP. 115–127. doi: 10.1016/j.dsr.2017.06.003

32. Barker N.K.S., Slattery S.M., Darveau M., Cumming S.G. Modeling distribution and abundance of multiple species: Different pooling strategies produce similar results // *Ecosphere*. 2014. Vol. 5, № 12. PP. 1–24. doi: 10.1890/ES14-00256.1
33. Ko Ch.-Y., Schmitz O.J., Jetz W. The limits of direct community modeling approaches for broad-scale predictions of ecological assemblage structure // *Biological Conservation*. 2016. Vol. 201. PP. 396–404. doi: 10.1016/j.biocon.2016.07.026
34. Erdős L., Ambarlı D., Anenkhonov O.A., Bátori Z., Cserhalmi D., Kiss M., Kröel-Dulay G., Liu H., Magnes M., Molnár Z., Naqinezhad A., Semenishchenkov Yu. A., Tölgyesi C., Török P. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes // *Applied Vegetation Science*. 2018. Vol. 21. PP. 345–362. doi: 10.1111/avsc.12382

*Поступила в редакцию 21.02.2019 г.; повторно 16.05.2019 г.;
принята 15.08.2019 г.; опубликована 27.09.2019 г.*

Авторский коллектив:

Кожевникова Мария Владимировна – канд. биол. наук, зам. директора, Институт экологии и природопользования, Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Казанский (Приволжский) федеральный университет» (Россия, 420008, г. Казань, Кремлевская, 18).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-8771-5679>

E-mail: mvkozhevnikova@kpfu.ru

Прохоров Вадим Евгеньевич – канд. биол. наук, доцент кафедры общей экологии, Институт экологии и природопользования, Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Казанский (Приволжский) федеральный университет» (Россия, 420008, г. Казань, Кремлевская, 18).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-8166-7269>

E-mail: vadim.prokhorov@kpfu.ru

Савельев Анатолий Александрович – д-р биол. наук, профессор кафедры моделирования экологических систем, Институт экологии и природопользования, Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Казанский (Приволжский) федеральный университет» (Россия, 420008, г. Казань, Кремлевская, 18).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-6270-7744>

E-mail: Anatoly.Saveliev.aka.saa@gmail.com

For citation: Kozhevnikova MV, Prokhorov VE, Saveliev AA. Predictive modeling for the distribution of plant communities of the order *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;47:59-73. doi: 10.17223/19988591/47/5 In Russian, English Summary

Mariya V. Kozhevnikova, Vadim E. Prokhorov, Anatoly A. Saveliev

Kazan Federal University, Kazan, Russian Federation

Predictive modeling for the distribution of plant communities of the order *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933

The Braun-Blanquet method has been widely used by Russian researchers during recent years for the purposes of vegetation classification. In this context, some regions, such as the Republic of Bashkortostan, have been investigated in detail and their complete prodromes are available. However, for plant communities of other territories, including the Republic of Tatarstan, this work has just begun. The following two major questions are commonly faced by researchers when studying the syntaxonomic diversity of the territory: “Which of the already identified syntaxa are present in the

study area?” and “Where can they be found?”. In this paper, we showed and discussed one of the possible ways to answer the above questions.

Our research focused on xeromesophytic oak forests of the order *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933 that belong to the class *Quercetea pubescentis* Dozing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959 and occupy an area within the forest-steppe zone of Eastern Europe (40-60°N; 15-60°E). The obtained results add considerably to what is already known about the plant communities in the territory of the Republic of Tatarstan (54-57°N; 47-55°E). We based our model for potential distribution of xeromesophytic oak forests on the following strategy: “first collect, then predict”. According to this strategy, field data are first classified, arranged, or aggregated to further create objects or attributes at the community level. The initial data for model construction were the locations provided in the relevés for plant communities assigned to the alliances of *Aceri tatarici-Quercion* Zólyomi 1957 and *Lathyro pisiformis-Quercion roboris* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al. 2016 within the territories of Slovakia, Romania, Ukraine, and Russia (Kursk region, Bryansk region, Belgorod region, Republic of Tatarstan, Republic of Bashkortostan, and Orenburg region). A total of 227 relevés were analyzed (Fig. 1). The data of the WorldClim 2.0 and SoilGrids models were used as the abiotic predictors. To build a model of the easternmost part of the study area (Tatarstan and Bashkortostan), we employed the data on the forest cover from the Global Forest Change project. The spatial data were compiled with the help of the QGIS 2.14 package. The Maxent method was applied as a modeling algorithm. The main probability models using the climate and soil data as the predictors were combined in different ways, calibrated using 75% of the data, and assessed by area under the ROC curve (AUC) using the remaining 25%.

All models using the climate and soil model data as the predictors yielded highly accurate results - AUC=0.861-0.817. On the contrary, when the data on forest presence were used as the predictor, the accuracy of the models turned out to be significantly lower, up to 0.582. Furthermore, at some threshold values the models based on the forest cover data behaved worse than a random choice. At the stage of visualization, all models demonstrated that oak communities belonging to the order *Quercetalia pubescenti-petraeae* are most likely to be found in such areas of Russia as Bashkiria, Tatarstan, Chuvashia, Samara region, Ulyanovsk region, Belgorod region, Bryansk region, Kursk region, Belgorod region, Stavropol region (in the foothills of the Caucasus), as well as in Ukraine, Romania, and Moldova, which is in good agreement with the published data (Fig. 2). The models with the best AUC values were used to assess the suitable habitats of *Quercetalia pubescenti-petraeae* communities in Tatarstan (Fig. 3). We carried out 85 relevés at the localities where the probability of presence of the modeled communities in the territory of Tatarstan was the highest. The preliminary presence of the localities with the high probability of finding communities of a certain type allowed to optimize the procedure for detection of these phytocenoses and to investigate an area about 30 000 km² during a single field season. Further phytocoenotic processing of the obtained data confirmed that these plant communities belong to the order *Quercetalia pubescenti-petraeae*, the alliance *Lathyro pisiformis-Quercion roboris*. The analysis of the statistical characteristics of the obtained results revealed that the model using the data on climatic characteristics (WorldClim) as the predictors shows better results than the one using the soil data (SoilGrids) as the predictors (See Table 1). At the same time, combining these two models (WorldClim and SoilGrids) as the predictors showed better results than the model using only WorldClim. The very form of combination is unimportant, because no statistically significant differences were observed between the models (See Table 2). Therefore, it was concluded that using the mechanism for modeling communities of a certain syntaxonomic rank enables us to either register this type of communities within

the borders of a particular area or to suggest with high probability that they do not occur here. A similar approach can be helpful when studying vast and poorly known, in terms of syntaxonomic composition, territories for optimization of field research. In the case of xeromesophytic oak forests, the models based on the combination of climate and soil data as the predictors proved to be the most appropriate ones.

The paper contains 3 Figures, 2 Tables and 34 References.

Key words: Quercetea pubescentis; xeromesophytic oak forests; WorldClim; SoilGrids; Maxent; Republic of Tatarstan.

The authors declare no conflict of interest.

References

1. Gorchakovskiy PL. Rasteniya evropeyskikh shirokolistvennykh lesov na vostochnom predele ikh areala [Plants of European deciduous forests at the eastern border of their range]. *Trudy instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh Ural'skogo filiala AN SSSR* [Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Academy of Sciences of the USSR]. Vol. 59. Sverdlovsk: RISO UFAN SSSR Publ.; 1968. 207 p. In Russian
2. Korotkov KO, Morozova OV, Belonovskaja EA. The USSR vegetation syntaxa prodromus. Moscow: Vilchek Publ.; 1991. 68 p.
3. Mirkin BM, Naumova LG. Sovremennoye sostoyaniye osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti [Current state of the main concepts of vegetation science]. Ufa: ANRB, Gilem Publ.; 2012. 488 p. In Russian
4. Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat J, Raus T, Čarni A, Šumberová K, Willner W, Dengler J, García RG, Chytrý M, Hájek M, Di Pietro R, Yakushenko D, Daniëls FJA, Bergmeier E, Santos Guerra A, Ermakov N, Valachovič M, Schaminée JHJ, Lysenko T, Didukh YP, Pignatti S, Rodwell JS, Capelo J, Weber HE, Solomeshch A, Dimopoulos P, Aguiar C, Hennekens SM, Tichý L. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 2016;19(S1):3-264. doi: [10.1111/avsc.12257](https://doi.org/10.1111/avsc.12257)
5. Semenishchenkov YA. Shirokolistvennyye lesa Evropeyskoy Rossii v opublikovannoy iyerarkhicheskoy floristicheskoy klassifikatsionnoy sisteme (Mucina et al., 2016): diskussionnyye voprosy i nereshennyye problemy [Deciduous forests of the European Russia in a published "Hierarchical floristic classification system..." (Mucina et al., 2016): Discussion questions and unsolved problems]. In: *Botany in the modern world*. Proc. of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and the Conference "Botany in the Modern World" (Makhachkala, 18-23 June 2018). Vol. 2: Geobotany. Botanical resource research. Introduction of plants. Cultivated plants Budantsev AL, editor. Makhachkala: ALEF Publ.; 2018. pp. 131-134. In Russian [Electronic resource]. Available at: https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_RBO/XIV_RBO_Proceedings_T2.pdf (access 15.07.2019)
6. Korzhinskiy SI. Severnaya granitsa chernozemno-stepnoy oblasti vostochnoy polosy Evropeyskoy Rossii v botaniko-geograficheskom i pochvennom otnoshenii [The northern border of the chernozem-steppe region of the eastern strip of European Russia in botanical, geographical and soil terms]. Kazan: Imperial University Press; 1888. 253 p. In Russian
7. Kleopov YD. Analiz flory shirokolistvennykh lesov Evropeyskoy chasti SSSR [Analysis of the deciduous forest flora in the European part of the USSR]. Kiev: Naukova dumka Publ.; 1990. 352 p. In Russian
8. Markov MV. Les i step' v usloviyakh Zakam'ya [Forest and steppe in the Kama region]. *Uchenyye zapiski Kazanskogo universiteta. Ser. Botanika* [Proceedings of Kazan University. Series Botany]. 1935;95,7(2):69-179. In Russian

9. Napalkov NV. Dubravy severo-vostochnoy lesostepi [Oak forests of the north-eastern forest steppe]. Kazan: Tatknigoizdat Publ.; 1953. 144 p. In Russian
10. Gribova SA, Isachenko TI, Lavrenko EM. Rastitel'nost' Evropeyskoy CHasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 236 p. In Russian
11. Chapman DS, Purse BV. Community versus single-species distribution models for British plants. *J Biogeography*. 2011;38(8):1524-1535. doi: [10.1111/j.1365-2699.2011.02517.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02517.x)
12. Potts AJ, Hedderson TA, Franklin J, Cowling RM. The Last Glacial Maximum distribution of South African subtropical thicket inferred from community distribution modeling. *J Biogeography*. 2013;40(2):310-322. doi: [10.1111/j.1365-2699.2012.02788.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02788.x)
13. Bulokhov AD, Semenishchenkov YA. Communities of class *Quercio-Fagetia* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 in Sudost-Desna watershed area (Bryansk region). *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia*. 2008;13:3-13. In Russian
14. Semenishchenkov YA, Poluyanov AV. Steppified broad-leaved forests of the alliance *Aceri tatarici-Quercion* Zolyomi 1957 on the Middle-Russian Upland. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia*. 2014;24:101-123. In Russian
15. Martynenko VB, Yamalov SM, Zhigunov OY, Filinov AA. Rastitel'nost' gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "SHul'gan-Tash" [Vegetation of Shulgán-Tash State Nature Reserve]. Ufa: Gilem Publ.; 2005. 272 p. In Russian
16. Martynenko VB, Shirokikh PS, Muldashev AA, Solomeshch AI. On the new association of steppe oak forests on the South Urals. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia*. 2008;13:49-60. In Russian
17. *Flora i rastitel'nost' Natsional'nogo parka "Bashkiriya" (sintaksonomiya, antropogennaya dinamika, ekologicheskoye zonirovaniye)* [Flora and vegetation of Bashkiria National Park (Syntaxonomy, anthropogenic dynamics and ecological zoning)]. Mirkin BM, editor. Ufa: Gilem Publ.; 2010. 512 p. In Russian
18. Chytrý M, Hennekens SM, Jiménez-Alfaro B, Knollová I, Dengler J, Jansen F, Landucci F, Schaminée JHJ, Acic S, Agrillo E, Ambarli D, Angelini P, Apostolova I, Attorre F, Berg C, Bergmeier E, Biurrun I, Botta-Dukát Z, Brisse H, Campos JA, Carlón L, Čarni A, Casella L, Csiky J, Čuštěrevska R, Dajić Stevanović Z, Danihelka J, De Bie E, de Ruffray P, De Sanctis M, Dickoré WB, Dimopoulos P, Dubyna D, Dziuba T, Ejrnæs R, Ermakov N, Ewald J, Fanelli G, Fernández-González F, Fitzpatrick U, Font X, García-Mijangos I, Gavilán RG, Golub V, Guarino R, Haveman R, Indreica A, Işık Gürsoy D, Jandt U, Janssen JAM, Jiroušek M, Kacki Z, Kavgaci A, Kleikamp M, Kolomiychuk V, Krstivojević Čuk M, Krstonošić D, Kuzemko A, Lenoir J, Lysenko T, Marcenò C, Martynenko V, Michalčová D, Moeslund JE, Onyshchenko V, Pedashenko H, Pérez-Haase A, Peterka T, Prokhorov V, Rašomavičius V, Rodríguez-Rojas MP, Rodwell JS, Rogova T, Ruprecht E, Rusina S, Seidler G, Šibík J, Šilc U, Škvorc Z, Sopotlieva D, Stančić Z, Svenning J, Swacha G, Tsiropidis I, Turetuianu PD, Uğurlu E, Uogintas D, Valachovič M, Vashenyak Y, Vassilev K, Venanzoni R, Virtanen R, Weekes L, Willner W, Wohlgemuth T, Yamalov S. European Vegetation Archive (EVA): An integrated database of European vegetation plots. *Applied Vegetation Science*. 2016;19(1):173-180. doi: [10.1111/avsc.12191](https://doi.org/10.1111/avsc.12191)
19. Prokhorov V, Rogova T, Kozhevnikova M. Vegetation Database of Tatarstan. *Phytocoenologia*. 2017;47(3):309-313. doi: [10.1127/phyto/2017/0172](https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0172)
20. Fick SE, Hijmans RJ. WorldClim 2: New 1×1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International J Climatology*. 2017;37(12):4302-4315. doi: [10.1002/joc.5086](https://doi.org/10.1002/joc.5086)
21. Hengl T, De Jesus JM, MacMillan RA, Batjes NH, Heuvelink GBM, Ribeiro E, Samuel-Rosa A, Kempen B, Leenaars JGB, Walsh MG, Gonzalez MR. SoilGrids1km - global soil information based on automated mapping. *PLoS ONE*. 2014;9(8):e105992. doi: [10.1371/journal.pone.0105992](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105992)

22. Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO, Townshend JRG. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*. 2013;342:850-853. doi: [10.1126/science.1244693](https://doi.org/10.1126/science.1244693)
23. QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System, 2018. Open Source Geospatial Foundation Project. [Electronic recourse]. Available at: <http://qgis.osgeo.org> (accessed 10.09.2018).
24. Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*. 2006;190(3-4):231-259. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026)
25. DeLong ER, DeLong DM, Clarke-Pearson DL. Comparing the areas under two or more correlated receiver operating characteristic curves: A nonparametric approach. *Biometrics*. 1988;44:837-845. doi: [10.2307/2531595](https://doi.org/10.2307/2531595)
26. Ferrier S, Guisan A. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *J Applied Ecology*. 2006;43:393-404. doi: [10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x)
27. Elias RB, Gil A, Silva L, Fernández-Palacios JM, Azevedo EB, Reis F. Natural zonal vegetation of the Azores Islands: Characterization and potential distribution. *Phytocoenologia*. 2016;46(2):107-123. doi: [10.1127/phyto/2016/0132](https://doi.org/10.1127/phyto/2016/0132)
28. 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 modeling. *Biodiversity and Conservation*. 2002;11:2309-2338. doi: [10.1023/A:1021374009951](https://doi.org/10.1023/A:1021374009951)
29. Oo WP, Koike F. Dry forest community types and their predicted distribution based on a habitat model for the central dry zone of Myanmar. *Forest Ecology and Management*. 2015;358:108-121. doi: [10.1016/j.foreco.2015.09.006](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.09.006)
30. Reger B, Häring T, Ewald J. The TRM Model of Potential Natural Vegetation in Mountain Forests. *Folia Geobotanica*. 2014;49(3):337-359. doi: [10.1007/s12224-013-9158-0](https://doi.org/10.1007/s12224-013-9158-0)
31. Serrano A, González-Irusta JM, Punzón A, García-Alegre A, Lourido A, Ríos P, Blanco M, Gómez-Ballesteros M, Druet M, Cristobo J, Cartes JE. Deep-sea benthic habitats modeling and mapping in a NE Atlantic seamount (Galicia Bank). *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2017;126:115-127. doi: [10.1016/j.dsr.2017.06.003](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.06.003)
32. Barker NKS, Slattery SM, Darveau M, Cumming SG. Modeling distribution and abundance of multiple species: Different pooling strategies produce similar results. *Ecosphere*. 2014;5(12):1-24. doi: [10.1890/ES14-00256.1](https://doi.org/10.1890/ES14-00256.1)
33. Ko Ch-Y, Schmitz OJ, Jetz W. The limits of direct community modeling approaches for broad-scale predictions of ecological assemblage structure. *Biological Conservation*. 2016;201:396-404. doi: [10.1016/j.biocon.2016.07.026](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.07.026)
34. Erdős L, Ambarlı D, Anenkhonov OA, Bátori Z, Cserhalmi D, Kiss M, Kröel-Dulay G, Liu H, Magnes M, Molnár Z, Naqinezhad A, Semenishchenkov YA, Tölgyesi C, Török P. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science*. 2018;21:345-362. doi: [10.1111/avsc.12382](https://doi.org/10.1111/avsc.12382)

Received 21 February 2019; Revised 16 May 2019;
Accepted 15 August 2019; Published 27 September 2019

Author info:

Kozhevnikova Mariya V, Cand. Sci. (Biol.), Deputy Director of the Institute of Environmental Sciences, Kazan Federal University, 18 Kremlevskaya Str., Kazan 420008, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-8771-5679>

E-mail: mvkozhevnikova@kpfu.ru

Prokhorov Vadim E, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of General Ecology, Institute of Environmental Sciences, Kazan Federal University, 18 Kremlevskaya Str., Kazan 420008, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-8166-7269>

E-mail: vadim.prokhorov@kpfu.ru

Saveliev Anatoly A, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Ecosystem Modeling, Institute of Environmental Sciences, Kazan Federal University, 18 Kremlevskaya Str., Kazan 420008, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-6270-7744>

E-mail: Anatoly.Saveliev.aka.saa@gmail.com