



**UNIVERSITY
OF LATVIA**

**Summary
of Doctoral Thesis**

**Promocijas darba
kopsavilkums**

Andris Avotiņš

**CONSERVATION
ECOLOGY OF OWLS
REGULARLY BREEDING
IN LATVIA**

**LATVIJĀ REGULĀRI LIGZDOJOŠO
PŪČU AIZSARDZĪBAS EKOLOĢIJA**

Riga 2023



**UNIVERSITY
OF LATVIA**

FACULTY OF BIOLOGY

Andris Avotiņš

**CONSERVATION ECOLOGY
OF OWLS REGULARLY BREEDING
IN LATVIA**

SUMMARY OF DOCTORAL THESIS

Submitted for the degree of Doctor of Biology
Subfield of Zoology

Rīga 2023

The doctoral thesis was carried out: at the Chair of Zoology and Animal Ecology, Faculty of Biology, University of Latvia, from 2015 to 2023.

The thesis contains the introduction, seven chapters, acknowledgments, and a reference list.

Form of the thesis: a collection of articles/research papers in zoology.

Supervisor: *Dr. biol.*, asoc. prof. **Ainārs Auniņš**

Reviewers:

- 1) *Dr. biol.*, prof. **Indriķis Krams**
- 2) *Dr. biol.* **Jānis Ozoliņš**
- 3) *PhD biol.*, prof. **Toni Laaksonen**

The thesis will be defended at the public session of the Doctoral Committee of Biology, University of Latvia, at 14:30 on December 7, 2023, University of Latvia Academic centre House of Nature, Jelgavas iela 1, Riga.

The thesis is available at the Library of the University of Latvia, Kalpaka blvd. 4.

Chairman of the Doctoral Committee
Guntis Brūmelis

Secretary of the Doctoral Committee
Vita Rovīte

© University of Latvia, 2023
© Andris Avotiņš, 2023

ISBN 978-9934-36-108-1

ISBN 978-9934-36-109-8 (PDF)

ANNOTATION

The author analysed some aspects important in the conservation ecology of owls in Latvia between 1990 and 2021. This analysis includes owl diet, population dynamics of the main owl prey items (small mammals), owl breeding performance and population trends, as well as species distribution modeling together with site prioritisation for conservation. The last set of analyses was first developed on the Pygmy Owl and further applied to other owl species and also to woodpeckers, as these taxonomic groups are ecologically associated. Thus, allowing for a broader ecological perspective for evaluation of forest protection in Latvia and of the existing conservation area network.

The populations of small mammals showed cyclicity in the late 20th and early 21st centuries, but cycles have been dampened since approximately 2004. This had different numeric responses in different owl species, with stronger declines in more vole-specialised and forest-dwelling species. Owl habitat suitability revealed an association of habitats with higher vole densities and preference for owls, indicating cumulative effects of land use and habitat management on owls directly and via pressures on voles. Therefore, the spatially explicit importance of habitat conservation for owl protection was suggested by site prioritisation for conservation.

The majority of priority sites for owl and woodpecker conservation were outside existing nature conservation areas. Furthermore, more than 37% of forests in nature conservation areas appeared to have low importance for mature and less-managed forest specialist owls and woodpeckers. Analysis of preference and priority sites for species conservation location suggested the most suitable conservation regime being nature reserve and strict nature reserve with forbidden forestry.

The thesis is one of few studies on owl ecology in the boreo-nemoral region and the first one during a prolonged period of dampened small mammal populations. Furthermore, the introduced conservation planning approach can be extended to broader regions and other ecosystems (with appropriate model species selection).

CONTENTS

ANNOTATION	3
INTRODUCTION	6
Topicality of the study	6
Scientific novelty	6
The hypothesis of the thesis	7
Aim of the thesis	7
Tasks of the thesis	7
List of original publications	7
Other articles related to populations of owls or habitat suitability analysis or site prioritisation and selection for conservation	8
Conference presentations related to populations of owls or habitat suitability analysis or site prioritisation and selection for conservation	9
Practical applications of the thesis results	10
Projects during the doctoral thesis preparation (related to owls or biodiversity conservation)	11
1. THEORETICAL BACKGROUND	12
1.1. Owls in Latvia	12
1.2. Importance of voles in ecosystems and owl population processes	14
1.3. The role of owls in nature conservation	15
1.4. The Natura 2000 network and forest conservation in Latvia ...	16
1.5. Species distribution modelling and site prioritisation for conservation	18
2. MATERIALS AND METHODS	20
2.1. Population dynamics of the main owl prey – the small mammals (Article I)	20
2.2. Diet and food niche of owls (Articles I and II)	20
2.3. Population size dynamics and breeding performance of owls (Article I)	21
2.4. Pan-European comparison of diet and breeding performance of the Ural Owl (Article II)	22

2.5. Habitat suitability analysis (Articles III and IV)	22
2.5.1. Presence data	22
2.5.2. Ecogeographical layers	22
2.5.3. Bias layer	23
2.5.4. MaxEnt presets and model selection	23
2.6. Prioritisation for conservation (Article III)	24
2.7. Evaluation of the existing conservation area network (Article III)	25
3. RESULTS	26
3.1. Population dynamics of the small mammals (Article I)	26
3.2. Owl breeding season diet (Article I)	27
3.3. Owl population change (Article I)	28
3.4. Owl breeding performance (Article I)	30
3.5. Pan-European comparison of Ural Owl's diet and brood size (Article II)	31
3.6. Habitat suitability and priority sites for GLAPAS conservation (Article III and IV)	32
3.7. Evaluation of the existing conservation area network (Article III)	33
4. FURTHER APPLICATION OF HABITAT SUITABILITY ANALYSIS AND CONSERVATION AREA EVALUATION WORKFLOW IN THE PRACTICAL NATURE CONSERVATION	35
4.1. Habitat suitability distribution and priority sites for conservation	35
4.2. Evaluation of the existing conservation area network	37
5. DISCUSSION	39
5.1. Small mammals	39
5.2. Numerical response of owls to small mammals	40
5.3. Habitat conservation, protected areas, and forestry	43
5.3.1. The GLAPAS example	43
5.3.2. Evaluation of species'-habitat and forest conservation ...	44
CONCLUSIONS	47
ACKNOWLEDGEMENTS	49
REFERENCES	99

INTRODUCTION

Topicality of the study

The importance of evidence-based practice in biodiversity conservation is well known. Nevertheless, access to necessary evidence is challenging (Sutherland et al., 2004; Stewart et al., 2005; Gutzat and Dormann, 2020; Hoffmann, 2022; Angelstam et al., 2023). In this study, I provide an ecological niche analysis-based workflow for site prioritisation for natural capital management planning. As a model organism examined while developing the workflow, I use a mature forest specialist species – Eurasian Pygmy Owl *Glaucidium passerinum*. For practical conservation needs, I applied the workflow on a group of species with various levels of habitat specialisation with many recognised as biodiversity indicators and nature conservation umbrella species – owls (Sergio et al., 2006, 2005; Korpimäki and Hakkarainen, 2012; Brambilla et al., 2013; Rueda et al., 2013; Pakkala et al., 2014; Penteriani and del Mar Delgado, 2019). Due to high ecological association of owls and woodpeckers and high biodiversity indicator value of the latter (Angelstam and Mikusinski, 1994; Fayt, 2004; Bobiec et al., 2005; Virkkala, 2006; Czeszczewik, 2009; Rueda et al., 2013; Pakkala et al., 2014; Virkkala et al., 2022) in fourth chapter of thesis, I evaluated results on both groups, thus covering the majority of most important forest conservation umbrella bird species.

To reduce noisy interpretations of habitat suitability analysis due to the strong functional and numerical response of owls to the availability of their main prey – voles (see Ratajč et al., 2022 and Avotins et al., 2023, and references therein), this association was investigated. My research proves the depletion of the population cycles of small mammals in Latvia, highlighting the importance of taking into account predator-prey relationships in species conservation planning.

Scientific novelty

This study is the first from the boreo-nemoral region to quantify the effects of depleted small mammal populations on the dynamics of owl population size and breeding performance. One of the important results suggests a strong carry-over effect of the abundance of small mammals in the previous autumn on the breeding performance of the Eagle Owl. Habitat association of the most important small mammals for the owl species with declining populations or negative trends in breeding performance, correspond to the most important habitats for owls, suggesting the importance of habitat conservation.

The developed workflow not only provides an evaluation of habitat suitability but also provides evidence for the importance of different conservation regimes with respect to forestry restrictions, thus evaluating the existing nature conservation network. Furthermore, the implementation of the workflow covering six owl and seven woodpecker species should be considered a comprehensive

result of forest prioritisation for nature conservation. Besides, this approach can be extended to other ecosystems and wider regions.

The hypothesis of the thesis

Owl species with a higher level of specialisation on the voles and narrower food niches have a stronger negative numerical response to the dampening of the small mammal population cycles. These species are more associated with certain habitat or landscape features, that need to be conserved, in order to protect the owl species and ecosystem values indicated by them.

Aim of the thesis

The overarching aim of the thesis is to provide an information basis for better nature conservation planning and management of natural capital in Latvia, using owls as model organisms.

Tasks of the thesis

The following tasks were defined:

1. To quantify the dynamics of owl population change at the national level and to describe their breeding performance.
2. To analyse the importance of the dampening of the small mammal population cycles on owl populations.
3. To develop and test a workflow for ecologically meaningful spatially explicit conservation planning.
4. To suggest priority areas for forest biodiversity conservation while evaluating the importance of existing nature conservation regimes.

List of original publications

This thesis is based on the following articles:

- I **Avotins, A.**, Avotins sen., A., Kerus, V., Aunins, A., 2023. Numerical Response of Owls to the Dampening of Small Mammal Population Cycles in Latvia. *Life* 13, 572. doi:10.3390/life13020572.
- II Vrezec, A., Saurola, P., **Avotins, A.**, Kocijančič, S., Sulkava, S., 2018. A comparative study of Ural Owl *Strix uralensis* breeding season diet within its European breeding range, derived from nest box monitoring schemes. *Bird Study*. doi:10.1080/00063657.2018.1553026.
- III **Avotins, A.**, Kerus, V., Aunins, A., 2022a. National scale habitat suitability analysis to evaluate and improve conservation areas for a mature forest specialist species. *Global Ecology and Conservation* 38. doi:10.1016/j.gecco.2022.e02218.
- IV **Avotins, A.**, Kerus, V., Aunins, A., 2022b. Ecogeographical variable dataset for species distribution modelling, describing forest landscape in Latvia, 2017. Data in Brief 44. doi:10.1016/j.dib.2022.108509.

Other articles related to populations of owls or habitat suitability analysis or site prioritisation and selection for conservation

- Di Marzio, A., **Avotins, A.**, Ķemere, M., Šķērstiņa, R., 2023. Fluorescence in European owls. *Annales Zoologici Fennici* 60: 31–51. doi: 10.5735/086.060.0106.
- Reihmanis, J., **Avotiņš, A.**, 2022. Kā klājas tiem, kas barības ķēdes augšgalā? Atbildes, ko sniedz plēsīgo putnu monitorings. *Putni dabā* 2022/1: 40–43.
- Bergmanis, M., Priednieks, J., **Avotiņš, A.**, Priedniece, I., 2021. Mazā dzeņa *Dryobates minor*, vidējā dzeņa *Leiopicus medius*, baltmugurdzeņa *Dendrocopos leucotos*, dižraibā dzeņa *Dendrocopos major*, trīspirkstu dzeņa *Picoides tridactylus*, melnās dzilnas *Dryocopus martius* un pelēkās dzilnas *Picus canus* aizsardzības plāns. Rīga.
- Reihmanis, J., **Avotiņš, A.**, 2021. Plēsīgo putnu monitorings 2020. gadā. *Putni dabā* 2021/1: 29–33.
- Avotiņš jun., A.**, Reihmanis, J., 2020. Plēsīgo putnu monitorings 2019. gadā. *Putni dabā* 2020/1: 12–16.
- Avotiņš jun., A.**, 2019. Apodziņa *Glaucidium passerinum*, bikšainā apoga *Aegolius funereus*, meža pūces *Strix aluco*, urālpūces *Strix uralensis*, ausainās pūces *Asio otus* un ūpja *Bubo bubo* aizsardzības plāns plāns. Rīga.
- Avotiņš jun., A.**, Reihmanis, J., 2019. Plēsīgo putnu monitoringā iegūtas ziņas par 18 sugu populācijas pārmaiņu rādītājiem. *Putni dabā* 2019/1: 14–17.
- Aunins, A., **Avotins, A.**, 2018. Ekoloģiskās nišas un biotopu piemērotības modeļi – rīks dabas aizsardzībā un vides plānošanā, in: Aigars, J. (Ed.), Latvijas ekosistēmu dinamika klimata ietekmē. LU Akadēmiskais apgāds, Rīga, pp. 70–73.
- Aunins, A., **Avotins, A.**, 2018. Impact of military activities on bird species considered to benefit from disturbances: an example from an active military training area in Latvia. *Ornis Fennica* 95: 15–31.
- Avotiņš jun., A.**, Reihmanis, J., 2018. Noslēgusies ceturtā plēsīgo putnu monitoringa sezona. *Putni dabā* 2018/1: 18–20.
- Avotiņš jun., A.**, Ķerus, V., 2018. Aicinām pārbaudīt pļavu tilbītes iespējamās ligzdošanas vietas. *Putni dabā* 2018/1: 8–9.
- Avotiņš jun., A.**, Reihmanis, J., 2017. Ligzdojošo plēsīgo putnu fona monitorings 2016. gadā. *Putni dabā* 2017/1: 15–17.
- Avotiņš jun., A.**, Reihmanis, J., 2016. Ligzdojošo plēsīgo putnu fona monitorings 2014–2015. *Putni dabā* 2016/1: 16–18.
- Avotiņš jun., A.**, 2015 Putnu dzīvotņu aizsardzība Rāznas nacionālajā parkā. *Putni dabā* 2015/3: 4–9.

Conference presentations related to populations of owls or habitat suitability analysis or site prioritisation and selection for conservation

- Avotins, A.,** Vinogradovs, I., Aunins, A., 2023. (oral) Observed and modelled species distribution and population size: challenges and gains. 81st international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 01.2023.
- Avotins, A.,** Avotins sen., A., Ķerus, V., Aunins, A., 2023. (oral) Numerical response of owls to dampening of the population cycles of the small mammals in Latvia. 81st international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 01.2023.
- Avotins, A.,** Bergmanis, M., Priednieks, J., Ķerus, V., Aunins, A., 2023. (oral) Distribution modelling of owls and woodpeckers to evaluate forest conservation in Latvia. 81st international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 01.2023.
- Avotins, A.,** 2023. (oral) Examples of biodiversity and soil distribution modelling with UL NMI cluster. 81st international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 01.2023.
- Di Marzio, A., **Avotins, A.,** Ķemere, M., Šķērstiņa, R., Di Marzio, G., 2023 (oral) Fluorescence in European Owls. 81st international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 01.2023.
- Avotins, A.,** Priednieks, J., Bergmanis, M., Aunins, A., 2022. (oral) Modelling Owl and Woodpecker habitat suitability to evaluate forest conservation in Latvia. 11th international conference on biodiversity research, Daugavpils, 10.2022.
- Daknis, P., Elferts, D., **Avotiņš, A.,** Kalvāns, A., 2022. (oral) Evaluation of LiDAR data utility in search for large nests. 11th international conference on biodiversity research, Daugavpils, 10.2022.
- Daknis, P., Elferts, D., **Avotiņš, A.,** Kalvāns, A., 2020. (oral) LiDAR datu pielietojuma lietderības izvērtējums lielo ligzdu meklēšanā. 80th international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2022.
- Avotiņš, A.,** Auniņš, A., Reihmanis, J., 2020. (oral) Latvijas plēsīgo putnu populāciju lielumi un pārmaiņu rādītāji Putnu direktīvas 12. panta ziņojumam (2013–2018). 79th international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2020.
- Avotins, A.,** Aunins, A., 2019. (oral) When is it going to be enough? The Owl perspective for Latvian Woodlands. Problems in Biodiversity Conservation in the Baltic Forests and Possible Solution, Rīga, 25.11.2019.
- Avotiņš, A.,** 2019. (oral) Aizsargājamās dabas teritorijas, mežsaimniecības aprobežojumi un *Aichi* biodaudzveidības mērķi mežos: trūkumi dabas teritorijās un iespējas valsts līmeņa plānošanā ar dzīvotņu piemērotības modelēšanu. 78th international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2019.

- Avotiņš, A.**, 2018. (oral) Priority sites for forest dwelling owl protection: evaluation of habitat suitability. *Forestry and Biodiversity: International Perspectives on Trade-offs, Problems and Solutions*, Rīga, 05.–07.12.2018.
- Avotins, A., Aunins, A.**, 2018. (oral) Factors prevailing distribution of Eurasian Pygmy Owl and setting conservation priorities in Latvia. 5th European Congress of Conservation Biology, Jyväskylä, Finland, 12.–15.06.2018.
- Avotiņš jun., A., Auniņš, A.**, 2018. (oral) Apodziņa *Glaucidium passerinum* sastopamību noteicošie faktori un aizsardzībai prioritārās teritorijas. 77th international conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2018.
- Avotiņš jun., A., Ignatjevs, V., Avotiņš sen., A., Auniņš, A.**, 2018 (oral) Pūču barības atlieku pielietojamība siko zīdītāju sastopamības pārmaiņu nodrošināšanā. 77th international conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2018.
- Avotiņš jun., A., Ignatjevs, V., Ūlands, D., Rozenfelde, M., Zilgalvis, M., Auniņš, A.**, 2017. (oral) Pirmie rezultāti meža un ausainās pūces, urālpūces, bikšainā apoga un apodziņa konstatēšanas iespējamības izmaiņu analizē. 76th international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2017.
- Avotiņš jun., A., Auniņš, A., Avotiņš sen., A., Grandāns, G., Ļoļāns, U.**, 2016. (oral) Population estimates and distribution of Tawny Owl, Ural Owl, Pygmy Owl and Long-Eared Owl in Latvia: habitat based analysis. 4th International Symposium “Research and Protection of Birds of Prey & Black Stork in the Baltic Region”, Medņuriests, Latvija, 03.2016.
- Avotiņš jun., A., Auniņš, A., Avotiņš sen., A., Grandāns, G., Ļoļāns, U.**, 2016. (oral) Latvijā biežāk ligzdojošo pūču sugu populācijas izmaiņas un pēc biotopu sastopamības aprēķinātā populācija. 75th international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2016.
- Reihmanis, J., **Avotiņš, A.**, 2015. (poster) A new raptor monitoring scheme for Latvia: methodology and lessons from the first year. EURAPMON final conference, Sierra Espuña Natural Park, 09.–11.03.2015.

Practical applications of the thesis results

The most important application of this thesis is the official approval of the conservation action plans for six owl and seven woodpecker species in Latvia. These two documents contain the results of habitat suitability analysis, site prioritisation for species conservation and evaluation of the existing nature conservation network in Latvia. This is important as documents are not only officially approved, but they are also at least partially implemented, resulting in mandatory detailed site inventories before industrial development (e.g. wind-farms) and more stringent spatial planning procedures. Furthermore, these results are implemented through several nationally funded projects for Eagle Owl conservation. Slightly modified approaches are used in conservation planning in fisheries (project “Research of marine protected habitats in EEZ and determination of the necessary conservation status in Latvia” LIFE19 NAT/LV/000973 “Life Reef”) and bird species evaluation for conservation and threatened status

(project “Threatened species in Latvia: improved knowledge, capacity, data and awareness” LIFE19GIE/LV/000857 “Life for Species”).

Besides above, the implementation of the habitat suitability modelling and site prioritisation workflow for dozens of bird and tens of other animal species is introduced in two project proposals aiming at broader analysis and suggestions for more robust nature conservation network evaluation and suggestions of most important sites for targeted nature conservation.

Projects during the doctoral thesis preparation (related to owls or biodiversity conservation)

1. Improvement of monitoring methods and habitat suitability analysis of Northern Goshawk *Accipiter gentilis*, joint stock company Latvian State forests, 2023- currently, project leader, data analyst.
2. Research of marine protected habitats in EEZ and determination of the necessary conservation status in Latvia, LIFE19 NAT/LV/000973, 2022 – currently, researcher.
3. Threatened species in Latvia: improved knowledge, capacity, data and awareness, LIFE19GIE/LV/000857, 2021 – currently, expert.
4. Monitoring for Birds of Prey and Owls, State biodiversity monitoring program, 2014 – currently, project leader, expert.
5. Species conservation action plan for species group Woodpeckers, a part of EU cohesion fund project No. 5.4.2.1/16/I/001, 2019-2020, data analyst.
6. Analysis of bird populations for the report of Article 12 of the Birds Directive, State funded, 2019, data analyst.
7. Bird populations in Latvia’s *Natura 2000* sites, State funded, 2017-2019, expert, data analyst.
8. Species conservation action plan for species group Owls, a part of EU cohesion fund project No. 5.4.2.1/16/I/001, 2017–2019, project leader, data analyst.
9. Information on the specially protected species Northern Birch Mouse *Sicista betulina*, Latvian environmental protection fund administration, 2016–2017, project leader, data analyst.
10. The value and dynamic of Latvia’s ecosystems under changing climate “EVIDEnT”, State research program for 2014–2017, 2016-2018, scientific assistant.

1. THEORETICAL BACKGROUND

1.1. Owls in Latvia

Of 13 owl species ever recorded in Latvia, only six are regularly (on an annual basis) breeding – Eurasian Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* (hereinafter, GLAPAS), Boreal Owl *Aegolius funereus* (AEGFUN), Long-eared Owl *Asio otus* (ASIOTU), Tawny Owl *Strix aluco* (STRALU), Ural Owl *Strix uralensis* (STRURA), Eagle Owl *Bubo bubo* (BUBBUB). Most of those species are mainly nocturnal (with the exception of GLAPAS, which is crepuscular) with a hidden lifestyle. Therefore, these species were poorly studied until the second half of 20th century in Europe (see Mikkola, 1983 for an overview) and even later in Latvia (see Avotiņš jun., 2019 for an overview). Many comprehensive studies detailing breeding biology, population ecology, as well as habitat selection and even nature conservation planning have been published since then, particularly from the boreal zone of Northern Europe (see Korpimäki and Hakkarainen, 2012; Mebs and Scherzinger, 2000; Mikkola, 1983; Penteriani and del Mar Delgado, 2019 for overview). However, very few studies are from the boreo-nemoral region, particularly the Baltic States, including Latvia. The onset of owl studies in Latvia can be dated to the late 1980s, when the first sample areas with nocturnal census and nest searches were established (Avotiņš sen., 2000, 1999a, 1999b, 1996, 1991, 1990a, 1990b, 1989; Avotiņš sen. et al., 1999; Avotiņš sen. and Ķemlers, 1993). These formed the knowledge basis and foundation for population monitoring nowadays (Avotiņš and Reihmanis, 2020), citizen science projects and this thesis.

Table 1

Population size, short-term, long-term change of population size and Red List category (based on Eionet, 2020 and Ķerus et al., 2021)

Species	Population size (95% CI)	Short-term trend (2007–2018)	Long-term trend (period)	Red List category
GLAPAS	5883 (3671–9464)	–23%	–58% (2003–2018)	Vulnerable
AEGFUN	1991 (1088–3651)	77%	–92% (1990–2018)	Endangered
ASIOTU	6788 (3766–12362)	–26%	–11% (1990–2018)	Vulnerable
STRALU	16604 (12512–23925)	31%	–22% (1990–2018)	Least concern
STRURA	3033 (1825–5381)	–48%	44% (1990–2018)	Vulnerable
BUBBUB	24 (8–73)	–30%	Unknown (1980–2018)	Critically endangered

Some of the most notable citizen scientist studies in Latvia involve breeding bird distribution atlases (1980–1984, 2000–2004, 2013–2017 and their comparison) results (Fig. 1), as well as a rather comprehensive population monitoring, providing information on the population size and its temporal change, that is used in the reports on the Article 12 of the Birds Directive (Table 1). These two sets of information allow for the evaluation of the Red List category, based on IUCN regional criteria (Table 1). As can be seen, most of the owl species are threatened and with declining populations. However, population sizes are relatively large (Table 1), and the known distribution covers most of the country (except for STRURA that has nearly no observations in the Western part of Latvia; Fig. 1).

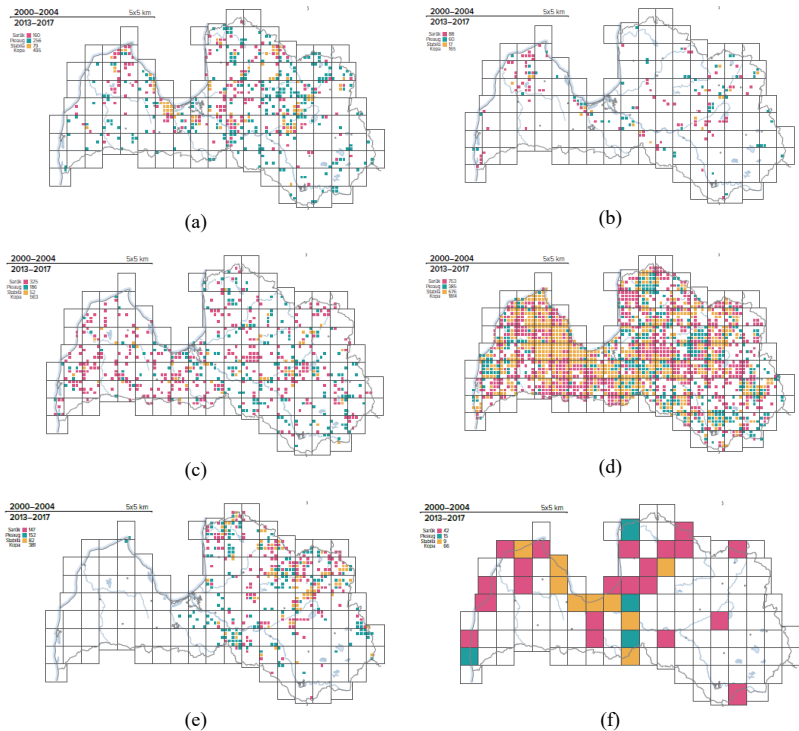


Figure 1. Registered breeding distribution and its change in two breeding bird atlases (2000–2004 and 2013–2017) of six owl species in Latvia: (a) GLAPAS, (b) AEGFUN, (c) ASIOTU, (d) STRALU, (e) STRURA, (f) BUBBUB. Reduction with red, increase with blue, presence in both periods with orange (Çeruş et al., 2021).

According to the European breeding bird atlas results (Keller et al., 2020) Latvia lies within the continuous distribution range of every species analysed in this thesis. Analysis of climatic niche at the European level suggests favourable climatic niche of every owl species in Latvia currently and until the end of the 21st century (Huntley et al., 2007).

The declining populations and poor conservation status are reasons for studies on species conservation ecology. The importance of such studies is supported by the fact that many owl species are considered biodiversity indicators, biodiversity rich habitat specialists and even umbrella species in nature conservation (Sergio et al., 2006, 2005; Korpimäki and Hakkarainen, 2012; Brambilla et al., 2013; Rueda et al., 2013; Pakkala et al., 2014; Penteriani and del Mar Delgado, 2019). However, owls have strong functional and numerical response to fluctuating abundance of the small mammals, particularly voles, in nature, which need to be accounted for when dealing with owl conservation planning.

1.2. Importance of voles in ecosystems and owl population processes

Small mammals play a pivotal role in ecosystem functioning and various ecological processes. Their impact spans from influencing natural succession (McCaffery et al., 2020) to shaping the composition and chemistry of plant and microorganism communities (Moorhead et al., 2017), and affecting demographic processes of their predators (Solonen, 2005; Karell et al., 2009; Lehikoinen et al., 2011; Saurola and Francis, 2018). Notably, the effects of small mammals on the demography of birds of prey are so profound that analysing the breeding performance of the latter can unveil significant spatial-temporal patterns in the former (Sundell et al., 2004). In boreal regions, small mammal populations exhibit distinct cyclic patterns over extensive time periods and distances (Hansson and Henttonen, 1985; Lindén, 1988; Sundell et al., 2004). Such synchrony of cycles is also observed in Western Europe (Lambin et al., 2006) and the boreo-nemoral region encompassing the Baltic states (Väli and Tõnisalu, 2020; Balčiauskas and Balčiauskienė, 2022a; Balčiauskas and Balčiauskienė, 2022b).

There is substantial evidence highlighting the significance of small mammals, especially voles, for owls. Voles are a significant component of the owl diet, ranging from vole-specialized species such as the ASIOTU (Village, 1981; Tome, 2003; Balčiauskienė et al., 2006; Birrer, 2009; Tome, 2009) and AEGFUN (Korpimäki and Hakkarainen, 2012), to more generalist species such as the GLAPAS (Mikkola, 1983; Masoero et al., 2020), STRURA (Mikkola, 1983; Vrezec et al., 2018), STRALU (Mikkola, 1983; Balčiauskienė et al., 2006; Grašytė et al., 2016), and BUBBUB (Penteriani and del Mar Delgado, 2019). Additionally, voles play a crucial role in promoting higher breeding performance (Mikkola, 1983; Lehikoinen et al., 2011), survival rates (Village, 1981; Solheim, 1984; Korpimäki

and Hakkarainen, 1991; Brommer et al., 2002; Hakkarainen et al., 2002; Saurola and Francis, 2004; Tome, 2011; Pavón-Jordán et al., 2013; Masoero et al., 2020b), and affecting owl behaviour (Konttinen et al., 2009), migratory decisions (Korpimäki and Hakkarainen, 2012), and life history through carry-over effects (Brommer et al., 2004). Most of the research on this subject has been conducted in cyclic environments of Fennoscandia, with limited studies from the Baltic states (but see Balčiauskienė et al., 2006 and Grašytė et al., 2016).

1.3. The role of owls in nature conservation

Many owl species studied in this thesis are associated with more natural landscapes and less managed features. For example, ASIOTU prefers agricultural landscape with long field-forest edges, domination of grasslands or other extensively managed fields with high abundance of different landscape features (Wijnandts, 1984; Galeotti et al., 1997; Glue and Nilsson, 1997; Holt, 1997; Butet and Leroux, 2001; Martínez and Zuberogoitia, 2004; Aschwanden et al., 2005; Sergio et al., 2008). The preference for less managed areas is even stronger in forest dwelling species, to whom even local habitat structural diversity and site-conservation history is important, like GLAPAS (Strom and Sonerud, 2001; Ciach, 2005; Shurulinkov et al., 2007; Pačenovský and Šotnár, 2010; Baroni et al., 2021, 2020), AEGFUN (Sorbi, 1995; Ravussin et al., 2001; Shurulinkov and Stoyanov, 2006; Hakkarainen et al., 2008, 1997; Korpimäki and Hakkarainen, 2012; Santangeli et al., 2012; Brambilla et al., 2013) and STRURA (Lahti, 1972; Sonerud, 1986; Priednieks et al., 1989; Löhmus, 2003; Vrezec, 2003; Tuule et al., 2007; Tutiš et al., 2009; Bylicka et al., 2010). Even the distribution and large-scale persistence of forest species is linked to landscape-level management, i.e., forest fragmentation (Rueda et al., 2013). Besides associations between owl species and habitats important in nature conservation, owls as predators are recognised and proved in field studies as biodiversity indicators and umbrella species in forest biodiversity conservation (Sergio et al., 2006, 2005; Pakkala et al., 2014). Even more, these habitats are important in the mitigation of climate change (Chen et al., 1995, 1993; Frey et al., 2016) and its induced species range shifts (Lehikoinen et al., 2018).

As such, multiple owl species are included in nature protection legislation at European (Directive 2009/147/EC of the European Parliament and the Council adopted 30 November 2009 on the conservation of wild birds (Birds Directive)) as well as national (Latvia; Cabinet of Ministers regulation No. 396 adopted 14 November 2000 on “Noteikumi par īpaši aizsargājamo sugu un ierobežoti izmantojamo īpaši aizsargājamo sugu sarakstu” [Regulations Regarding the List of Specially Protected Species and Limitedly Used Specially Protected Species List]; Cabinet of Ministers regulation No. 211 adopted 27 March 2007 on “Noteikumi par putnu sugu sarakstu, kurām piemēro īpašus dzīvotņu aizsardzības pasākumus, lai nodrošinātu sugu izdzīvošanu un vairošanos izplatības areālā”

[Regulations Regarding the List of Bird Species, to which Special Habitat Conservation Management to Ensure Survival and Reproduction within its Distribution Range is Applicable]; Cabinet of Ministers regulation No. 940 adopted 18 December 2012 on “Noteikumi par mikroliegumu izveidošanas un apsaimniekošanas kārtību, to aizsardzību, kā arī mikroliegumu un to buferzonu noteikšanu” [Regulations Regarding the Establishment and Management of Micro-reserves, their Conservation, as well as Designation of Microreserves and Their Buffer Zones]) level. Nevertheless, from at least 20 bird species found underrepresented in the Europe-wide nature conservation network known as *Natura 2000* (hereinafter – N2k), nine are forest dwelling species, and four of them are owls (Van Der Sluis et al., 2016).

1.4. The Natura 2000 network and forest conservation in Latvia

In Latvia, a member of the European Union, the network of nature conservation areas (NCA) primarily consists of N2k sites, which form the largest network of protected areas globally (Evans, 2012). Extensive research has shown that the N2k network has positively impacted bird populations, including species listed in Annex 1 of the Birds Directive (Donald et al., 2007), nationally protected species (Opermanis et al., 2008), and non-target species (Pellissier et al., 2019). However, there is considerable variation in the coverage of the N2k network among different European Union member states (Evans, 2012; Gruber et al., 2012).

Despite its achievements, the N2k network has faced criticism due to inadequate implementation, resulting in gaps in habitat and species conservation (Jantke et al., 2011; Gruber et al., 2012; Van Der Sluis et al., 2016). Furthermore, principles governing site designation are inconsistent across member states and may lack proper governance (Apostolopoulou and Pantis, 2009; Iojă et al., 2010; Grodzinska-Jurczak and Cent, 2011). The N2k network has occasionally suffered from shortcomings in the use of ecologically and statistically robust site selection methods (Gruber et al., 2012; Moilanen and Arponen, 2011). Additionally, a lack of necessary governance has led to inappropriate management practices that have contributed to declines in biodiversity (Tsiafouli et al., 2013; Kallimanis et al., 2015; Rada et al., 2019).

Studies have revealed that approximately 86% of N2k sites in Latvia are affected by agriculture and forestry activities, with forestry being the dominant human activity present in about 59% of these sites (Tsiafouli et al., 2013). This is possible due to functional zones with different site management restrictions (Table 2). The variability of forestry restrictions registered in the stand level inventory database “Forest State register” at different functional zones of Latvia’s N2k sites is available in Table 2 and Table 3.

Table 3 shows that forestry restrictions occur not only in N2k sites – approx. 3.98% of forest lands (forest stands and clearcuts) have forestry restrictions even though they are outside N2k network. It can also be seen that large proportion (approx. 11.9% of total forest land (forest stands and clearcuts)) of protected areas have less restrictions, than anticipated by general regulation. This highlights potential mismatch between site designation targets and practical applications, e.g. a formal conservation, that cannot meet its goal. To evaluate sites of conservation gaps and inappropriate management practices, species distribution modelling is proposed (Guisan et al., 2013).

Table 2

Description of nature conservation regimes according to forestry restrictions and their area proportion of the country, NCA and N2k. Summary based on spatial layers provided by the Nature Conservation Agency in 2018

Regime	Description	Proportion of country (%)	Proportion of NCAs (%)	Proportion of N2k (%)
Neutral zone	The same forestry regulation as outside NCAs	4.34	22.63	3.54
Landscape protection area	In some areas, seasonal (from 15 th of March to 31 st of July) ban on logging. Otherwise mainly regulates the size of clear-cuts, typically up to 3ha. Clear-cut forbidden in some forest types	5.66	31.27	29.36
Nature Park	In some areas, seasonal (from 15 th of March to 31 st of July) ban on logging, clear-cuts and creation of openings larger than 0.1ha forbidden, other cuts (including final felling) are allowed	2.80	14.77	24.43
Nature Reserve	Seasonal forestry restrictions (from 15 th of March to 31 st of July), in most of the areas final felling and improvement felling is forbidden in any forest stand and selective felling in stands exceeding half of the legal age for final felling	3.63	17.75	29.38
Strict Nature Reserve	Forestry is forbidden	1.29	6.88	11.39
Micro-reserve buffer zone	Seasonal (depending on target species) ban on forestry activity	0.69	3.16	0.27
Micro-reserves	Forestry is forbidden (with exceptions), small area	0.67	3.54	1.63

Table 3

Forestry restrictions (proportion (%) of national forest land (forest stands and clearcuts)) at different functional zones of Latvia's N2k sites (and micro-reserves) at 2017. Cells denoting less restriction than expected (Cabinet of Ministers regulation No. 264 adopted 16 March 2010 on "Īpaši aizsargājamo dabas teritoriju vispārējie aizsardzības un izmantošanas noteikumi" [General Regulations on Protection and Use of Specially Protected Nature Territories] and Cabinet of Ministers regulation No. 940 adopted 18 December 2012 on "Noteikumi par mikroliegumu izveidošanas un apsaimniekošanas kārtību, to aizsardzību, kā arī mikroliegumu un to buferzonu noteikšanu" [Regulations Regarding the Establishment and Management of Micro-reserves, their Conservation, as well as Determination of Microreserves and Their Buffer Zones]) are shaded in grey with lighter grey indicating some exceptions

Functional zone	Forbidden forestry	Forbidden final felling and thinning	Forbidden final felling	Forbidden thinning	Seasonal restrictions	No restrictions
Not protected	0.25	0.04	0.32	3.31	0.06	74.82
Micro-reserve	1.31	0.0004	0.0006	0.004	0.008	0.016
Micro-reserve's buffer zone	0.04	0.006	0.006	0.02	1.10	0.04
Neutral zone	0.01	0.004	0.01	0.17	0.0006	4.13
Landscape protection zone	0.06	0.19	0.17	0.78	0.0008	5.65
Nature park	0.02	0.02	0.06	1.56	0.02	0.93
Nature reserve	0.17	1.58	0.93	0.61	0.002	0.04
Strict nature reserve	1.31	0.17	0.06	0.004	0	0.02
Forest lands in total	3.17	2.00	1.55	6.46	1.19	85.64

1.5. Species distribution modelling and site prioritisation for conservation

In conservation biology and biogeography, an important technique involves predicting the geographic distributions of species based on the environmental conditions of known occurrence sites (Phillips et al., 2004). However, the abundance of presence-only data from natural history collections and citizen science projects (Gomes et al., 2018), along with the lack (Graham et al., 2004) or questionable quality (Anderson et al., 2003) of absence data, has necessitated the development of presence-only data analysis methods. Among these

methods, maximum entropy analysis (Phillips et al., 2006) has gained popularity and outperformed similar approaches when applied responsibly (Phillips et al., 2009; Warren et al., 2010; Warren and Seifert, 2011; Elith et al., 2011; Morales et al., 2017).

When dealing with datasets that contain information on the abundance of species, traditional biostatistical modelling methods like Poisson regressions may lead to problems due to imperfect detection, resulting in underestimated distributions or abundances. To address the imperfect detection of unmarked animals, hierarchical latent variable modelling methods have been developed, enabling separate modelling of detection processes from ecological processes (Kéry, 2011; Dénes et al., 2015). These methods allow for accounting for differences in detection related to census conditions and detection probability based on the observer's distance (Kéry and Royle, 2016). However, their application is contingent on a statistically robust sampling design (Buckland et al., 2004; Kéry et al., 2008). Recent advancements in computational biology have led to the development of the joint species distribution modelling (JSDM) system, which integrates phylogenetic relationships, traits, and co-occurrences with more common species, accounting for abundances of rare species in relation to a shared environment (Ovaskainen and Abrego, 2020).

The resulting outputs from the described analysis methods, such as habitat suitability and density distribution maps, can be combined (Gomes et al., 2018) within a framework and software for prioritizing conservation sites (Moilanen et al., 2005, 2009). The integration of habitat suitability and site prioritization methods provides a powerful tool for evaluating the existing protected area network and suggesting improvements.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Population dynamics of the main owl prey – the small mammals (Article I)

The survey of small mammal populations was conducted using snap-traps from 1991 to 2016. Two monitoring schemes were employed: the first involved two transects per site, one in a forested area and another in a grassland (Scheme 1). The second scheme included 11 transects per site, with one in grassland and ten in various forest habitats (Scheme 2).

Scheme 1 was officially carried out between 1991 and 2011. Each transect was equipped with 100 snap-traps (placed approx. 5 m apart) during the autumn season (August-September) for a duration of three to four days. Volunteers partly repeated this monitoring during 2015–2016. The entire scheme was implemented in four sites, but not all sites were monitored every year.

Scheme 2, carried out by volunteers during the autumn seasons of 2012–2016, involved 20–25 snap-traps per transect, spaced approximately 5 meters apart, and distributed across four areas. However, not all areas were monitored every year. The forest transects were categorized based on soil fertility (two groups), drainage (drained vs. non-drained), and stand age (<7 years, <80% of the rotation age, > = 80% of the rotation age), utilizing data from the State Forest Registry (stand level inventories).

Possible differences in peaks and depressions were evaluated with graphical analysis of the raw data and generalized linear mixed effects models (GLMMs) with Poisson family and log-link function (Zuur et al., 2009). As no differences between areas were observed, all the data were combined for population level index with TRIM (full time-effects model; Pannekoek and Strien, 2005; Pannekoek et al., 2018) in three sets of species groups:

- 1) pooled for all the small mammals trapped,
- 2) Bank Vole *Clethrionomys glareolus*,
- 3) voles from genus *Microtus*. For more information, see Article I of the thesis (Avotins et al., 2023a).

2.2. Diet and food niche of owls (Articles I and II)

Owl dietary analysis was conducted by examining prey remnants and pellets recovered from nests or their vicinity. Only data from a single breeding event were used, obtained through annual inspections of nest-boxes and cavities (GLAPAS, AEGFUN, STRALU, STRURA), or by considering that pellets would not persist for extended periods in open nests or on the ground (in the case of ASIOTU). The collection of materials took place during autumn or winter

from nest-boxes and cavities, and during chick ringing visits from ASIOTU nests. During the material collection process, all soft contents of nest-boxes and cavities were carefully extracted, and for ASIOTU, all usable materials were gathered.

First, I calculated Levin's niche breadth (FNB; Smith, 1982) to describe the level of specialisation of each owl species (with bootstrapped 95% CI; hereinafter 95% bCI) and estimated its change over time with linear regression (LM) and linear mixed effects modelling (LMM; Zuur et al., 2009). Next, I used generalized linear and generalized linear mixed models (GLMs and GLMMs) with binomial family and logistic link function (Zuur et al., 2009) to relate biomass proportion of Bank Voles and *Microtus* voles in owl's diet with estimated population indices to describe prey preference.

For more information, see Articles I and II of the thesis (Vrezec et al., 2018; Avotins et al., 2023).

2.3. Population size dynamics and breeding performance of owls (Article I)

Owl population monitoring to assess changes over time was carried out using territory mapping with playback broadcasting (Avotiņš sen., 2000, 1999a, 1996; Avotiņš sen. et al., 1999; Avotiņš sen. and Ķemlers, 1993), in designated permanent sample areas from 1991 to 2020. Additionally, fully standardized point-counts, incorporating playback broadcasting, were conducted as part of the national Breeding Birds of Prey Monitoring program during the years 2015 to 2021 (Avotiņš and Reihmanis, 2020).

Data from both monitoring programs were pooled to create a population level index with TRIM (full time-effects model), providing yearly indices as well as overall population change (Pannekoek and Strien, 2005; Pannekoek et al., 2018). To evaluate the effect of dampening of small mammal population cycles, I compared owl population trends before and after the year 2004 (1991–2004 and 2004–2016 respectively), which was the last year of strongly peaking small mammal dynamics. I conducted a linear regression analysis on ln-transformed yearly indices of relative owl population size (Sokal and Rohlf, 1995). Whereas to evaluate the effect of the small mammal abundance on owl's breeding performance, I used two sets of Spearman's rank correlation analysis (Sokal and Rohlf, 1995):

- 1) breeding performance and small mammal population indices in the year of breeding to describe adaptability; and
- 2) breeding performance and small mammal population indices one year before to evaluate a possible carry-over effect.

The overall description of owl's breeding performance was calculated as mean and 95% bCI. For more information, see Article I of the thesis (Avotins et al., 2023a).

2.4. Pan-European comparison of diet and breeding performance of the Ural Owl (Article II)

Data on the breeding performance (brood size) and diet were compared between Slovenia, Latvia and Southern Finland (split into good and bad years based on breeding performance), between 2005 and 2016. In order to examine biogeographical and regional functional response patterns in the diet of STRURA, taxonomic prey groups (% by biomass and diversity of prey species) and species trait groups of prey (% by number) were employed as explanatory factors. The dissimilarities among regions were assessed by computing squared Mahalanobis distances (D^2) between the means of canonical variables. This statistical measure indicates how effectively the groups can be distinguished based on the included explanatory variables (Tabachnick and Fidell, 1996). For analysis of the relationship between breeding performance (brood size) and diet, the classical GLM (Poisson family with a log-link function) approach was used (Sokal and Rohlf, 1995).

For more information, see Article II of the thesis (Vrezec et al., 2018).

2.5. Habitat suitability analysis (Articles III and IV)

2.5.1. Presence data

Data for this study were gathered from two primary national databases that store geographically positioned species information. The first database is an online observation portal called “Dabasdati.lv,” which contains data collected from citizen science projects, as well as opportunistic observations. The second database is a governmental nature data repository that houses information from national inventories and monitoring projects. The observations between 2010 and 2017 were extracted from these two sources. For the analysis, only observations potentially associated with breeding activities were considered. Additionally, observations that were accurately positioned on the map and collected from sites with no evident changes in land cover within a 500-meter radius after the observation were included.

2.5.2. Ecogeographical layers

In this study, countrywide data from various sources were used to create variables describing habitat and landscape characteristics at different scales: site (500 m or 25 ha raster grid cell), home-range (1250 m radius or 490 ha), and landscape (2500 m radius or 1960 ha). To ensure consistency in data processing, all vector datasets were rasterized to a 25 m grid cell, maintaining matching pixel placement, coordinate reference system, and covering the entire national inland territory. These 25 m grids were used as input data for further processing, including aggregations to 25 ha raster grid cells, which were employed as ecogeographical variables (EGVs) in the analysis.

A detailed description of each variable used and the procedures employed to produce them can be found in Article IV (Avotins et al., 2022b) and species conservation action plans (Avotiņš jun., 2019; Bergmanis et al., 2021). Prior to analyses, all variables underwent a Box-Cox transformation (Sakia, 1992) to facilitate model convergence and reduce processing time. From a total of 635 EGVs created, ecologically meaningful variables based on existing knowledge about species ecology and their relevance in capturing heterogeneity across multiple scales were selected (overview at Avotiņš jun., 2019; Bergmanis et al., 2021).

Although MaxEnt analysis is generally considered robust against predictor variable correlations (Phillips et al., 2006), I conducted checks for multicollinearity among these variables. To ensure that predictor variables did not exert excessive influence on parameter estimates (Montgomery et al., 2012), I selected a subset of variables with variance inflation factor values below 10 (Avotins et al., 2022b).

2.5.3. Bias layer

To mitigate the sampling bias resulting from an overrepresentation of protected areas, project sites, and popular birding locations that are typical for opportunistic and citizen science data, I employed a bias layer (Phillips et al., 2009; Elith et al., 2011). Within this bias layer, I assigned a value of “1” to all sites where it is confirmed that the species in question has been actively sought using species-specific methods during its activity time. By incorporating this bias layer, I aimed to address and correct for any biases introduced by the non-random distribution of observations and ensure a more representative dataset for analysis.

2.5.4. MaxEnt presets and model selection

To identify the most suitable model, a set of 31 models was created, considering all possible combinations of feature-type algorithms with default beta multipliers while keeping other presets fixed. Each model was subjected to 10 cross-validations using the MaxEnt 3.4.1 interface for maximum entropy analysis, and the raw outputs were saved for evaluation.

To assess overfitting, I visually inspected the parameter estimators of each model. Models displaying ecologically meaningless parameter responses (e.g., saw-tooth like curves) and omission rate responses that did not align with the predicted omission were deemed to be overfitted. Consequently, models with machine-defined threshold features were rejected. For further model evaluation and comparison, I preferred using AICc (Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes) values over AUC (Area Under the Curve) (Warren and Seifert, 2011; Morales et al., 2017). AICc values were calculated from the raw output files of each model. Specifically, I computed the AICc value for each of the 10 replicates for every feature combination and compared the median,

mean, and range of AICc values among the models. The model with the lowest AICc median and AICc mean values was selected as the best model. This best model was then refitted to generate a clog-log output map, which was subsequently used in conservation priority site zonation and further evaluations.

2.6. Prioritisation for conservation (Article III)

As measures of fragmentation are already included in the habitat suitability map, the core area algorithm within the conservation priority site identification framework Zonation was employed, as described by Moilanen et al. (2005, 2009). To determine conservation priority sites, the clog-log transformed model average and its standard deviation maps were used in uncertainty analysis by iteratively removing 10 cells per step. During the analysis, my goal was to prioritize sites that would reduce the risk of extinction for the species, considering default species-area relationship settings in the Zonation software (Moilanen et al., 2009). To identify priority sites, different boundary length penalty strength values (0, 0.0005, 0.005, 0.05, 0.1, 0.2) were compared, allowing cell removal from within the remaining clusters rather than just the edges. A threshold based on the point of overlap between the proportion of apparent distribution and extinction risk of the species relative to the proportion of landscape lost was used. Priority sites (PSs) were identified to the right of this “balance” point.

Additional criteria for selecting PS was that they should either include at least one breeding territory or serve as essential steppingstones for species dispersion. In the model-species, GLAPAS, sites smaller than 100 hectares were excluded (but not in others during the application of the workflow). The chosen threshold of 100 hectares is supported by research with tagged birds (Strom and Sonerud, 2001) and has been found to be relevant for Latvian conditions (Avotiņš jun., 2019). The removal of priority sites did not lead to a loss of connection among the remaining sites within the median natal dispersal distance (14 km, the average among males and females in Finland, as per Valkama et al., 2014).

To compare different zonations, the sum of their relative scores, considering extinction risk, remaining population distribution, proportion of landscape lost, cumulative sum, average, and standard deviation of habitat suitability in the remaining priority sites were calculated. The objective was to minimize extinction risk and the number of local sites with low species suitability while maximizing remaining distribution, unaffected land for conservation, and cumulative and average habitat suitability. Relative scores rather than ranks were used to account for the continuously varying differences between outputs. The selection procedure for the best zonation was performed at the analysis resolution of 25 hectares per cell. However, for improved border precision, the nature conservation areas were evaluated on a grid resampled to a finer resolution of 25 meters per cell.

2.7. Evaluation of the existing conservation area network (Article III)

To assess the existing network of Nature Conservation Areas (NCAs), the habitat suitability map was overlaid with the NCA map and descriptive statistics of habitat suitability within these areas were computed. This analysis allowed an understanding of the distribution and characteristics of suitable habitats within the NCAs. Next, the PS map was overlaid with the NCA map, taking into account any overlapping areas between different NCA regimes. In cases of overlap, the strictest category (lower in Table 2) was used to assign the site to a specific NCA regime. The fractional habitat suitability and area between these spatial layers was compared to evaluate the extent of habitat suitability within the NCAs and PSs.

To estimate the proportion of species population that is currently protected, cumulative habitat suitability was used as a proxy for the apparent population. By doing so, the expected contribution of the suggested PSs for species conservation could be accounted, as well as the combined effect of the PSs and the existing conservation regimes. In order to describe the importance of a protection regime, the conventional index of preference, following the methodology of Duncan (1983) and Hunter (1962) was applied. This index ranges from 0 (indicating total avoidance) to 1 (suggesting that the population is distributed proportionally to the regime availability), with increasing values indicating preference. Additionally, the odds ratios for the likelihood of a conservation regime falling into the priority sites for species conservation were calculated, based on the area proportions of regimes and the results from the zonation analysis. By combining the conventional index of preference and odds ratios, the most suitable regimes for species conservation were identified.

3. RESULTS

3.1. Population dynamics of the small mammals (Article I)

As there were no meaningful differences between sampling areas in graphical evaluations or GLMM analysis (Avotins et al., 2023a), all the trapping data were pooled to conduct population change analysis. All the models suggested statistically significantly declining populations (total number of small mammals $S = 0.9671 \pm 0.0083$, $p = 0.0007$; *Microtus* voles $S = 0.9306 \pm 0.0167$, $p = 0.0005$; bank vole *Clethrionomys glareolus* $S = 0.9706 \pm 0.0128$, $p = 0.0325$). Of course, small mammal population dynamics were not linear – yearly abundance indices are shown in Figure 2 (a–c).

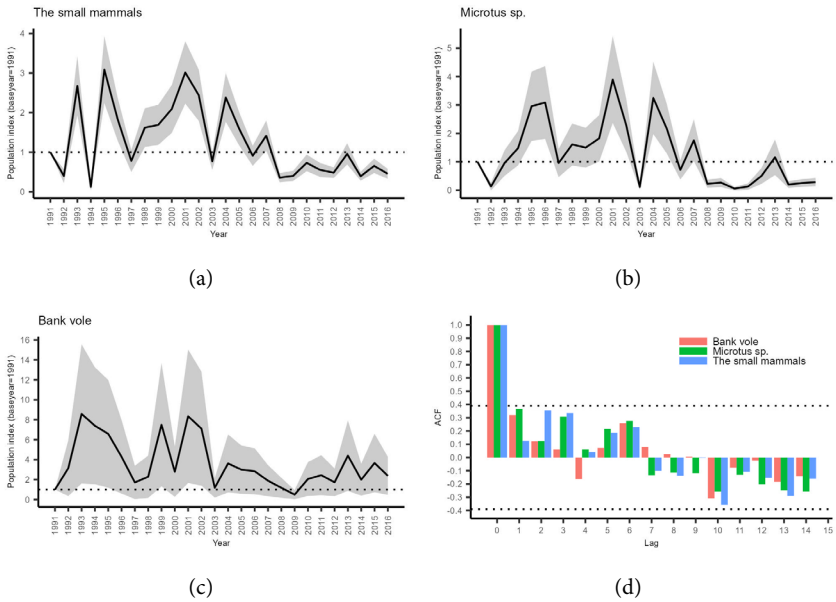


Figure 2. Population indices with standard errors of: (a) the small mammals pooled; (b) voles of genus *Microtus*; (c) bank voles; and (d) Autocorrelation function analysis of the small mammal yearly indices, dotted lines indicate the threshold of significance

There was some cyclicity apparent in the late 20th to early 21st century, but its amplitude and frequency was lost later (Fig. 2 (a–c)). The last peak in *Microtus* voles (Fig. 2(b)) and the small mammals altogether (Fig. 2 (a)) was in 2004 and even earlier in the case of bank vole (Fig. 2(c)). There was a moderate

($r = 0.5604$) and statistically significant ($t_{(24)} = 3.3146$, $p = 0.0029$) correlation between population indices of bank vole and *Microtus* voles, yet no meaningful or statistically significant autocorrelation was found in indices of any group (Fig. 2 (d)).

3.2. Owl breeding season diet (Article I)

Analysis of FNB revealed STRALU and STRURA as generalists with overall FNB 5.125 (95% bCI 4.867–5.423) and 4.485 (95% bCI 4.201–4.758), respectively. Besides, in both species, FNB values increased over time (LMM: $\beta = 0.0840 \pm 0.0198$; $t_{(129,2401)} = 4.249$; $p < 0.0001$ in STRALU and LM: $\beta = 0.0499 \pm 0.0227$; $t_{(54)} = 2.194$; $p = 0.0325$ in STRURA).

Table 4

Description of prey weight proportion in owl diet with its abundance index in nature (first two rows per owl species) or their cross-correlation

Owl species	Prey (index)*	$\beta \pm SE$	Test statistic	p-value	AICc	** $R^2_{MF}/R^2_{marg.}$	$R^2_{cond.}$	ICC
STRALU	Bank Vole	0.0248 ± 0.0057	4.359	<0.0001	5693.822	0.0005	0.134	0.133
	<i>Microtus</i> voles	0.1302 ± 0.0061	21.520	<0.0001	14934.823	0.004	0.191	0.189
	Bank~ <i>Microtus</i>	-0.0138 ± 0.0116	-1.189	0.2340	5711.112	<0.0001	0.134	0.134
STRURA	Bank Vole	-0.1116 ± 0.0072	-15.570	<0.0001	4693.187	0.0581		
	<i>Microtus</i> voles	0.1275 ± 0.0100	12.720	<0.0001	6132.077	0.0268		
	Bank~ <i>Microtus</i>	-0.1658 ± 0.0175	-9.497	<0.0001	4865.001	0.0208		
GLAPAS	Bank Vole	-0.4168 ± 0.0717	-5.812	<0.0001	261.048	0.178		
	<i>Microtus</i> voles	0.2136 ± 0.0556	3.839	0.0001	220.591	0.073		
	Bank~ <i>Microtus</i>	-0.9097 ± 0.0811	-11.220	<0.0001	145.446	0.613		
ASIOTU	Bank Vole	-0.5294 ± 0.0497	-10.640	<0.0001	761.318	0.215		
	<i>Microtus</i> voles	0.0611 ± 0.0138	4.419	<0.0001	599.700	0.044		
	Bank~ <i>Microtus</i>	-1.2718 ± 0.1208	-10.530	<0.0001	705.794	0.276		

* Prey type Bank~*Microtus* represent proportion of bank voles in diet depending on *Microtus sp.* vole abundance in nature.

** $R^2_{McFadden}$ reported in case of GLM; $R^2_{marginal}$ in case of GLMM.

GLAPAS showed moderate FNB of 3.526 (95% bCI 2.355–4.756) and insignificant change over time (LM: $\beta = 0.0420 \pm 0.1136$, $t_{(5)} = 0.369$, $p = 0.727$), indicating a higher level of specialisation when compared to previous species. The highest level of specialisation (narrowest FNB) was in ASIOTU with FNB of 1.629 (95% bCI 1.429–2.002) and no temporal trend (LM: $\beta = 0.0010 \pm 0.0176$, $t_{(22)} = 0.059$, $p = 0.953$). The two analysed samples of AEGFUN had FNBs of 1.588 and 4.318.

When comparing the proportion of voles (per species group) in owl's diet with their respective population indices, strong positive correlations for *Microtus* voles can be seen (Table 4) and various sign directions of correlation in the bank vole (Table 4). The proportion of Bank Vole in STRALU's diet is correlated positively with its abundance in nature, which further supports the high plasticity of the species as the FNB were significantly lower in every other owl species and the direction of correlation is negative. The negative direction of the Bank Vole abundance in owl diet and its population index value can be argued as species is of high importance for breeding to occur, but some other species are preferred. To examine this preference, correlation between *Microtus* vole abundance index value and the proportion of Bank Vole in owl diet was performed and showed a clear negative correlation that was relatively strong and significant in every species besides STRALU (Table 4).

3.3. Owl population change (Article I)

The results of population change vary in different owl species. A stable overall population trend was observed in STRALU, STRURA and ASIOTU between 1990 and 2021 (or 1993-2021 in the case of STRURA; $S = 1.002 \pm 0.005$, $S = 1.014 \pm 0.012$, $S = 0.992 \pm 0.010$). But a strong decline in GLAPAS (2004–2021; $S = 0.965 \pm 0.017$) and AEGFUN (1990–2021; $S = 0.934 \pm 0.020$) was observed. When comparing trends in owl's population relative size before and after the dampening of the small mammal cycles in 2004, tendencies related to food niche can be found (Table 5). See Article I for yearly indices of every species analysed (Avotins et al., 2023a).

The trend of the relative population size of the STRALU before and after the small mammal cycle dampening does not imply any statistically significant differences (Table 5). Whereas in the case of STRURA before dampening, there was a strong increasing trend, followed by a decline since the dampening of the small mammal population cycles (Table 5), which holds significance even longer – until 2021 (Avotins et al., 2023a). It is worth mentioning that the trend of GLAPAS between 2004 and 2016 had the same slope as between 2004 and 2021, indicating prolonged negative effects that can be linked with the dampening of the small mammal population cycles (Table 5; Avotins et al., 2023). This is partially supported by the trends of ASIOTU and AEGFUN relative populations.

The declining AEGFUN population appeared to have a relatively less pronounced decline in 2004-2016 (Table 5), however, when analysed between 2004 and 2021, the slope was the same as in 1990–2004 and 1990–2021 (Avotins et al., 2023a). As the species is known to be migratory with adaptive migratory behaviour (Korpimäki and Hakkarainen, 2012), it is plausible, that the sub-population of Latvia was for a time-being supported by immigration from Northern parts of the meta-population. Similarly, with even more distinctively migratory species ASIOTU – the population trend between 2004 and 2016 was not significantly different from 1990–2004, but the decline becomes significantly steeper when calculated between 2004 and 2021. Again, this suggest possible benefits of population connectivity as well as (survival-driven) delayed response of declining breeding performance.

Table 5

Description of owl population change trends with small mammal cycles (“before”) and since they vanished (“after”). Model coefficients are in log-odds scale

Owl species	Parameter	$\beta \pm SE$	Test statistic	p-value	df*	R ² _{adj.} **
STRALU	Intercept	0.1178 ± 0.0396	2.978	0.0062	26	-0.1096
	Time	0.0016 ± 0.0043	0.368	0.7159		
	Before			reference		
	After	<0.0001 ± 0.0059	<0.0001	1		
	Time: After	<0.0001 ± 0.0006	<0.0001	1		
STRURA	Intercept	0.1389 ± 0.1361	1.020	0.319	21	0.5837
	Time	0.0319 ± 0.0179	1.783	0.089		
	Before			reference		
	After	1.1350 ± 0.1925	5.898	<0.0001		
	Time: After	-0.1354 ± 0.0253	-5.361	<0.0001		
GLAPAS***	Intercept	0.0069 ± 0.07470	0.093	0.9279	11	0.4368
	Time	-0.0339 ± 0.0106	-3.210	0.0083		
ASIOTU	Intercept	-0.8450 ± 0.2688	-3.144	0.0046	23	-0.0302
	Time	-0.0143 ± 0.0328	-0.436	0.6666		
	Before			reference		
	After	0.3087 ± 0.3801	0.812	0.4250		
	Time: After	-0.0080 ± 0.0464	-0.172	0.8651		
AEGFUN	Intercept	-0.5246 ± 0.0331	-15.855	<0.0001	23	0.9740
	Time	-0.0607 ± 0.0040	-15.033	<0.0001		
	Before			reference		
	After	-0.7508 ± 0.0468	-16.043	<0.0001		
	Time: After	0.0183 ± 0.0057	3.211	0.0039		

* df are the same in each variable.

** values represent whole model.

*** GLAPAS had only data since 2004.

3.4. Owl breeding performance (Article I)

On average, STRALU had 2.32 (95% bCI 2.23–2.40) and STRURA had 1.69 (95% bCI 1.58–1.80) fledgelings per successful nest. In none of those species, there was a definite temporal change (LM: β : -0.0041 ± 0.0088 , $t_{(26)} = -0.467$, $p = 0.645$ and LM: β : -0.0014 ± 0.0122 , $t_{(24)} = 0.112$, $p = 0.912$ respectively for STRALU and STRURA). There were also no correlations with vole abundance indices in nature during the breeding year or the year before (Table 6).

Table 6

Spearman's correlation analysis results of the annual mean number of fledglings and small mammal abundance indices in the year of breeding and the year before (annotated as ⁻¹)

Owl species	Prey (index)	r_s	p -value	Number of years	S
STRALU	Small mammals	-0.1152	0.5737	26	3262
	<i>Microtus voles</i>	-0.1391	0.4962	26	3332
	Bank vole	0.0338	0.8700	26	2826
	Small mammals ⁻¹	0.1300	0.5341	25	2262
	<i>Microtus voles</i> ⁻¹	0.1377	0.5100	25	2242
	Bank vole ⁻¹	0.1946	0.3496	25	2094
STRURA	Small mammals	-0.0179	0.9340	24	2341.1
	<i>Microtus voles</i>	0.0545	0.8005	24	2174.8
	Bank vole	-0.0863	0.6886	24	2498.4
	Small mammals ⁻¹	-0.1788	0.4145	23	2385.8
	<i>Microtus voles</i> ⁻¹	-0.2104	0.3351	23	2449.9
	Bank vole ⁻¹	0.0218	0.9214	23	1979.9
ASIOTU	Small mammals	0.0805	0.7755	15	514.92
	<i>Microtus voles</i>	0.1252	0.6566	15	489.87
	Bank vole	0.0787	0.7804	15	515.92
	Small mammals ⁻¹	0.3062	0.2871	14	315.69
	<i>Microtus voles</i> ⁻¹	0.0529	0.8576	14	430.95
	Bank vole ⁻¹	-0.2643	0.3612	14	575.26
BUBBUB	Small mammals	0.5329	0.0408	15	261.59
	<i>Microtus voles</i>	0.3817	0.1604	15	346.28
	Bank vole	0.3402	0.2146	15	369.49
	Small mammals ⁻¹	0.6438	0.0130	14	162.09
	<i>Microtus voles</i> ⁻¹	0.5527	0.0404	14	203.50
	Bank vole ⁻¹	0.2020	0.4886	14	363.09

⁻¹ abundance index in previous autumn.

However, in ASIOTU with 2.54 (95% bCI 2.38–2.72) fledgelings per successful nest on average, this population parameter had declined by approximately one fledgeling in 16 years (β : -0.0627 ± 0.0297 , $t_{(22)} = -2.109$, $p = 0.0466$). Even though this overlaps with the dampening of the small mammal population cycles, there were no correlations with the vole abundance indices in the year of breeding nor the year before (Table 6).

This was different in BUBBUB, which had 2.26 (95% bCI 2.04–2.46) fledgelings per successful nest on average. BUBBUB had a decline by approximately one fledgeling in 22 years (β : -0.0450 ± 0.0137 , $t_{(20)} = -3.293$, $p = 0.0036$) overlapping with the period of the dampening of the small mammal population cycles. Besides, the breeding performance correlated positively with the abundance indices of the small mammals in the year of breeding and the year before (Table 6). Even more, this correlation was even stronger if the year before breeding was used (Table 6), thus indicating a carry-over effect of the small mammal (particularly, vole) abundance on the breeding performance of the species next year.

3.5. Pan-European comparison of Ural Owl's diet and brood size (Article II)

The discriminant function analysis was able to successfully separate boreal, boreo-nemoral and temperate regions, based on both the taxonomic and trait groups of prey (Fig. 3). This analysis implied temperate region to be the most distant from both others, with poor-breeding seasons in the boreal region being the most similar to boreo-nemoral (Latvia).

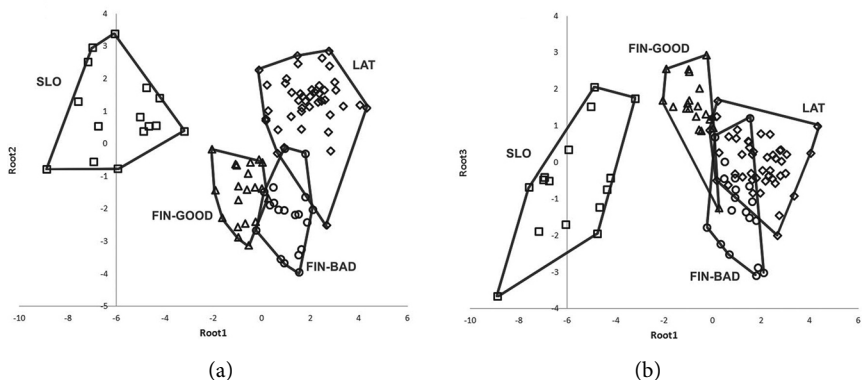


Figure 3. Plots (a – Root 1 vs. Root 2; b – Root 1 vs. Root 3) of the individual scores for the two roots discriminating between breeding STRURA diet from different regions across the species' range gradient in Europe (SLO – Slovenia, FIN-GOOD – Finland in good years, FIN-BAD – Finland in bad years, LAT – Latvia)

Even though the breeding performance was related to regionality, indicating a high plasticity of STRURA, some of the most important correlates were voles (in boreal and boreo-nemoral regions) and mice (in temperate region). Even more, both the proportion of voles in the breeding season diet as well as brood size in Latvia (boreo-nemoral region) was the lowest among the studied regions.

3.6. Habitat suitability and priority sites for GLAPAS conservation (Article III and IV)

The best habitat suitability model, which avoids overfitting is based on Linear-Quadratic features. This particular algorithm constrains the output distribution to match the environmental variables in terms of expectation and variance, as observed in the samples (Phillips et al., 2004). The model displays small standard deviation, with an average of 0.019 and a maximum value of 0.143. It is consistent with predicted omission throughout the 10 cross-validations. Figure 4 displays the predicted habitat suitability for the species in Latvia.

The most important ecogeographical variables forming the distribution of habitat suitability for GLAPAS were indicating abundance of mature (exceeding rotation age) forests at every scale of analysis (site, home-range and landscape). In contrast, the abundance of young forests and clearcuts had a negative correlation. However, the importance of stand age was lower than its correlate the tree size (diameter at breast height, DBH), and the large trees must be spaced throughout the patch, rather than the patch contains a large tree as indicated by the variable importance and beta coefficients.

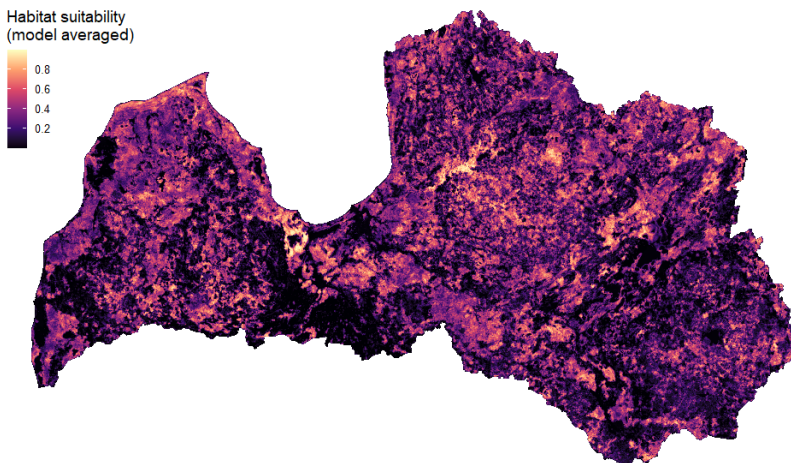


Figure 4. Predicted habitat suitability of GLAPAS in Latvia

The most important tree species were spruce *Picea abies* and aspen *Populus tremula*. Article III provides a more detailed description as well as variable importance measures, coefficients of the model, and response curves explaining the distribution of habitat suitability (Avotins et al., 2022a).

After removing patches smaller than 100 ha, I found that core area zonation with a boundary length penalty strength of 0.05 provided the best result. Prior to removal, priority sites covered 11.12% of the land area, balancing at 27.5% species distribution (apparent population) and area-related extinction risk. Patches smaller than 100 ha accounted for 5.12% of the priority sites (0.57% of the national landscape). Eliminating patches smaller than 100 hectares resulted in priority sites covering 10.55% of the landscape, with a species-area extinction risk of 28.4%, while conserving 26.2% of the apparent population (Fig. 5). The average habitat suitability in the remaining sites was 0.6692 ± 0.0974 . Connections of the remaining sites were not affected by any sites smaller than 100 hectares, and therefore those sites could all be excluded.

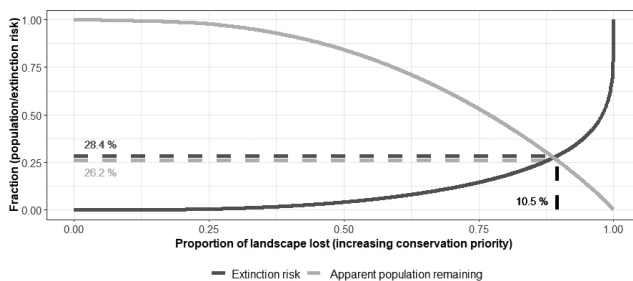


Figure 5. The graph shows the correlation between the risk of species extinction (represented by the solid dark grey line) and the remaining population (represented by the solid light grey line) based on the proportion of landscape lost (with increasing priority for conservation) for the species (on the x-axis). The sites prioritised for species conservation are located to the right of the line intersection. The dashed lines and text in the figure illustrate the extinction risk (dark grey) and the proportion of population included (light grey) after the removal of sites smaller than 100 hectares, which represents 10.5% of the national land (represented by the black colour)

3.7. Evaluation of the existing conservation area network (Article III)

NCA cover a total of 19.08% of the national territory, which encompasses 23.47% of the apparent population of species. This figure represents 1.79 times more land, which includes 1.11 times smaller apparent population compared to priority sites. As a result, 67.94% of all the priority sites for species conservation

are located outside NCAs, and the species preference for them is 1.54 times higher than the average in NCAs before zonation. These priority sites constitute 7.22% of the national land and include 17.44% of the apparent population (as shown in Table 7).

The results considering only N2k sites are generally comparable: the network covers 11.51% of the national land and encompasses 14.85% of the apparent population of species. The preference for N2k sites is comparable to that of nature conservation areas in general, with a preference index ratio of 1.05.

Table 7

The table displays the distribution and preference (A/B = C), in terms of percent of the apparent population (A) and national territory (B), of conservation regimes (in rows) in relation to both the current scenario and the zonation results (in columns). Additionally, it shows the odds ratio (OR) for a regime to be a priority site for species conservation

Regime	Before zonation			Zonation: Priority			Zonation: Remaining			OR
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	
No current protection	76.535	80.924	0.946	17.440	7.221	2.415	59.095	73.703	0.802	0.450
Neutral zone	4.140	4.342	0.953	0.623	0.263	2.369	3.517	4.079	0.862	0.531
Landscape conservation	6.873	5.659	1.215	1.999	0.797	2.508	4.874	4.862	1.002	1.409
Nature park	3.074	2.798	1.099	1.001	0.399	2.509	2.073	2.399	0.864	1.414
Nature reserve	5.015	3.631	1.381	2.806	1.049	2.675	2.209	2.582	0.856	3.681
Strict nature reserve	1.921	1.291	1.488	1.167	0.443	2.634	0.754	0.848	0.889	4.540
Micro-reserve buffer-zone	1.202	0.685	1.755	0.528	0.216	2.444	0.674	0.469	1.437	3.932
Micro-reserve	1.240	0.671	1.848	0.598	0.241	2.481	0.642	0.430	1.493	4.799
Total	100	100		26.16	10.63		73.84	89.37		

Incorporating territories that are identified as priority sites into nature conservation areas would result in the network covering 26.30% of the national land, which includes 40.91% of the apparent population (with preference index 1.56). If only N2k sites are taken into account, the network's coverage would expand to 19.55% of the land area, encompassing 34.22% of the apparent population (with preference index 1.75). This reduction would result in approximately 20.03% and 23.51%, respectively, in the risk of species-area extinction.

Table 7 shows an increasing preference for a stricter regime and odds ratio for the regime to be recognized as a priority site for species conservation. The micro-reserves and strict nature reserves demonstrate the highest suitability score for the regime.

4. FURTHER APPLICATION OF HABITAT SUITABILITY ANALYSIS AND CONSERVATION AREA EVALUATION WORKFLOW IN THE PRACTICAL NATURE CONSERVATION

Once the power of the developed workflow, as described in sections 3.5. to 3.7. with results in sections 4.6. and 4.7. of this thesis was recognised, it was applied to all the owl and woodpecker species regularly breeding in Latvia, thus broadening the information. Applications were carried out as a part of species conservation action plans (Avotiņš jun., 2019; Bergmanis et al., 2021) and are published in conference theses (Avotins, 2019; Avotiņš, 2019, 2018; Avotins et al., 2023c, 2023b, 2022c; Avotins and Aunins, 2018; Avotiņš jun., 2018).

4.1. Habitat suitability distribution and priority sites for conservation

In total habitat suitability was analysed for six owl (GLAPAS, AEGFUN, STRALU, STRURA, ASIOTU, BUBBUB) and seven woodpecker (Lesser-spotted Woodpecker *Dryobates minor* (hereinafter, DRYMIN), Middle-spotted Woodpecker *Leiopicus medius* (LEIMED), White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* (DENLEU), Greater-spotted Woodpecker *Dendrocopos major* (DENMAJ), Tree-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* (PICTRI), Black Woodpecker *Dryocopus martius* (DRYMAR), Grey-headed Woodpecker *Picus canus* (PICCAN)).

The resulting analysis maps, as well as factor contributions, lambdas and their responses, and suitability maps are available in species conservation action plans (Avotiņš jun., 2019; Bergmanis et al., 2021). The literature analysis and environmental responses revealed eight species as habitat specialists: GLAPAS, AEGFUN, STRURA, BUBBUB, PICTRI, LEIMED, DRYMIN and DENLEU. Of the environmental responses, I considered dependency on mature forests at the site, territory and landscape scales, longer time since last forestry disturbance and preference for sites formed by large trees (preferred to the alternative variable of some large trees available at the site) as indicators of specialisation on less managed forest habitats (see species conservation action plans (Avotiņš jun., 2019; Bergmanis et al., 2021) for more detailed description).

As the persistence of such habitats depends on forestry restrictions, site prioritisation for conservation was performed on these species' habitat suitability maps. The proportion of national territory considered as a priority varies between species ranging from 4.0% in the case of BUBBUB to 10.6% in the case of GLAPAS, PS individually include around 27.5% of each species apparent population with similar extinction risk (Table 8). As species have different ecological niches, the distribution of these sites is not completely overlapping.

However, some sites hold high importance for multiple species (Fig. 6). If all the priority sites were appropriately managed, the proportion of apparent population protected would increase to 45% in the case of GLAPAS to even 62% in the case of AEGFUN, thus reducing expected extinction risks to below 18% (Table 8).

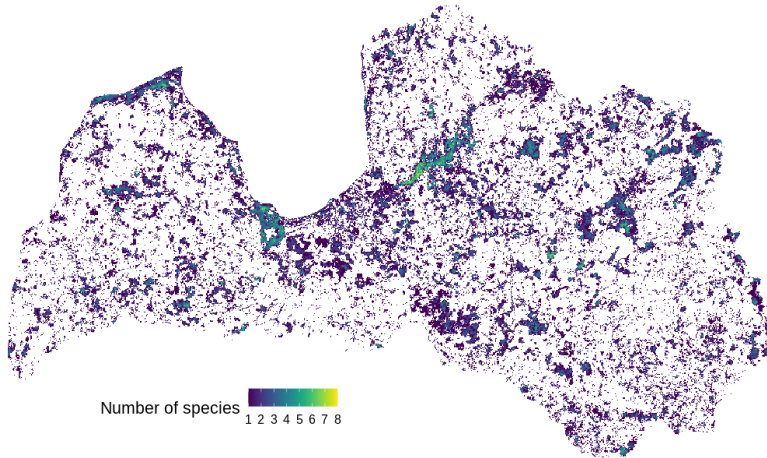


Figure 6. Number of overlapping priority sites for conservation of mature and less managed forest specialist owl and woodpecker species

Table 8

The description of PS per mature and less managed forest specialist owl and woodpecker species, assuming single species zonation and their apparent populations and proportion of PS in NCA and N2k. The last two columns describe the proportion of each species apparent population, in PS of all the species and its respective expected extinction risk (Fig. 6)

Species	% land in PS	Apparent population (%) in PS	Extinction risk	Apparent population (%) in NCA	PS % in NCA	Apparent population (%) in N2k	PS % in N2k	Apparent population (%) in all PS	Expected extinction risk
GLAPAS	10.6	26.2	28.4	33.5	32.1	14.9	24.5	45.6	17.8
AEGFUN	4.2	27.1	27.8	34.6	60.5	25.5	50.5	62.0	11.3
STRURA	5.3	27.5	27.5	28.3	29.2	14.7	16.0	52.8	14.7
BUBBUB	4.0	28.0	28.0	38.8	47.0	24.8	43.0	53.8	14.3
PICTRI	5.9	27.6	27.6	28.9	42.5	19.8	34.9	59.5	12.3
LEIMED	4.2	27.5	27.5	24.1	29.2	17.3	23.2	47.0	17.2
DRYMIN	4.2	27.5	27.5	26.5	36.6	19.1	30.6	47.9	16.8
DENLEU	6.5	27.5	27.5	26.4	37.6	17.9	29.7	50.0	15.9

4.2. Evaluation of the existing conservation area network

All the priority sites together cover 37.5% of forests in Latvia, 51.9% of forests in NCA and 62.6% of forests in N2k (Fig. 7). This means that N2k have overall higher habitat suitability for this set of specialist species than NCA. Nevertheless, 37.4% of forests in N2k (and 48.1% in NCA) are of such a low suitability, that they are not PS for any of the analysed species. Conservation of all the PS would mean forestry restriction in additional 33.5% of forests, that are outside N2k network (Fig. 7) and, therefore, likely to be inappropriately managed for species conservation due to insufficient forestry restrictions. This is also the case in the NCA network due to dominance of regimes with no forestry restrictions (Tables 2 and 3). The importance of strict forestry restrictions is supported by the overall higher preference and odds ratio for PS to be in N2k than in NCA (Figs. 8 and 9).

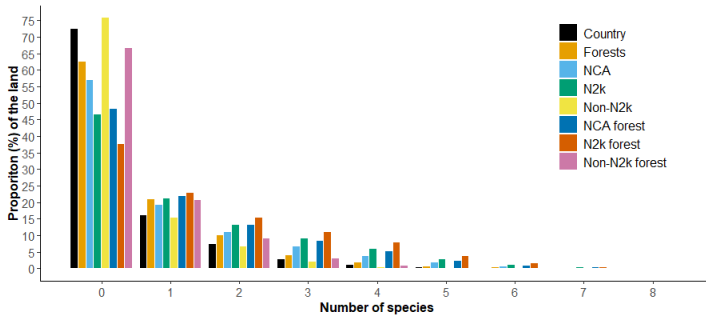


Figure 7. Overlap of PS in different protected area groups in general and in forest lands

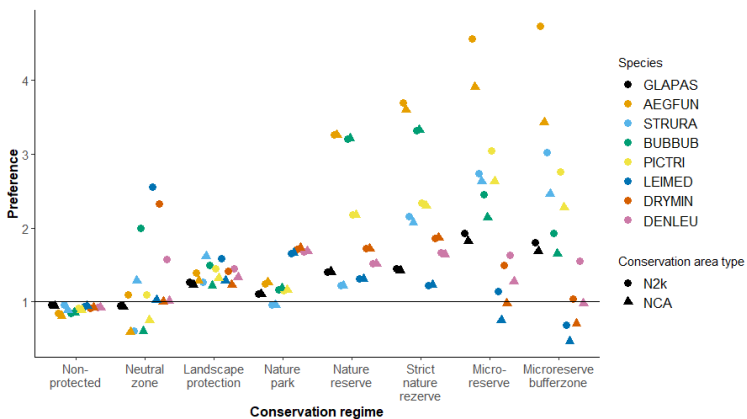


Figure 8. Preference for a conservation regime in NCAs and N2k per mature and less managed forest specialist species

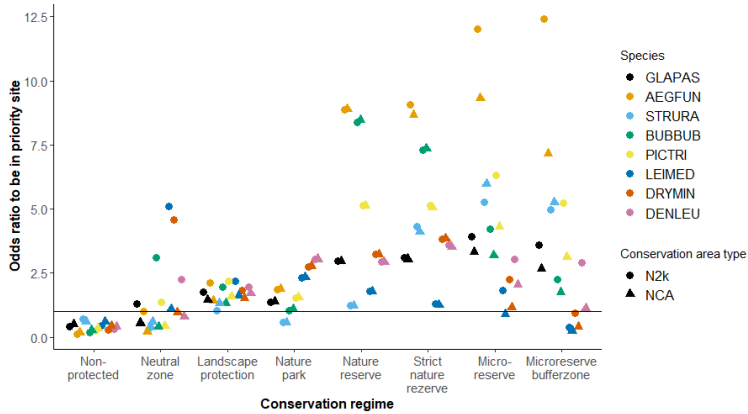


Figure 9. The odds ratios for PS to be in a conservation regime in NCAs and N2k per mature and less managed forest specialist species.

There is an overall tendency to increase preference and odds ratios for PS in conservation regimes with stricter forestry restrictions (Fig. 8 and 9). This tendency can be related to stricter restrictions at sites with better habitats, however, many PS have no current protection (Fig. 7), even though habitat suitability is similar to strictly protected areas. Relatively high values at microreserve buffer zones, can be related to the proximity of those areas to micro-reserves, most of which are created for bird protection. High values at the neutral zone for LEIMED and DRYMIN are due to the preference for parks and relatively small breeding territories in these species. In practice, legislation related to tree cutting outside forests (in parks) in neutral zone is stricter than in most other conservation regimes in forests. The most suitable regimes for forest specialist species conservation are strict nature reserves and nature reserves.

5. DISCUSSION

5.1. Small mammals

The densities of small mammals (trapping index) in Latvia (Avotins et al., 2023a) were comparable to those reported in neighbouring countries – Estonia (Scott et al., 2008; Väli and Tõnisalu, 2020) and Lithuania (Mažeikytė, 2002; Balčiauskas, 2006; Balčiauskas et al., 2017). In Latvia, significantly lower population densities of small mammals were observed in grasslands than in forests, but no differences between forest age groups due to high within group variability (Avotins et al., 2023a). Similar findings were reported in Estonia (Väli and Tõnisalu, 2020) and Lithuania (Balčiauskas et al., 2017), where the abundance of small mammals increased with the age of the forest during early meadow-forest succession. Additionally, studies conducted in Finland (Savola et al., 2013) and Norway (Wegge and Rolstad, 2018) found that mature forests exhibited the highest abundance of voles. Several researchers have emphasized the importance of high vegetation complexity, habitat structural diversity, and the abundance of coarse woody debris in promoting a rich diversity and abundance of small mammal species, even in young stands and unmanaged habitats under natural succession (Carey and Johnson, 1995; Carey and Harrington, 2001; Ecke et al., 2002; Mažeikytė, 2002; Panzacchi et al., 2010; Wegge and Rolstad, 2018; Suchomel et al., 2020). The detrimental impacts of intensive forestry on small mammals have also been noted at the landscape scale (Bowman et al., 2000; Carey and Harrington, 2001; Panzacchi et al., 2010; Suchomel et al., 2020). However, in mosaic landscapes, ecotones, especially those with a buffer zone of at least 100 meters of habitat edges, have been found to harbour the highest density and diversity of small mammals (Balčiauskas, 2006; Panzacchi et al., 2010; Wegge and Rolstad, 2018).

Hanski et al. (1991) proposed one of the most robust explanations for small mammal population cyclicality, which has been extended to different systems (Henttonen et al., 2017). Modeling multispecies rodent assemblages, researchers have found transient dynamics alternating between long time periods with cyclic and non-cyclic fluctuations (Hanski and Henttonen, 1996). While such fluctuations were initially expected to occur at relatively small spatial scales, it has been more recently observed that the phenomenon of dampened cycles is widespread across Europe (Ims et al., 2008), suggesting broader environmental drivers, such as climate change (Steen et al., 1996; Kausrud et al., 2008). However, the periods of dampened vole population cycles have been observed to vary in different parts of Europe, challenging the generality of the climate forcing hypothesis (Brommer et al., 2010). The results of this thesis clearly showed dampened vole cycles in Latvia (Figure 2 (a–c)). The absence of such dampening in neighbouring countries (Väli and Tõnisalu, 2020; Balčiauskas and

Balčiauskienė, 2022b, 2022a) implies the involvement of smaller-scale processes, as described by predator-prey models. Although Hanski's models were originally developed for the Fennoscandian environment, their generality has also been demonstrated in central and western Europe (Lambin et al., 2006). According to these models and previous studies (Henttonen et al., 2017), generalist predators tend to stabilize rodent dynamics, while nomadic avian predators have a similar effect on rodents but also increase regional synchrony. Specialist predators, on the other hand, are believed to maintain fairly regular rodent cycles (Hanski and Henttonen, 1996).

I consider a combination of previously described conditions – generalist predator pressures from e.g. red fox *Vulpes vulpes* and racoon dog *Nyctereutes procyonoides*, and intensification of habitat management together with forest fragmentation – playing an important role in the dampening of small mammal population cycles in Latvia.

5.2. Numerical response of owls to small mammals

In this study (Table 4), I established a statistically significant relationship between the proportion of voles (*Microtus* and bank voles) in the diet of owls and their relative abundance indices in their natural habitat. This finding indicates that even though I relied on information about mammal abundance during autumn, it still reflected the owls' prey preferences. It is well-known that small mammal densities increase during the summer (Pupila and Bergmanis, 2006), and spring counts represent winter survival and reproduction (Hanski and Korpimäki, 1995). However, the relative value of the year (spring or autumn) still captures a part of the cycle in cyclic environments (Brommer et al., 2002). My analysis revealed a preference for *Microtus* voles in the owl diet for all owl species examined. Additionally, these voles had a higher proportion of biomass compared to bank voles (Avotins et al., 2023a). This preference for *Microtus* voles can be attributed to differences in the breeding biology of voles, their dispersal between species groups, and their predator-escaping behaviour (see Hanski and Henttonen, 1996 for an overview).

Overall, the ranking of FNB and proportion of voles in diet of different owl species compares to other studies in Europe, though there are numeric differences, most likely due to known variation between breeding regions within the same year and between years in the same region (GLAPAS (Mikkola, 1983; Mikusek et al., 2001); AEGFUN (overview in Korpimäki and Hakkarainen, 2012); ASIOTU (Glue and Hammond, 1974; Wijnandts, 1984; Tome, 1994; Balčiauskienė et al., 2006; Romanowski and Zmihorski, 2008; Sergio et al., 2008; Birrer, 2009; Tome, 2009); STRALU (Goszczyński et al., 1993; Jędrzejewski et al., 1994; Petty, 1999; Solonen, 2004; Balčiauskienė et al., 2006; Lesiński et al., 2009; Romanowski and Zmihorski, 2009; Solonen, 2014; Grašytė et al., 2016; Solonen et al., 2016; Solonen et al., 2017); STRURA (Jäderholm, 1987; Korpimäki and

Sulkava, 1987; Sidorovich et al., 2003; Vrezec et al., 2018); BUBBUB: (Randla, 1976; Korpimäki et al., 1990; Schweiger, 2011; Penteriani and del Mar Delgado, 2019; Frafjord, 2022)). Generally, owl species more specialised on voles in diet show stronger numeric and even functional responses to vole availability in nature, as in ASIOTU, which can adapt migratory behaviour and breeding region selection during migration and even repeat breeding, accounting for vole availability (Glue, 1977; Glue and Nilsson, 1997; Heisler et al., 2016). Functional responses to vole abundance as habitat selection, hunting behaviour, timing of breeding, and even a carry-over effect on numerical responses (GLAPAS (Masoero et al., 2020a); AEGFUN (Korpimäki, 1981; Solheim, 1983; Hakkarainen et al., 1997; Hakkarainen et al., 2002; Saurola and Francis, 2004; Santangeli et al., 2012); STRALU (Lehikoinen et al., 2011; Solonen, 2014); STRURA (Pietiäinen, 1988; Brommer et al., 1998; Brommer et al., 2002; Brommer et al., 2004; Saurola and Francis, 2004; Karell et al., 2008; Kontiainen et al., 2009; Lehikoinen et al., 2011; Saurola and Francis, 2018); BUBBUB (Marchesi et al., 2002; Penteriani et al., 2002; Campioni et al., 2013)) are known. However, numerical responses of owls to vole abundance as breeding performance and survival, are much more studied (GLAPAS (Solheim, 1984; Lehikoinen et al., 2011; Morosinotto et al., 2017); AEGFUN (Korpimäki and Hakkarainen, 1991; Saurola and Francis, 2004; Lehikoinen et al., 2011); ASIOTU (Village, 1981; Tome, 2011, 2009, 2003); STRALU (Saurola and Francis, 2004; Solonen, 2005; Lehikoinen et al., 2011; Solonen, 2014; Solonen et al., 2015; Saurola and Francis, 2018); STRURA (Pietiäinen, 1988; Brommer et al., 2002; Saurola and Francis, 2004; Lehikoinen et al., 2011; Saurola and Francis, 2018); BUBBUB (Marchesi et al., 2002; Penteriani et al., 2002; Campioni et al., 2013; Penteriani and del Mar Delgado, 2019)) and more direct.

From the owl species studied in this thesis, most of the forest dwelling species (GLAPAS, AEGFUN, STRALU and STRURA) had lower breeding performance in Latvia than on average in boreal region (Korpimäki and Hakkarainen, 1991; Meller et al., 2017), and was similar or lower than in poor years in boreal region (Korpimäki, 1987; Brommer et al., 2002; Korpimäki and Hakkarainen, 2012; Saurola and Francis, 2018) and even lower than in biogeographically similar boreo-nemoral region (Solheim, 1984; Grašytė et al., 2016). Whereas the breeding performance of ASIOTU and BUBBUB, even though was similar to other studies in Europe (Glue, 1977; Meller et al., 2017; Penteriani and del Mar Delgado, 2019), had a statistically significant temporal decline in this parameter. Furthermore, this study suggests a carry-over effect of BUBBUB breeding performance depending on the vole abundance in the previous autumn. The phenomenon of carry-over effect via adult fitness is well known in scientific literature on STRURA (Pietiäinen and Kolunen, 1993; Brommer et al., 1998; Brommer et al., 2002; Brommer et al., 2004; Karell et al., 2008a), and its significance has been found to grow in relation to the size of owl species in Finland (Lehikoinen et al., 2011). Ecological niche analysis conducted in Latvia also

supports the notion of the significance of habitats with higher vole abundance for BUBBUB (Avotiņš jun., 2019).

The effects of dampened vole cycles and low or declining breeding performance had different impacts on the trends of owl relative population sizes. The population of the most generalist species – STRALU – despite fluctuations, probably due to long winters with many freeze-thaw cycles influencing winter survival (Karell et al., 2011; Pavón-Jordán et al., 2013; Solonen, 2021), was overall stable and showed no differences in periods with and without pronounced small mammal cycles (Table 5). The population size of ASIOTU showed no differences in compared periods, however, the decline since 2004 became significant for the period until 2021 (Avotins et al., 2023). My results led to suspect that the ASIOTU population was sustained for an extended period through immigration of individuals hatched elsewhere (Village, 1981; Korpimäki, 1992a, 1992b; Sergio et al., 2008) and later decline suggests a delayed response of returning individuals of Latvian origin.

Populations of GLAPAS, AEGFUN and BUBBUB (Table 5; Eionet, 2020) had significant overall declines, and the difference in AEGFUN between compared periods disappeared if the later period was extended to 2004-2021 (Avotins et al., 2023). The decline of GLAPAS and AEGFUN (and partially BUBBUB) can be related to consequences of reduced breeding performance and other responses to dampened vole populations (see references above), as well as habitat degradation and loss (Avotins, 2022). Population sizes of those three species (GLAPAS, AEGFUN, BUBBUB) are also declining in Finland and Sweden, but tendencies in Lithuania and Estonia are different, probably due to lower data quality as expert-based estimates rather than calculations are reported (Eionet, 2020).

During the first decade of the 21st century, there was a notable increase in STRURA populations and an expansion of their range, which was observed in many parts of Europe (Bashta, 2009; Tutiš et al., 2009; Bylicka et al., 2010; Vrezec and Mihelič, 2012). This trend coincided with the increase in STRURA populations in Latvia and their breeding occurrences in a mosaic landscape (Avotiņš jun., 2019). While the exact reasons for this population increase remain unclear and likely involve unknown large-scale factors, it is worth noting that in Latvia, the period of significant population decline of the species aligned with the dampening of small mammal population dynamics (Table 5). I suggest that the relative abundance of small mammals, colliding with overall habitat changes, play a crucial role in the decline of STRURA. Ecological niche analysis in Latvia has indicated a strong dependence of STRURA on large forest massifs, predominantly consisting of mature forests with some openings (Avotiņš jun., 2019). Similar habitat preferences have been reported for the species in other regions as well (Sonerud, 1986; Löhmus, 2003; Tutiš et al., 2009). Despite the ongoing range expansion in Latvia (Çerus et al., 2021), the overall population size of STRURA is declining (Eionet, 2020). It is important to consider

the intensification of forestry practices, indicated by tree cover loss, which is increasing in Latvia, particularly in priority sites designated for species conservation (Avotins, 2022). This suggests a potential association between habitat degradation due to forestry activities and the decline in the STRURA population in Latvia.

Steep declines of the relative population sizes of many forest dwelling owl species, given the overlap of higher density habitats of their main prey (Bowman et al., 2000; Carey and Harrington, 2001; Panzacchi et al., 2010; Suchomel et al., 2020), suggest the importance of habitat conservation for species protection. As most forest dwelling owl species are also cavity-breeders (Mikkola, 1983; Mebs and Scherzinger, 2000), it is important to also include woodpeckers in habitat suitability analysis and conservation planning.

5.3. Habitat conservation, protected areas, and forestry

To understand how and where to protect a species, it is necessary to know its ecological niche. Species distribution modeling provides powerful tools not only to predict species distribution but also to explain factors determining it. Furthermore, not only the suitability of habitat can be estimated, but also a relative ranking of habitat patches – basic needs in conservation planning.

5.3.1. The GLAPAS example

The workflow of species distribution modeling with evaluation of specialisation and necessity for special conservation, followed by site prioritisation and spatial overlay analysis, consists of well-known tools in quantitative ecology and GIS analysis (references in the theoretical background section). However, these tools are rarely combined in biogeographical and nature conservation studies. The example of GLAPAS shows how the workflow can be used in case of low numbers of presence locations (particularly, nest locations), yet being able to capture ecologically meaningful correlations that result in reliable species distribution map that can be further processed.

It is common to assume that the most reliable information when analysing bird distribution is based on the locations of known nests (Björklund et al., 2020). However, this information often is of low abundance or possesses other spatial-statistical issues, e.g. clustering. Even though MaxEnt can perform well with a low abundance of presence locations, dealing with spatial issues often involves random or distance-based filtering, which may lead to datasets too small for reliable analysis. To overcome this issue, I suggest inclusion of observations that can be reliably attributed to breeding-and-hunting territory while incorporating effort bias (see Article III for broader discussion). Such an approach may not be universal, for example, it may not perform well in species foraging far away from the breeding site, e.g., White-tailed Eagle *Haliaeetus albicilla*, but some studies suggest useful results even in such species (Heuck et al., 2019).

However, the majority of species have their foraging grounds in close proximity to the breeding site – in their home-range, as it is in the case of GLAPAS (Strom and Sonerud, 2001).

The ecogeographical variable-species presence correlations revealed by maximum entropy analysis are in line with the finding in other studies, ranging from local to landscape scales. On local scale, GLAPAS prefers closed forests (formed by spruce in the boreo-nemoral region), however as a nest tree, more common is aspen – the most cavity rich tree genus in the Holarctic region (Sonerud, 1985; Mikkola, 1983; Mebs and Scherzinger, 2000; Pačenovský and Šotnár, 2010; Remm and Lõhmus, 2011; Meller et al., 2017). Furthermore, my findings of positive association with larger tree DBH coincide with the nest-box studies (Baroni et al., 2020), and the high abundance of such trees preference is in line with annual change of breeding site and multiple winter hoarding cavities (Pačenovský and Šotnár, 2010; Valkama et al., 2014; Baroni et al., 2021, 2020). For an extended discussion, see Article III.

The predicted species distribution map was field-tested and found statistically significantly predicting GLAPAS presence, assuming imperfect detection (Avotiņš jun., 2019). As the species distribution map was considered reliable, it could be used in further analysis of site prioritisation for conservation and evaluation of existing conservation areas.

5.3.2. Evaluation of species'-habitat and forest conservation

This thesis is focused on conservation of owls, many of which are associated with mature, structurally rich and less managed forests (GLAPAS (Sonerud, 1986; Strom and Sonerud, 2001; Ciach, 2005; Shurulinkov et al., 2007; Pačenovský and Šotnár, 2010; Baroni et al., 2021, 2020); AEGFUN (Sorbi, 1995; Hakkarainen et al., 1997; Ravussin et al., 2001; Laaksonen et al., 2004; Shurulinkov and Stoyanov, 2006; Hakkarainen et al., 2008; Santangeli et al., 2012; Brambilla et al., 2013); STRURA (Saurola, 1989; Lõhmus, 2003; Tutiš et al., 2009; Bylicka et al., 2010); BUBBUB (Кумари, 1965; Гришанов, 2005; Фетисов, 2005; Lipsbergs, 2011)), while others being more generalists, not in need of special conservation and thus can better be protected by general regulation in forestry and agriculture via conservation of landscape micro-elements (biodiversity features, e.g. retention trees, preservation of forest edges, wetlands, shrub patches, etc.) (Aschwanden et al., 2005; Avotiņš jun., 2019). As owls are ecologically associated with woodpeckers, both groups need to be considered together in forest conservation planning. Similarly to owls, some woodpecker species are stronger associated with mature, structurally rich and less managed forests (DENLEU (Virkkala et al., 1993; Czeszczewik and Walankiewicz, 2006; Roberge et al., 2008; Kajtoch et al., 2013); DRYMIN (Olsson et al., 1992; Wiklander et al., 1992; Charman et al., 2010; Delhaye et al., 2010); LEIMED (Kosiński, 2006; Müller et al., 2009; Delhaye et al., 2010; Robles and Ciudad, 2012); PICTRI (Bütler et al., 2004b, 2004a; Fayt, 2004b; Wesołowski et al., 2005;

Kajtoch et al., 2013)), than others, that appear to be generalists in Latvia and can be protected by general regulation (Bergmanis et al., 2021). This set of species, undoubtedly, is not covering all the indicator species in forests, but it covers a wide gradient of forest types (from dry conifers to humid deciduous) and tolerance to edges and fragmentation, among others. Besides, this set of species covers three out of six forest dwelling Birds Directive Annex 1 species found to be underrepresented in N2k at the European level (Van Der Sluis et al., 2016). Therefore, I consider this set of species meaningful in evaluation of owl habitat conservation in Latvia and at least insightful in evaluation of biologically valuable forest conservation in Latvia.

The absence of effective governance (Apostolopoulou and Pantis, 2009; Iojă et al., 2010; Grodzinska-Jurczak and Cent, 2011; Tsiafouli et al., 2013) and application of ecologically and statistically robust site selection methods in conservation planning (Moilanen and Arponen, 2011; Gruber et al., 2012) have resulted in the presence of sites possessing high nature values but lacking or having insufficient current conservation measures. This situation is observed both within the network of designated conservation areas and outside of it, as indicated by large proportions of PS outside NCA or N2k, as well as large sections of forests in these networks not recognised as PS (Table 8, Fig. 7). This could be expected as most of the work in establishment of NCAs and N2k in Latvia was carried out just before the accession to the European Union – in the late 20th and early 21st century (Račinskis, 2004; Opermanis et al., 2008), when species distribution modeling was uncommon due to limited computing resources. My results suggest that appropriate forest management in PS would be similar to a nature reserve or strict nature reserve, or even completely banned forestry (Fig. 8, 9). This is topical not only in PS with no current protection, but also inside N2k, as the forestry is ongoing and temporally increasing also there, besides the increase is faster in PS, than in other forests both within N2k and outside them (Avotins, 2022).

Biodiversity Strategy 2030 considers the target of legal protection of 30% of the EU's land (European Commission, 2020) and the target of strict protection at 10% (European Commission, 2020). If considering only the addition of the GLAPAS PS to the N2k that would result in protection of just above the average proportion of the protected land in EU (Evans, 2012). When extending this approach to the group of mature forest specialist species (other owl and woodpecker species), the coverage of territories for expansion of protected areas reaches 37.5% of forests in Latvia which would exceed the targets of legal protection by EC. However, previously published scientific advice is to protect and manage areas for biodiversity conservation in at least 50% of the terrestrial realm (in contrast to the previously mentioned 10 or 30%; Noss et al., 2012; Dinerstein et al., 2017; Baillie and Zhang, 2018; Watson et al., 2018; Müller et al., 2020).

Unfortunately, conservation and land use intensification are linked (Eyvindson et al., 2017; Moilanen and Kotiaho, 2018). This implies that some

parts of existing conservation areas may need to be transformed from nature conservation due to their low importance for biodiversity (e.g. Table 8, Figs. 6 and 7). Ideally, conservation planning involves the consideration of every individual species within each geographic region. However, this approach is often impractical due to the significant time and resources required. Additionally, the progress of citizen science initiatives worldwide is not uniform, and the spatial resolution of international atlases is generally coarse (Herrando et al., 2017). To address these challenges, a feasible alternative is to use a selection of umbrella and biodiversity indicator species for each ecosystem (Caro, 2010; Virkkala et al., 2022), where more detailed location data is available or can be acquired cost-effectively. These umbrella species can be complemented by ecosystem specialist species, similar to those included in the European Bird Census Council's wild bird indicators (Gregory and Strien, 2010). By employing umbrella and indicator species, conservation efforts can focus on identifying sites with the highest biodiversity values, thereby establishing priorities for conservation actions. On the other hand, specialist species can provide valuable information regarding the maximum allowable intensification of land use outside protected areas. However, the selection of species for these roles must be done with great care to ensure they genuinely provide an "umbrella effect" in biodiversity conservation (Branton and Richardson, 2011; Breckheimer et al., 2014).

Finally, the conservation of mature forests holds significance not only for safeguarding the species designated to inhabit those areas but also due to their critical role in mitigating climate change (Chen et al., 1995, 1993; Frey et al., 2016) and its impacts on species distribution (Lehikoinen et al., 2018).

CONCLUSIONS

1. Populations of owl main prey – small mammals – in Latvia showed cyclicity in the late 20th and early 21st centuries. However, since approximately 2004, the cycles have dampened. High land use intensity with pressures from generalist predators, are likely causes, however, more studies are needed to prove it.
2. The breeding performance of GLAPAS, AEGFUN, STRALU and STRURA is stable, but lower on average than in nearby countries, matching the levels or even being lower than in poor vole density years in boreal and boreo-nemoral regions. This parameter is declining in ASIOTU and BUBBUB, however, the overall average is similar to other regions in Europe. The start of the decline in breeding performance matched the timing of the small mammal population cycle dampening.
3. Trends in the relative population size of STRALU – the species with the broadest food niche – have not significantly changed between periods with pronounced small mammal cycles and since their depletion (the compared periods). Slightly more specialised STRURA showed a strong and significant difference in population trends between these periods with a steep decline since the dampening of small mammal population cycles. This was similar in the most specialised ASIOTU but became statistically significant only if extending the last period until 2021. Moderately specialised species such as GLAPAS, AEGFUN and BUBBUB showed overall declining populations with no direct effects of the availability of the small mammals, suggesting the importance of additional factors, e.g., the deterioration of habitat suitability.
4. The workflow, including ecologically meaningful variable selection, cleaning and selection of reliable presence locations, habitat suitability analysis and site prioritisation for conservation, developed and described on GLAPAS example, proved to be useful for evaluation of the species conservation status. The results for the first time provide a quantitative description of habitat requirements of GLAPAS in Latvia (and the Baltic States), suggesting high species dependency on mature and less managed forests, thus supporting its importance as umbrella species in nature conservation. The gap analysis of NCA and N2k revealed that most of the PS of GLAPAS are currently not protected in Latvia. Even more, many PS within NCA or N2k are under-protected, as conservation regimes have fewer forestry restrictions than in the most suitable functional zones. The addition of all the PS of GLAPAS to NCA or N2k would extend these networks to 26.3% or 19.6%, respectively which is still lower than suggested by the Biodiversity Strategy of the EC.

5. Further application of the workflow on all the owl and woodpecker species regularly breeding in Latvia suggests that the protection of the identified PS would be more effective in the conservation of these forest biodiversity indicator species than the existing NCA and N2k. Protection of all the PS would provide conservation to 37.5% of forests in Latvia, that is 33.5% of forests currently outside N2k. While N2k needs expansion, its reduction is also possible, as 37.5% of forests in N2k have no PS for any species analysed.

ACKNOWLEDGEMENTS

First and foremost, I want to thank my supervisor Dr. biol., asoc. prof. Ainārs Auniņš for his immense patience while guiding, supporting, and educating me.

I would like to thank Latvian Ringing Centre and all the volunteer ringers for availability of ringing data, particularly A. Avotiņš (sr.), J. Lipsbergs, A. Kalvāns, G. Grandāns, O. Keišs, V. Boļšakovs, T. Ķeris, J. Jankavs, A. Freibergs, and P. Daknis. I also acknowledge the nature observation portal management team and volunteer citizen scientists reporting owl observations and breeding performance.

I acknowledge all the owl researchers (particularly, A. Avotiņš (sr.), G. Grandāns, U. Ļoļāns, V. Ignatjevs) for sharing with the data and participants of Birds of Prey background monitoring scheme for providing national scale data on the populations of Birds of Prey and Owls.

I am grateful to people that provided me with materials of owl prey remains: I. Bauga, U. Bergmanis, P. Daknis, K. Funts, M. Funta, G. Grandāns, V. Ignatjevs, I. Jakovļevs, O. Keišs, J. Ķuze, U. Ļoļāns, I. Mārdega, M. Medne, J. Priednieks, E. Račinskis, R. Rekmanis, M. Rozenfelde, M. Strazds, D. Ūlands, M. Zilgalvis. And even more to those that helped in its dissection: L. Dambeniece, V. Ignatjevs, M. Rozenfelde, D. Ūlands, M. Zilgalvis.

I thank A. Pupila, G. Done, G. Grandāns and U. Bergmanis for sharing their historical small mammal trapping data and locations of transects.

Small mammal monitoring in 1991-2011 was funded by Teiči state reserve administration and Nature Conservation Agency. Monitoring for Owls in 1991–2007 was partially funded by Teiči state reserve administration and Nature Conservation Agency, in 2007–2009 by the Latvian environment, geology and meteorology center and since 2014 it has been funded by Nature Conservation Agency. Most of the owl prey remains analysis and small mammal monitoring in 2016 was funded by the Administration of Latvian Environmental Protection Fund (1-08/158/2016).

I would like to thank Latvian Nature Conservation Agency, State Forest Service, Rural Support Service and Latvian Geospatial Information Agency for providing geospatial data for preparation of environmental variables. Ecogeographical variables were created as a part of conservation action plan for owls in Latvia financed by Nature Conservation Agency. Data analysis and interpretation of the results was carried out within the Latvian research programme project ‘The value and dynamic of Latvia’s ecosystems under changing climate’.



**LATVIJAS
UNIVERSITĀTE**
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE

Andris Avotiņš

**LATVIJĀ REGULĀRI LIGZDOJOŠO
PŪČU AIZSARDZĪBAS
EKOLOĢIJA**

PROMOCIJAS DARBA KOPSAVILKUMS

Doktora grāda iegūšanai bioloģijas nozarē
Apakšnozare: zooloģija

Rīga 2023

Promocijas darbs izstrādāts Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātē, Zooloģijas un dzīvnieku ekoloģijas katedrā laika posmā no 2015. gada līdz 2023. gadam

Darbs sastāv no ievada, septiņām nodaļām, pateicībām un literatūras saraksta.

Darba forma: publikāciju kopa bioloģijas nozarē, zooloģijas apakšnozarē

Darba zinātniskais vadītājs: *Dr. biol.*, asoc. prof. **Ainārs Auniņš**

Darba recenzenti:

- 1) *Dr. biol.*, prof. **Indriķis Krams**
- 2) *Dr. biol.* **Jānis Ozoliņš**
- 3) *PhD biol.*, prof. **Toni Laaksonen**

Promocijas darba aizstāvēšana notiks 2023. gada 7. decembrī Latvijas Universitātes bioloģijas nozares promocijas padomes atklātā sēdē LU Dabaszinātņu akadēmiskā centra Dabas mājā, Jelgavas ielā 1, Rīgā.

Ar promocijas darbu un tā kopsavilkumu var iepazīties Latvijas Universitātes Bibliotēkā Rīgā, Kalpaka bulvārī 4.

LU bioloģijas zinātņu nozares
promocijas padomes priekšsēdētājs
Guntis Brūmelis

promocijas padomes sekretāre
Vita Rovīte

© Latvijas Universitāte, 2023

© Andris Avotiņš, 2023

ISBN 978-9934-36-108-1

ISBN 978-9934-36-109-8 (PDF)

ANOTĀCIJA

Autors analizējis pūču aizsardzībā nozīmīgus aspektus Latvijā no 1990. līdz 2021. gadam. Šīs analīzes ietver pūču barības sastāvu un nozīmīgāko barības objektu (sīko zīdītāju) populācijas dinamiku, pūču ligzdošanas sekmes un populācijas pārmaiņu rādītājus kā arī sugu izplatības modelēšanu ar vietu prioritizēšanu aizsardzībai. Pēdējā analīžu kopa izstrādāta apodziņam un tālāk pielietota citām pūču sugām, kā arī dzeņiem, jo šīs taksonomiskās grupas ir ekoloģiski saistītas. Tādā veidā nodrošinot plašāku ekoloģisko informācijas spektru mežu aizsardzības un esošo aizsargājamo teritoriju izvērtējumam Latvijā.

Sīko zīdītāju populācijām 20. gs. nogalē līdz 21. gs. sākumā bija raksturīgas cikliskas skaita svārstības, kuru amplitūda būtiski samazinājās kopš apmēram 2004. gada. Tā rezultātā dažādām pūču sugām tika reģistrētas atšķirīgas skaitliskās atbildes ar izteikti negatīvām tendencēm sugām, kuras ir vairāk specializējušās uz strupastēm barībā. Dzīvotņu piemērotības analīzes atklāja pūcēm nozīmīgo biotopu saistību ar dzīvotnēm, kurās ir augstāks sīko zīdītāju sastopamības blīvums. Tādēļ tika īstenota telpiski noteikta vietu prioritizācija dzīvotņu aizsardzībai.

Vairums pūču un dzeņu aizsardzībai prioritāro vietu atradās ārpus aizsargājāmām teritorijām. Turklāt vairāk kā 37% no mežiem aizsargājamās teritorijās bija ar zemu nozīmi nobriedušu un maz-apsaimniekotu mežu speciālistu pūču un dzeņu aizsardzībā. Izvēles priekšrocības un prioritāro vietu novietojuma analīze liecināja, ka piemērotākie aizsardzības režīmi ir dabas lieguma un dabas rezervāta zonas ar aizliegtu mežsaimniecisko darbību.

Šīs promocijas darbs ir viens no nedaudzajiem pūču ekoloģijas pētījumiem boreo-nemorālajā reģionā un vienīgais ilgstošas sīko zīdītāju populācijas depresijas laikā. Turklāt, ierosinātā dabas aizsardzības plānošanas pieeja var tikt reģionāli paplašināta (ārpus Latvijas) un izmantota citām ekosistēmām (paredzot atbilstošu modeļsugu izvēli).

SATURS

ANOTĀCIJA	53
IEVADS	56
Pētījuma aktualitāte	56
Pētījuma novitāte	56
Zinātniskā hipotēze	57
Darba mērķis	57
Darba uzdevumi	57
Oriģinālo publikāciju saraksts	57
Citas ar pūču ekoloģiju, dzīvotņu piemērotības analizēm vai vietu prioritizēšanu un izvēli aizsardzībai saistītas publikācijas	58
Ar pūču ekoloģiju, dzīvotņu piemērotības analizēm vai vietu prioritizēšanu un izvēli aizsardzībai saistītas konferenču prezentācijas	59
Rezultātu praktiskā pielietošana	60
Doktora darba izstrādes gaitā īstenotie projekti (ar pūcēm vai biodaudzveidības aizsardzību saistītie)	61
1. TEORĒTISKAIS PAMATOJUMS	62
1.1. Pūces Latvijā	62
1.2. Strupastu nozīme ekosistēmās un pūču populāciju procesos	64
1.3. Pūču loma dabas aizsardzībā	65
1.4. Natura 2000 tīkls un mežu aizsardzība Latvijā	66
1.5. Sugu izplatības modelēšana un vietu prioritizēšana aizsardzībai	68
2. MATERIĀLI UN METODES	69
2.1. Sīko zīdītāju populāciju dinamika (Publikācija I)	69
2.2. Pūču barības sastāvs un barības niša (Publikācijas I un II)	69
2.3. Pūču populāciju dinamika un ligzdošanas sekmes (Publikācija I)	70
2.4. Urālpūces barības sastāva un ligzdošanas sekmju salīdzinājums Eiropā (Publikācija II)	71
2.5. Dzīvotņu piemērotības analīze (Publikācijas III un IV)	71
2.5.1. Klātbūtnes dati	71

2.5.2. Ekoģeogrāfisko mainīgo slāņi	71
2.5.3. Piepūces slānis	72
2.5.4. <i>MaxEnt</i> iestatījumi un modeļa izvēle	72
2.6. Prioritarizācija aizsardzībai (Publikācija III)	73
2.7. Aizsargājamo teritoriju izvērtējums (Publikācija III)	74
3. REZULTĀTI	75
3.1. Siko zīdītāju populāciju dinamika (Publikācija I)	75
3.2. Pūču barības sastāvs ligzdošanas sezonā (Publikācija I)	76
3.3. Pūču populācijas pārmaiņas (Publikācija I)	77
3.4. Pūču ligzdošanas sekmes (Publikācija I)	78
3.5. Urālpūces barības sastāva un ligzdošanas sekmju salīdzinājums Eiropā (Publikācija II)	80
3.6. Apodziņa dzīvotņu piemērotības izplatība un aizsardzībai prioritārās vietas (Publikācijas III un IV)	80
3.7. Esošā aizsargājamo teritoriju tīkla izvērtējums (Publikācija III un saistītās publikācijas un konferenču prezentācijas)	82
4. PLAŠĀKS DZĪVOTŅU PIEMĒROTĪBAS ANALĪZU UN AIZSARGĀJAMO TERITORIJU IZVĒRTĒJUMA DARBA PLŪSMAS PIELIETOJUMS PRAKTISKAJĀ DARBAS AIZSARDZĪBĀ	84
4.1. Dzīvotņu piemērotības izplatība un aizsardzībai prioritārās vietas	84
4.2. Esošo aizsargājamo teritoriju tīkla izvērtējums	86
5. DISKUSIJA	88
5.1. Sīkie zīdītāji	88
5.2. Pūču skaitliskās atbildes siko zīdītāju populācijām	89
5.3. Dzīvotņu aizsardzība, aizsargājamās teritorijas un mežsaimniecība	92
5.3.1. GLAPAS piemērs	92
5.3.2. Sugu-dzīvotņu un mežu aizsardzības izvērtējums	93
SECINĀJUMI	96
PATEICĪBAS	98
IZMANTOTĀ LITERATŪRA	99

IEVADS

Pētījuma aktualitāte

Pierādījumos balstītas prakses nozīme bioloģiskās daudzveidības saglabāšanā ir ļoti zināma. Tomēr piekļuve nepieciešamajiem pierādījumiem ir sarežģīta (Sutherland et al., 2004; Stewart et al., 2005; Gutzat and Dormann, 2020; Hoffmann, 2022; Angelstam et al., 2023). Šajā pētījumā es piedāvāju ekoloģiskās nišas analizē balstītu darba plūsmu teritoriju prioritāšu noteikšanai dabas kapitāla pārvaldības plānošanai. Kā modeļa organismu, kas pētīts, izstrādājot darba plūsmu, izmantoju nobriedušu mežu speciālistu sugu – apodziņu *Glaucidium passerinum*. Un tālāk darba plūsmu piemēroju sugu grupai ar dažāda līmeņa biotopu specializāciju, no kurām daudzas atzītas par bioloģiskās daudzveidības indikatoriem un dabas aizsardzības lietussarga sugām – pūcēm (Sergio et al., 2006, 2005; Korpimäki and Hakkarainen, 2012; Brambilla et al., 2013; Rueda et al., 2013; Pakkala et al., 2014; Penteriani and del Mar Delgado, 2019). Sakarā ar pūču un dzeņu lielo ekoloģisko saistību un to augsto bioloģiskās daudzveidības indikatora vērtību (Angelstam and Mikusinski, 1994; Fayt, 2004; Bobiec et al., 2005; Virkkala, 2006; Czeszczewik, 2009; Rueda et al., 2013; Pakkala et al., 2014; Virkkala et al., 2022) promocijas darba noslēgumā izvērtēju rezultātus par abām grupām, tādējādi aptverot lielāko daļu meža aizsardzībai nozīmīgāko lietussarga putnu sugu.

Lai ierobežotu “trokšņainu” dzīvotņu piemērotības analīzes interpretāciju, kas saistīta ar pūču spēcīgo funkcionālo un skaitlisko reakciju uz to galvenā medijuma – strupastu – pieejamību (sk. Ratajc et al., 2022 un Avotins et al., 2023, un tajos minētās atsaucēs), tika pētīta šī saistība. Mans pētījums pierāda sīko zīdītāju populāciju ciklu izsīkumu Latvijā, uzsverot, cik svarīgi ir ņemt vērā plēsēju un upuru attiecības sugu aizsardzības plānošanā.

Pētījuma novitāte

Šis ir pirmais pētījums boreo-nemorālajā reģionā, kura ietvaros kvantitatīvi novērtēta sīko zīdītāju populāciju samazināšanās ietekme uz pūču populācijas lieluma dinamiku un ligzdošanas rādītājiem. Viens no svarīgākajiem rezultātiem liecina par sīko zīdītāju skaita iepriekšējā rudenī ietekmi uz ūpja ligzdošanas rezultātiem. Pūču sugām svarīgāko sīko zīdītāju augstākā blīvuma biotopi ir saistīti ar dzīvotnēm, kas nozīmīgas pūcēm ar populāciju samazināšanās vai negatīvām ligzdošanas rādītāju tendencēm, kas liecina par biotopu saglabāšanas nozīmi.

Izstrādātā aizsardzībai prioritāro teritoriju noteikšanas darba plūsma ne tikai sniedz biotopu piemērotības novērtējumu, bet arī pierādījumus par dažādu aizsardzības režīmu nozīmi attiecībā uz mežsaimniecības ierobežojumiem, turklāt sniedz iespēju novērtēt esošo dabas aizsardzības tīklu. Turklāt darba plūsmas tālākā aprobācija praktiskajā dabas aizsardzībā, kas aptver sešas pūču

un septiņas dzeņu sugas, uzskatāma par apjomīgu rezultātu mežu aizsardzības prioritāšu noteikšanā. Turpmāk šo pieeju var izmantot arī citām ekosistēmām un plašākiem reģioniem.

Zinātniskā hipotēze

Pūču sugām ar augstāku specializācijas līmeni uz strupastēm un šaurākām barības nišām ir spēcīgāka negatīva skaitliskā reakcija uz sīko zīdītāju populāciju ciklu apsīkumu. Šīs sugas ir vairāk saistītas ar noteiktiem biotopiem vai ainavas iezīmēm, kas jāsauglabā, lai aizsargātu pūču sugas un to indicētās ekosistēmas vērtības.

Darba mērķis

Galvenais promocijas darba mērķis ir nodrošināt informatīvo bāzi labākai dabas aizsardzības plānošanai un dabas kapitāla apsaimniekošanai Latvijā, izmantojot pūces kā modeļa organismus.

Darba uzdevumi

Definēti sekojoši darba uzdevumi:

1. Kvantificēt pūču populācijas lieluma un ligzdošanas sekmju dinamiku valsts līmenī;
2. Analizēt sīko zīdītāju populāciju ciklu apsīkšanas ietekmi pūču populācijās;
3. Izstrādāt un izmēģināt darba plūsmu ekoloģiski jēgpilnai telpiskajai dabas aizsardzības plānošanai;
4. Ierosināt mežu bioloģiskās daudzveidības aizsardzībai prioritārās vietas, izvērtējot esošo aizsargājamo teritoriju tīkla un funkcionālo zonu nozīmi.

Oriģinālo publikāciju saraksts

Šis promocijas darbs ir balstīts sekojošās publikācijās:

- I **Avotins, A.**, Avotins sen., A., Ķerus, V., Aunins, A., 2023. Numerical Response of Owls to the Dampening of Small Mammal Population Cycles in Latvia. *Life* 13, 572. doi:10.3390/life13020572.
- II Vrezec, A., Saurola, P., **Avotins, A.**, Kocijančič, S., Sulkava, S., 2018. A comparative study of Ural Owl *Strix uralensis* breeding season diet within its European breeding range, derived from nest box monitoring schemes. *Bird Study*. doi:10.1080/00063657.2018.1553026.
- III **Avotins, A.**, Kerus, V., Aunins, A., 2022a. National scale habitat suitability analysis to evaluate and improve conservation areas for a mature forest specialist species. *Global Ecology and Conservation* 38. doi:10.1016/j.gecco.2022.e02218.
- IV **Avotins, A.**, Kerus, V., Aunins, A., 2022b. Ecogeographical variable dataset for species distribution modelling, describing forest landscape in Latvia, 2017. Data in Brief 44. doi:10.1016/j.dib.2022.108509.

Citas ar pūču ekoloģiju, dzīvotņu piemērotības analizēm vai vietu prioritizēšanu un izvēli aizsardzībai saistītas publikācijas

- Di Marzio, A., **Avotiņš, A.**, Ķemere, M., Šķērstiņa, R., 2023. Fluorescence in European owls. *Annales Zoologici Fennici* 60: 31–51. doi: 10.5735/086.060.0106.
- Reihmanis, J., **Avotiņš, A.**, 2022. Kā klājas tiem, kas barības ķēdes augšgalā? Atbildes, ko sniedz plēsīgo putnu monitorings. *Putni dabā* 2022/1: 40–43.
- Bergmanis, M., Priednieks, J., **Avotiņš, A.**, Priedniece, I., 2021. Mazā dzeņa *Dryobates minor*, vidējā dzeņa *Leiopicus medius*, baltmugurdzeņa *Dendrocopos leucotos*, dižraibā dzeņa *Dendrocopos major*, trīspirkstu dzeņa *Picoides tridactylus*, melnās dzilnas *Dryocopus martius* un pelēkās dzilnas *Picus canus* aizsardzības plāns. Rīga.
- Reihmanis, J., **Avotiņš, A.**, 2021. Plēsīgo putnu monitorings 2020. gadā. *Putni dabā* 2021/1: 29–33.
- Avotiņš jun., A.**, Reihmanis, J., 2020. Plēsīgo putnu monitorings 2019. gadā. *Putni dabā* 2020/1: 12–16.
- Avotiņš jun., A.**, 2019. Apodziņa *Glaucidium passerinum*, bikšainā apoga *Aegolius funereus*, meža pūces *Strix aluco*, urālpūces *Strix uralensis*, ausainās pūces *Asio otus* un ūpja *Bubo bubo* aizsardzības plāns plāns. Rīga.
- Avotiņš jun., A.**, Reihmanis, J., 2019. Plēsīgo putnu monitoringā iegūtas ziņas par 18 sugu populācijas pārmaiņu rādītājiem. *Putni dabā* 2019/1: 14–17.
- Aunins, A., **Avotiņš, A.**, 2018. Ekoloģiskās nišas un biotopu piemērotības modeļi – rīks dabas aizsardzībā un vides plānošanā, in: Aigars, J. (Ed.), Latvijas ekosistēmu dinamika klimata ietekmē. LU Akadēmiskais apgāds, Rīga, pp. 70–73.
- Aunins, A., **Avotiņš, A.**, 2018. Impact of military activities on bird species considered to benefit from disturbances: an example from an active military training area in Latvia. *Ornis Fennica* 95: 15–31.
- Avotiņš jun., A.**, Reihmanis, J., 2018. Noslēgusies ceturtā plēsīgo putnu monitoringa sezona. *Putni dabā* 2018/1: 18–20.
- Avotiņš jun., A.**, Ķerus, V., 2018. Aicinām pārbaudīt pļavu tilbītes iespējamās ligzdošanas vietas. *Putni dabā* 2018/1: 8–9.
- Avotiņš jun., A.**, Reihmanis, J., 2017. Ligzdojošo plēsīgo putnu fona monitorings 2016. gadā. *Putni dabā* 2017/1: 15–17.
- Avotiņš jun., A.**, Reihmanis, J., 2016. Ligzdojošo plēsīgo putnu fona monitorings 2014–2015. *Putni dabā* 2016/1: 16–18.
- Avotiņš jun., A.**, 2015 Putnu dzīvotņu aizsardzība Rāznas nacionālajā parkā. *Putni dabā* 2015/3: 4–9.

Ar pūču ekoloģiju, dzīvotņu piemērotības analizēm vai vietu prioritizēšanu un izvēli aizsardzībai saistītas konferenču prezentācijas

- Avotins, A.,** Vinogradovs, I., Aunins, A., 2023. (mutisks ziņojums) Observed and modelled species distribution and population size: challenges and gains. 81st international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 01.2023.
- Avotins, A.,** Avotins sen., A., Ķerus, V., Aunins, A., 2023. (mutisks ziņojums) Numerical response of owls to dampening of the population cycles of the small mammals in Latvia. 81st international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 01.2023.
- Avotins, A.,** Bergmanis, M., Priednieks, J., Ķerus, V., Aunins, A., 2023. (mutisks ziņojums) Distribution modelling of owls and woodpeckers to evaluate forest conservation in Latvia. 81st international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 01.2023.
- Avotins, A.,** 2023. (mutisks ziņojums) Examples of biodiversity and soil distribution modelling with UL NMI cluster. 81st international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 01.2023.
- Di Marzio, A., **Avotins, A.,** Ķemere, M., Šķērstiņa, R., Di Marzio, G., 2023 (mutisks ziņojums) Fluorescence in European Owls. 81st international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 01.2023.
- Avotins, A.,** Priednieks, J., Bergmanis, M., Aunins, A., 2022. (mutisks ziņojums) Modelling Owl and Woodpecker habitat suitability to evaluate forest conservation in Latvia. 11th international conference on biodiversity research, Daugavpils, 10.2022.
- Daknis, P., Elferts, D., **Avotiņš, A.,** Kalvāns, A., 2022. (mutisks ziņojums) Evaluation of LiDAR data utility in search for large nests. 11th international conference on biodiversity research, Daugavpils, 10.2022.
- Daknis, P., Elferts, D., **Avotiņš, A.,** Kalvāns, A., 2020. (mutisks ziņojums) LiDAR datu pielietojuma lietderības izvērtējums lielo ligzdu meklēšanā. 80th international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2022.
- Avotiņš, A.,** Auniņš, A., Reihmanis, J., 2020. (mutisks ziņojums) Latvijas plēsīgo putnu populāciju lielumi un pārmaiņu rādītāji Putnu direktīvas 12. panta ziņojumam (2013-2018). 80th international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2020.
- Avotins, A.,** Aunins, A., 2019. (mutisks ziņojums) When is it going to be enough? The Owl perspective for Latvian Woodlands. Problems in Biodiversity Conservation in the Baltic Forests and Possible Solution, Rīga, 25.11.2019.
- Avotiņš, A.,** 2019. (mutisks ziņojums) Aizsargājamās dabas teritorijas, mežsaimniecības aprobežojumi un *Aichi* biodaudzveidības mērķi mežos: trūkumi dabas teritorijās un iespējas valsts līmeņa plānošanā ar dzīvotņu piemērotības modelēšanu. 79th international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2019.

- Avotiņš, A.**, 2018. (mutisks ziņojums) Priority sites for forest dwelling owl protection: evaluation of habitat suitability. *Forestry and Biodiversity: International Perspectives on Trade-offs, Problems and Solutions*, Rīga, 05.–07.12.2018.
- Avotins, A.**, Aunins, A., 2018. (mutisks ziņojums) Factors prevailing distribution of Eurasian Pygmy Owl and setting conservation priorities in Latvia. 5th European Congress of Conservation Biology, Jyväskylä, Finland, 12.–15.06.2018.
- Avotiņš jun., A.**, Auniņš, A., 2018. (mutisks ziņojums) Apodziņa *Glaucidium passerinum* sastopamību noteicošie faktori un aizsardzībai prioritārās teritorijas. 78th international conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2018.
- Avotiņš jun., A.**, Ignatjevs, V., Avotiņš sen., A., Auniņš, A., 2018 (mutisks ziņojums) Pūču barības atlieku pielietojamība sīko zidītāju sastopamības pārmaiņu nodrošināšanā. 78th international conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2018.
- Avotiņš jun., A.**, Ignatjevs, V., Ūlands, D., Rozenfelde, M., Zilgalvis, M., Auniņš, A., 2017. (mutisks ziņojums) Pirmie rezultāti meža un ausainās pūces, urālpūces, bikšainā apoga un apodziņa konstatēšanas iespējamības izmaiņu analizē. 77th international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2017.
- Avotiņš jun., A.**, Auniņš, A., Avotiņš sen., A., Grandāns, G., Ļoļāns, U., 2016. (mutisks ziņojums) Population estimates and distribution of Tawny Owl, Ural Owl, Pygmy Owl and Long-Eared Owl in Latvia: habitat based analysis. 4th International Symposium “Research and Protection of Birds of Prey & Black Stork in the Baltic Region”, Medņuriests, Latvija, 03.2016.
- Avotiņš jun., A.**, Auniņš, A., Avotiņš sen., A., Grandāns, G., Ļoļāns, U., 2016. (mutisks ziņojums) Latvijā biežāk ligzdojošo pūču sugu populācijas izmaiņas un pēc biotopu sastopamības aprēķinātā populācija. 74th international scientific conference of the University of Latvia, Rīga, 02.2016.
- Reihmanis, J., **Avotiņš, A.**, 2015. (stenda ziņojums) A new raptor monitoring scheme for Latvia: methodology and lessons from the first year. EURAPMON final conference, Sierra Espuña Natural Park, 09.–11.03.2015.

Rezultātu praktiskā pielietošana

Nozīmīgākais šī promocijas darba praktiskais pielietojums ir oficiāli apstiprināti sešu pūču un septiņu dzeņu sugu aizsardzības plāni Latvijā. Šajos divos dokumentos ietverti biotopu piemērotības analīzes rezultāti, sugu aizsardzībai prioritāro vietu noteikšana un esošā dabas aizsardzības tīkla Latvijā novērtējums. Svarīgi, ka dokumenti ir ne tikai oficiāli apstiprināti, bet arī vismaz daļēji ieviesti praksē, piemēram, obligātas vietu izpētes procedūru ietvaros pirms rūpnieciskās attīstības (piemēram, vēja ģeneratoru parku izveidošanas) un stingrākas teritorijas plānošanas veidā. Turklāt šie rezultāti tiek izmantoti vairākos valsts

finansētos projektos ūpja aizsardzībai. Nedaudz pārveidotas pieejas rezultāti tiek izmantoti aizsardzības plānošanā zivsaimniecībā (projekts “ Jūras aizsargājamo biotopu izpēte un nepieciešamā aizsardzības stāvokļa noteikšana Latvijas ekskluzīvajā ekonomiskajā zonā “ LIFE19 NAT/LV/000973 “Life Reef”) un putnu sugu aizsardzības un apdraudētības statusa novērtēšanā (projekts “Apdraudētās sugas Latvijā: uzlabotas zināšanas un kapacitāte, informācijas aprīte un izpratne” LIFE19GIE/LV/000857 “Life for Species”).

Papildus iepriekš minētajam, biotopu piemērotības modelēšanas un teritoriju prioritāšu noteikšanas darba plūsma ir iestrādāta divos projekta pieteikumos, aptverot desmitiem putnu un desmitiem citu dzīvnieku sugu, kuru mērķis ir veikt plašāku analīzi un sniegt ieteikumus dabas aizsardzības tīkla spēcīgākai novērtēšanai, sniedzot priekšlikumus par nozīmīgākajām teritorijām mērķtiecīgai dabas aizsardzībai.

Doktora darba izstrādes gaitā īstenotie projekti (ar pūcēm vai biodaudzveidības aizsardzību saistītie)

1. Vistu vanaga *Accipiter gentilis* monitoringa pilnveidošana un dzīvotņu piemērotības telpiskā modeļa izveide, valsts akciju sabiedrība “Latvijas valsts meži”, 2023 – šobrīd, projekta vadītājs, datu analītiķis.
2. Jūras aizsargājamo biotopu izpēte un nepieciešamā aizsardzības stāvokļa noteikšana Latvijas ekskluzīvajā ekonomiskajā zonā, LIFE19 NAT/LV/000973, 2022 – šobrīd, pētnieks.;
3. Apdraudētās sugas Latvijā: uzlabotas zināšanas un kapacitāte, informācijas aprīte un izpratne, LIFE19GIE/LV/000857, 2021 – šobrīd, eksperts.
4. Līdzdojošo plēsīgo putnu fona monitorings, valsts biodaudzveidības monitoringa programma, 2014 – šobrīd, projekta vadītājs, eksperts.
5. Sugas aizsardzības plāns putnu grupai “Dzeņi”, daļa no ES kohēzijas fonda projekta Nr. 5.4.2.1/16/I/001, 2019–2020, datu analītiķis.
6. Putnu populāciju lielumu aprēķināšana Putnu direktīvas 12. panta ziņojumam, valsts finansējums, 2019, datu analītiķis.
7. Putnu populācijas Latvijas *Natura 2000* vietu tīklā, valsts finansējums, 2017–2019, datu analītiķis.
8. Sugas aizsardzības plāns putnu grupai “Pūces”, daļa no ES kohēzijas fonda projekta Nr. 5.4.2.1/16/I/001, 2017–2019, projekta vadītājs, datu analītiķis.
9. Informācijas ieguve par īpaši aizsargājamo sugu meža sicista *Sicista betulina*, Latvijas Vides Aizsardzības fonds, 2016–2017, projekta vadītājs, datu analītiķis.
10. Latvijas ekosistēmu vērtība un tās dinamika klimata ietekmē (EVIDenT), valsts pētījumu programma, 2016–2018, zinātniskais asistents.

1. TEORĒTISKAIS PAMATOJUMS

1.1. Pūces Latvijā

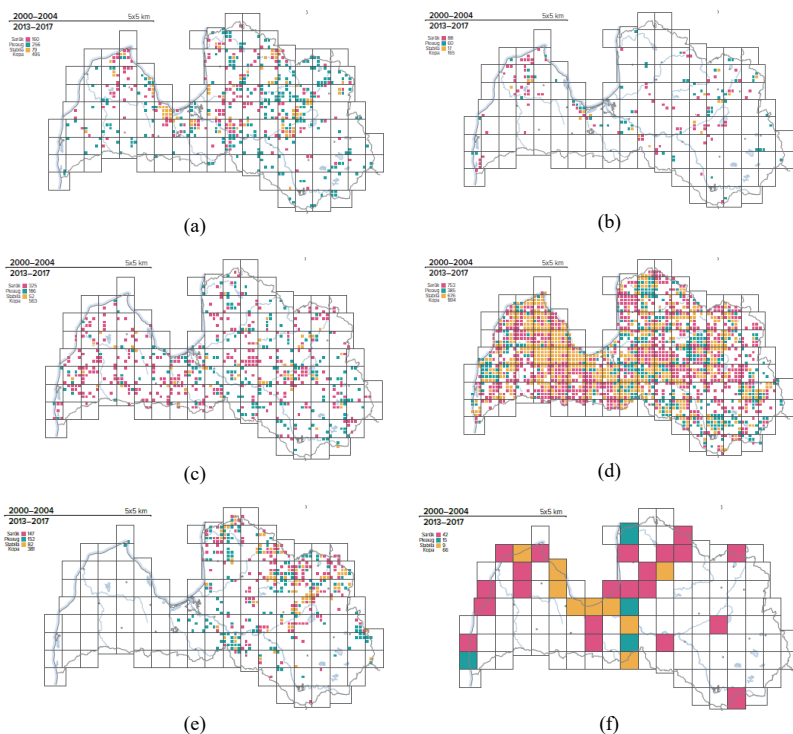
No 13 Latvijā jebkad konstatētajām pūču sugām regulāri (katru gadu) ligzdo tikai sešas – apodziņš *Glaucidium passerinum* (turpmāk GLAPAS), bikšainais apogs *Aegolius funereus* (AEGFUN), ausainā pūce *Asio otus* (ASIOTU), meža pūce *Strix aluco* (STRALU), urālpūce *Strix uralensis* (STRURA) un ūpis *Bubo bubo* (BUBBUB). Lielākā daļa šo sugu ir galvenokārt nakts putni (izņemot GLAPAS, kas ir krēslas putns) ar slēptu dzīvesveidu. Tāpēc šīs sugas līdz pat 20. gs. otrajai pusei Eiropā (sk. Mikkola, 1983) un vēl ilgāk Latvijā (sk. Avotiņš jun., 2019) bija vāji izpētītas. Kopš tā laika ir publicēti daudzi visaptveroši pētījumi, kuros detalizēti aprakstīta vairošanās bioloģija, populāciju ekoloģija, kā arī biotopu izvēle un pat dabas aizsardzības plānošana, īpaši Ziemeļeiropas boreālajā zonā (sk. Korpimäki and Hakkarainen, 2012; Mebs and Scherzinger, 2000; Mikkola, 1983; Penteriani and del Mar Delgado, 2019). Tomēr ir ļoti maz pētījumu no boreo-nemorālā reģiona, īpaši Baltijas valstīm, tostarp Latvijas. Pūču pētījumu sākums Latvijā datējams ar 20. gadsimta 80. gadu beigām, kad tika izveidoti pirmie parauglaukumi ar nakts uzskaitēm un ligzdu meklēšanu (Avotiņš sen., 2000, 1999a, 1999b, 1996, 1991, 1990a, 1990b, 1989; Avotiņš sen. et al., 1999; Avotiņš sen. and Ķemlers, 1993). Tie veidoja zināšanu bāzi un pamatu populāciju monitoringam mūsdienās (Avotiņš and Reihmanis, 2020), sabiedriskās zinātnes projektiem un šim darbam.

1. tabula

Populācijas lielums, īstermiņa un ilgtermiņa populācijas pārmaiņas un apdraudējuma kategorija (balstīts Eionet, 2020 un Ķerus et al., 2021)

Suga	Populācijas lielums (95% TI)	Īstermiņa tendence (2007–2018)	Ilgtermiņa tendence (periods)	Apdraudējuma kategorija
GLAPAS	5883 (3671–9464)	–23%	–58% (2003–2018)	Jūtīga
AEGFUN	1991 (1088–3651)	77%	–92% (1990–2018)	Stipri apdraudēta
ASIOTU	6788 (3766–12362)	–26%	–11% (1990–2018)	Jūtīga
STRALU	16604 (12512–23925)	31%	–22% (1990–2018)	Zemākā apdraudējuma
STRURA	3033 (1825–5381)	–48%	44% (1990–2018)	Jūtīga
BUBBUB	24 (8–73)	–30%	Nezināms (1980–2018)	Kritiski apdraudēta

Vieni no nozīmīgākajiem sabiedrības zinātnes pētījumiem Latvijā ir ligzdojošo putnu izplatības atlantu (1980–1984, 2000–2004, 2013–2017 un to salīdzinājums) rezultāti (1. att.), kā arī samērā apjomīgs populāciju monitorings, kas sniedz informāciju par populācijas lielumu un tā izmaiņām laikā un tiek izmantots Putnu direktīvas 12. panta ziņojumos (1. tabula). Šie divi informācijas kopumi ļauj novērtēt apdraudējuma kategoriju, pamatojoties uz IUCN reģionālajiem kritērijiem (1. tabula). Kā redzams, lielākā daļa pūču sugu ir apdraudētas un to populācijas samazinās. Tomēr populāciju izmēri ir salīdzinoši lieli (1. tabula), un zināmā izplatība aptver lielāko daļu valsts teritorijas (izņemot STRURA, kuras novērojumu Latvijas rietumu daļā gandrīz nav; 1. att.). Saskaņā ar Eiropas ligzdojošo putnu atlanta rezultātiem (Keller et al., 2020) Latvija atrodas katras šajā darbā analizētās sugas nepārtrauktās izplatības areālā. Klimatisko nišu analīze Eiropas līmenī liecina par labvēlīgu klimatisko nišu Latvijā pašlaik un līdz 21. gadsimta beigām katrai sugai (Huntley et al., 2007).



1. attēls. Reģistrētā ligzdošanas izplatība un tās izmaiņas divos ligzdojošo putnu atlantos (2000–2004 un 2013–2017) sešām pūču sugām Latvijā: (a) GLPAS, (b) AEGFUN, (c) ASIOTU, (d) STRĀLU, (e) STRURA, (f) BUBBUB. Samazināšanās ar sarkanu, palielināšanās ar zilu, klātbūtne abos periodos ar oranžu (Ķerus et al., 2021)

Populāciju lieluma samazināšanās un sliktais aizsardzības stāvoklis ir iemesls sugu aizsardzības ekoloģijas pētījumu nepieciešamībai. Šādu pētījumu nozīmību apstiprina fakts, ka daudzas pūču sugas tiek uzskatītas par bioloģiskās daudzveidības indikatoriem, bioloģiskās daudzveidības bagātu biotopu speciālistiem un pat par lietussarga sugām dabas aizsardzībā (Sergio et al., 2006, 2005; Korpimäki and Hakkarainen, 2012; Brambilla et al., 2013; Rueda et al., 2013; Pakkala et al., 2014; Penteriani and del Mar Delgado, 2019). Tomēr pūcēm ir spēcīga funkcionāla un skaitliskā reakcija uz sīko zīdītāju, īpaši strupastu, skaita svārstībām dabā, kas jāņem vērā, plānojot pūču aizsardzības pasākumus.

1.2. Strupastu nozīme ekosistēmās un pūču populāciju procesos

Sīkajiem zīdītājiem ir augsta nozīme ekosistēmas funkcionēšanā un dažādos ekoloģiskos procesos. Viņu ietekme aptver gan dabiskās sukcesijas ietekmēšanu (McCaffery et al., 2020), gan augu un mikroorganismu sabiedrību un ķīmiskā sastāva veidošanu (Moorhead et al., 2017), gan sīko zīdītāju plēsēju demogrāfisko procesu regulēšanu (Solonen, 2005; Karell et al., 2009; Lehtikoinen et al., 2011; Saurola and Francis, 2018). Zīmīgi, ka sīko zīdītāju ietekme uz plēsīgo putnu demogrāfiju ir tik spēcīga, ka, analizējot plēsīgo putnu vairošanās rādītājus, var atklāt nozīmīgas sakarības laikā un telpā plēsīgo putnu vidū (Sundell et al., 2004). Boreālajos reģionos sīko zīdītāju populācijām ir raksturīgi izteikti cikliska skaita dinamika plašos laika periodos un attālumos (Hansson and Henttonen, 1985; Lindén, 1988; Sundell et al., 2004). Šāda ciklu sinhronitāte novērota arī Rietumeiropā (Lambin et al., 2006) un Baltijas valstis aptverošajā boreo-nemorālajā reģionā (Vāli and Tõnisalu, 2020; Balčiauskas and Balčiauskienė, 2022a; Balčiauskas and Balčiauskienė, 2022b).

Ir daudz pierādījumu par sīko zīdītāju, jo īpaši strupastu, nozīmi pūcēm. Strupastes ir nozīmīga pūču barības sastāvdaļa, sākot no tādām specializētām sugām kā ASIOTU (Village, 1981; Tome, 2003; Balčiauskienė et al., 2006; Birrer, 2009; Tome, 2009) un AEGFUN (Korpimäki and Hakkarainen, 2012) līdz vairāk ģenerālistu sugām kā GLAPAS (Mikkola, 1983; Masoero et al., 2020), STRURA (Mikkola, 1983; Vrezec et al., 2018), STRALU (Mikkola, 1983; Balčiauskienė et al., 2006; Grašytė et al., 2016) un BUBBUB (Penteriani and del Mar Delgado, 2019). Turklāt strupastēm ir būtiska nozīme, veicinot augstāku reprodukciju (Mikkola, 1983; Lehtikoinen et al., 2011), izdzīvošanu (Village, 1981; Solheim, 1984; Korpimäki and Hakkarainen, 1991; Brommer et al., 2002; Hakkarainen et al., 2002; Saurola and Francis, 2004; Tome, 2011; Pavón-Jordán et al., 2013; Masoero et al., 2020b), kā arī ietekme pūču uzvedībā (Kontinen et al., 2009), migrācijas lēmumus (Korpimäki and Hakkarainen, 2012) un dzīves vēsturē ar pārneses efektu (*life history via carry-over effect*; Brommer et al., 2004). Lielākā daļa pētījumu par šo tēmu ir veikti Fenoskandijai raksturīgajā strupastu

cikliskajā vidē, pētījumu Baltijas valstīs ir maz (bet skatīt Balčiauskiene et al., 2006 un Grašytė et al., 2016 un tur minētās atsauces).

1.3. Pūču loma dabas aizsardzībā

Daudzas no šajā darbā pētītajām pūču sugām ir saistītas ar dabiskākām ainavām un mazāk apsaimniekotām vietām tajās. Piemēram, ASIOTU dod priekšroku lauksaimniecības ainavām ar garām lauku un mežu malām, zālāju dominanci vai citiem ekstensīvi apsaimniekotiem laukiem ar lielu dažādu ainavas elementu bagātību (Wijnandts, 1984; Galeotti et al., 1997; Glue and Nilsson, 1997; Holt, 1997; Butet and Leroux, 2001; Martínez and Zuberogoitia, 2004; Aschwanden et al., 2005; Sergio et al., 2008). Vēl izteiktāka mazāk apsaimniekotu teritoriju izvēle ir meža sugām, kurām ir svarīga pat lokālā biotopa struktūras daudzveidība un vietas saglabāšanas vēsture, piemēram, GLAPAS (Strom and Sonerud, 2001; Ciach, 2005; Shurulinkov et al., 2007; Pačenovský and Šotnár, 2010; Baroni et al., 2021, 2020), AEGFUN (Sorbi, 1995; Ravussin et al., 2001; Shurulinkov and Stoyanov, 2006; Hakkarainen et al., 2008, 1997; Korpimäki and Hakkarainen, 2012; Santangeli et al., 2012; Brambilla et al., 2013) un STRURA (Lahti, 1972; Sonerud, 1986; Priednieks et al., 1989; Lõhmus, 2003; Vrezec, 2003; Tuule et al., 2007; Tutiš et al., 2009; Bylicka et al., 2010). Pat mežos ligzdojošo sugu izplatība un noturība lielā mērogā ir saistīta ar ainavas līmeņa apsaimniekošanu, t. i., meža fragmentāciju (Rueda et al., 2013). Līdztekus spēcīgām asociācijām starp pūcēm nozīmīgām dzīvotnēm un dabas aizsardzībā nozīmīgiem biotopiem, pūces kā plēsēji ir atzītas un lauka pētījumos pierādītas kā bioloģiskās daudzveidības indikatori un lietussarga sugas meža bioloģiskās daudzveidības aizsardzībā (Sergio et al., 2006, 2005; Pakkala et al., 2014). Vēl vairāk, šie biotopi ir nozīmīgi klimata pārmaiņu (Chen et al., 1995, 1993; Frey et al., 2016) un to izraisīto sugu areālu maiņas mazināšanā (Lehikoinen et al., 2018).

Līdz ar to vairākas pūču sugas ir iekļautas gan Eiropas (Eiropas Parlamenta un Padomes 2009. gada 30. novembrī pieņemtā Direktīva 2009/147/EK par savvaļas putnu aizsardzību (Putnu direktīva)), gan nacionālajos (Latvija; Ministru kabineta 2000. gada 14. novembra noteikumi Nr. 396 "Noteikumi par īpaši aizsargājamo sugu un ierobežoti izmantojamo īpaši aizsargājamo sugu sarakstu"; Ministru kabineta 2007. gada 27. marta noteikumi Nr. 211 "Noteikumi par putnu sugu sarakstu, kurām piemēro īpašus dzīvotņu aizsardzības pasākumus, lai nodrošinātu sugu izdzīvošanu un vairošanos izplatības areālā"; Ministru kabineta 2012. gada 18. decembra noteikumi Nr. 940 "Noteikumi par mikroliegumu izveidošanas un apsaimniekošanas kārtību, to aizsardzību, kā arī mikroliegumu un to buferzonu noteikšanu") dabas aizsardzības tiesību aktos. Tomēr no vismaz 20 putnu sugām, kurām konstatēta nepietiekama pārstāvība Eiropas nozīmes dabas aizsargājamo teritoriju tīklā *Natura 2000* (turpmāk – N2k), deviņas ir mežos dzīvojošas sugas, un četras no tām ir pūces (Van Der Sluis et al., 2016).

1.4. Natura 2000 tīkls un mežu aizsardzība Latvijā

Latvijā, kas ir Eiropas Savienības dalībvalsts, dabas aizsardzības teritoriju (ĪADT) tīklu galvenokārt veido N2k teritorijas, kas veido lielāko aizsargājamo teritoriju tīklu pasaulē (Evans, 2012). Plaši pētījumi liecina, ka N2k tīkls ir pozitīvi ietekmējis putnu populācijas, tostarp Putnu direktīvas 1. pielikumā iekļautās sugas (Donald et al., 2007), valsts aizsargājamās sugas (Opermanis et al., 2008) un ne aizsardzības mērķa sugas (Pellissier et al., 2019). Tomēr N2k tīkla pārklājums dažādās Eiropas Savienības dalībvalstīs ievērojami atšķiras (Evans, 2012; Gruber et al., 2012).

N2k tīkls, neraugoties uz tā sasniegumiem, ir ticis kritizēts par nepietiekamu ieviešanu, kā rezultātā ir radušies trūkumi biotopu un sugu aizsardzībā (Jantke et al., 2011; Gruber et al., 2012; Van Der Sluis et al., 2016). Turklāt teritoriju noteikšanas principi dalībvalstīs nav bijuši konsekventi, un, iespējams, trūkst pienācīgas pārvaldības (Apostolopoulou un Pantis, 2009; Iojā et al., 2010; Grodzinska-Jurczak un Cent, 2011).

2. tabula

Mežizstrādes ierobežojumu apraksts dažādos dabas aizsardzības režīmos, to platība valstī, ĪADT un N2k. Telpiskie šķērsgriezumi balstīti Dabas aizsardzības pārvaldes 2018. gadā izsniegtajos slāņos

Režīms	Apraksts	Īpatsvars valstī (%)	Īpatsvars ĪADT (%)	Īpatsvars N2k (%)
Neitrālā zona	Tādi paši ierobežojumi kā ārpus ĪADT	4,34	22,63	3,54
Ainavu aizsardzības zona	Daļā teritoriju ir sezonāli mežizstrādes ierobežojumi (no 15. marta līdz 31. jūlijam). Kopumā: ierobežots kailcirtes izmērs – parasti līdz 3 ha, bet atsevišķos meža tipos tās ir aizliegtas	5,66	31,27	29,36
Dabas parks	Daļā teritoriju ir sezonāli mežizstrādes ierobežojumi (no 15. marta līdz 31. jūlijam), aizliegta kailcirtšu un atvērumu, kas lielāki par 0.1 ha, veidošana, pārējie cirtšu veidi (ieskaitot galveno cirti) ir atļauti	2,80	14,77	24,43
Dabas liegums	Sezonāli mežizstrādes ierobežojumi (no 15. marta līdz 31. jūlijam), vairumā teritoriju aizliegtas galvenā un krājas kopšanas cirtes visās mežaudzēs, kā arī izlases cirte audzēs, kuru vecums pārsniedz pusi no cirtmeta	3,63	17,75	29,38
Dabas rezervāts	Mežizstrāde ir aizliegta	1,29	6,88	11,39
Mikrolieguma buferzona	Sezonāls (atkarībā no mērķa sugas) mežizstrādes aizliegums	0,69	3,16	0,27
Mikroliegums	Mežizstrāde ir aizliegta (ar izņēmumiem), neliela platība	0,67	3,54	1,63

N2k tīkla noteikšanā dažkārt ir bijuši trūkumi sakarā ar ekoloģiski un statistiski pamatotu teritoriju atlases metožu izmantošanas trūkumu (Gruber et al., 2012; Moilanen and Arponen, 2011). Turklāt atbilstošas pārvaldības trūkums ir novedis pie neatbilstošas prakses, kas ir veicinājusi bioloģiskās daudzveidības samazināšanos (Tsiafouli et al., 2013; Kallimanis et al., 2015; Rada et al., 2019).

Pētījumi liecina, ka aptuveni 86% N2k teritoriju Latvijā ietekmē lauksaimnieciskā un mežsaimnieciskā darbība, un mežsaimniecība ir dominējošā cilvēka darbība aptuveni 59% no šīm teritorijām (Tsiafouli et al., 2013). Tas ir bijis iespējams, sakarā ar funkcionālajām zonām ar dažādiem teritoriju apsaimniekošanas ierobežojumiem (2. tabula). Mežsaimniecības ierobežojumu dažādība, kas reģistrēta mežaudzes līmeņa inventarizācijas datubāzē “Meža valsts reģistrs”, dažādās Latvijas N2k teritoriju funkcionālajās zonās ir pieejama 2. un 3. tabulā.

3. tabula

Mežsaimniecības ierobežojumi (valsts meža zemes (mežaudžu un izcirtumu) īpatsvars (%)) dažādās Latvijas N2k teritoriju funkcionālajās zonās (un mikroliegumos) 2017. gadā. Ailes, kas apzīmē mazāku ierobežojumu, nekā paredzēts (Ministru kabineta 2010. gada 16. marta noteikumi Nr. 264 “Īpaši aizsargājamo dabas teritoriju vispārējie aizsardzības un izmantošanas noteikumi” un Ministru kabineta 2012. gada 18. decembra noteikumi Nr. 940 “Noteikumi par mikroliegumu izveidošanas un apsaimniekošanas kārtību, to aizsardzību, kā arī mikroliegumu un to buferzonu noteikšanu”) ir iekrāsoti pelēkā krāsā, ar gaišāku pelēku krāsu norādot dažus izņēmumus

Funkcionālā zona	Aizliegta mežizstrāde	Aizliegta galvenā un kopšanas cirtes	Aizliegta galvenā cirtes	Aizliegta kopšanas cirtes	Sezonāli ierobežojumi	Nav ierobežojumu
Ārpus ĪADT	0,25	0,04	0,32	3,31	0,06	74,82
Mikroliegums	1,31	0,0004	0,0006	0,004	0,008	0,016
Mikrolieguma buferzona	0,04	0,006	0,006	0,02	1,10	0,04
Neitrālā zona	0,01	0,004	0,01	0,17	0,0006	4,13
Ainavu aizsardzības zona	0,06	0,19	0,17	0,78	0,0008	5,65
Dabas parks	0,02	0,02	0,06	1,56	0,02	0,93
Dabas liegums	0,17	1,58	0,93	0,61	0,002	0,04
Dabas rezervāts	1,31	0,17	0,06	0,004	0	0,02
Meža zemēs kopumā	3,17	2,00	1,55	6,46	1,19	85,64

Trešajā tabulā redzams, ka mežsaimniecības ierobežojumi ir ne tikai N2k teritorijās – aptuveni 3,98% meža zemju (mežaudzes un izcirtumi) ir mežsaimniecības ierobežojumi, lai gan tās atrodas ārpus N2k tīkla. Tāpat redzams, ka lielai daļai (aptuveni 11,9 % no kopējās meža zemes (mežaudzes un izcirtumi)) aizsargājamo teritoriju ir mazāk ierobežojumu, nekā paredzēts vispārējā regulējumā. Tas norāda uz iespējamo neatbilstību starp teritoriju noteikšanas mērķiem un praktisko ieviešanu, piemēram, formālu aizsardzību, kas nevar sasniegt savu mērķi. Lai novērtētu vietas ar aizsardzības trūkumiem un neatbilstošu apsaimniekošanas praksi, ir ierosināts izmantot sugu izplatības modelēšanu (Guisan et al., 2013).

1.5. Sugu izplatības modelēšana un vietu prioritizēšana aizsardzībai

Aizsardzības bioloģijā un biogeogrāfijā svarīgs paņēmieni ir sugu ģeogrāfiskās izplatības prognozēšana, pamatojoties uz vides apstākļiem zināmajās sastopamības vietās (Phillips et al., 2004). Tomēr tikai-klātbūtnes datu pārpilnība no dabas kolekcijām un sabiedrības zinātnes projektiem (Gomes et al., 2018), kā arī iztrūkuma datu nepieejamība (Graham et al., 2004) vai apšaubāmā kvalitāte (Anderson et al., 2003) ir radījusi nepieciešamību izstrādāt tikai-klātbūtnes datu analīzes metodes. No šīm metodēm popularitāti ir ieguvusi maksimālās entropijas analīze (Phillips et al., 2006), kas, atbildīgi lietojot, ir pārspējusi līdzīgas pieejas (Phillips et al., 2009; Warren et al., 2010; Warren and Seifert, 2011; Elith et al., 2011; Morales et al., 2017).

Strādājot ar datu kopām, kurās ir informācija par sugu sastopamību (skaitu), tradicionālās biostatistiskās metodes, piemēram, Puasona regresija, var radīt problēmas nepilnīgas konstatēšanas dēļ, kā rezultātā izplatība vai sastopamība tiek novērtēta pārāk zemu. Lai risinātu neparādītu dzīvnieku nepilnīgas konstatēšanas problēmu, ir izstrādātas hierarhiskas latentu mainīgo modelēšanas metodes, kas ļauj risināt konstatēšanas procesus atsevišķi no ekoloģiskajiem procesiem (Kéry, 2011; Dénes et al., 2015). Šīs metodes ļauj ņemt vērā konstatēšanas atšķirības, kas saistītas ar uzskaites apstākļiem un konstatēšanas varbūtību, kuras pamatā ir novērotāja attālums (Kéry and Royle, 2016). Tomēr to pielietošana ir atkarīga no statistiski drošas izlases struktūras (Buckland et al., 2004; Kéry et al., 2008). Nesenie sasniegumi kvantitatīvajā bioloģijā ir noveduši pie saistītas sugu izplatības modelēšanas (JSDM) sistēmas izstrādes, kas integrē filoģenētiskās attiecības, pazīmes un kopīgu sastopamību ar biežāk sastopamām sugām, ņemot vērā reto sugu daudzumus saistībā ar kopīgo vidi (Ovaskainen and Abrego, 2020).

Aprakstīto analīzes metožu rezultātus, piemēram, biotopu piemērotības un blīvuma izplatības kartes, var apvienot (Gomes et al., 2018), izmantojot sistēmu un programmatūru, lai noteiktu prioritātes teritoriju aizsardzībai (Moilanen et al., 2005, 2009). Biotopu piemērotības un teritoriju prioritātes noteikšanas metožu integrācija nodrošina spēcīgu rīku esošā aizsargājamo teritoriju tīkla novērtēšanai un uzlabojumu ierosināšanai.

2. MATERIĀLI UN METODES

2.1. Sīko zīdītāju populāciju dinamika (Publikācija I)

Sīko zīdītāju populāciju izpēte tika veikta no 1991. līdz 2016. gadam, izmantojot lamatas. Tika izmantotas divas monitoringa shēmas: pirmajā tika izmantotas divas transektes katrā teritorijā, viena mežā un otra zālājā (1. shēma). Otrā shēma ietvēra 11 transektes katrā vietā, no kurām viena atradās zālājā, bet desmit – dažādos meža biotopos (2. shēma).

Pirmā shēma tika veikta valsts monitoringa ietvaros no 1991. līdz 2011. gadam. Katrā transektē rudens sezonā (augusts–septembris) trīs līdz četras dienas uzstādīja 100 lamatas (izvietotas aptuveni 5 m attālumā cita no citas). Brīvprātīgie daļēji atkārtoja šo monitoringu 2015. un 2016. gadā. Visa shēma tika īstenota četrās vietās, bet ne visas vietas tika uzraudzītas katru gadu.

Otrajā shēmā, ko brīvprātīgie veica 2012.–2016. gada rudens sezonās, katrā transektē, kas izvietotas četrās teritorijās, tika izmantotas 20–25 lamatas, kas izvietotas aptuveni 5 m attālumā cita no citas. Tomēr ne visas teritorijas tika apsektas katru gadu. Meža transektes tika iedalītas kategorijās, pamatojoties uz augsnes auglību (divas grupas), nosusināšanu (nosusināta vs. nenosusināta) un mežaudzes vecumu (<7 gadi, <80% no rotācijas vecuma, > = 80% no rotācijas vecuma), izmantojot Valsts meža reģistra datus (mežaudzes līmeņa inventarizācijas).

Iespējamās maksimumu un depresiju atšķirības tika novērtētas, izmantojot neapstrādātu datu grafisko analīzi un vispārinātos lineāros jaukto efektu modeļus (GLMM) ar Puasona saimi un log-saiknes funkciju (Zuur et al., 2009). Tā kā atšķirības starp teritorijām netika konstatētas, visi dati tika apvienoti populācijas līmeņa gadu-indeksu noteikšanai ar TRIM (pilnais laika efektu modelis; Pannekoek and Strien, 2005; Pannekoek et al., 2018) trīs sugu grupu kopās:

- 1) apvienoti visiem noķertajiem sīkajiem zīdītājiem,
- 2) meža strupastes *Clethrionomys glareolus*,
- 3) *Microtus* ģints strupastes.

Plašāku informāciju skat. promocijas darba I publikācijā (Avotins et al., 2023a).

2.2. Pūču barības sastāvs un barības niša (Publikācijas I un II)

Pūču barības sastāva analīze tika veikta, pētot ligzdās vai to tuvumā atrastās barības atliekas un atriņas. Tika izmantoti tikai viena ligzdošanas gadījuma dati, kas iegūti, katru gadu pārbaudot būrus un dobumus (GLAPAS, AEGFUN, STRALU, STRURA), vai arī pieņemot, ka atriņas ilgāku laiku nevar saglabāties atvērtās ligzdās vai uz zemes (ASIOTU gadījumā). Materiālu vākšana notika rudenī vai ziemā no būriem un dobumiem, kā arī mazuļu gredzenošanas laikā

no ASIOTU ligzdām. Materiālu vākšanas laikā rūpīgi tika izņemts viss mīkstaiss būru un dobumu saturs, bet ASIOTU gadījumā tika savākti visi izmantojamie materiāli.

Vispirms es aprēķināju Levina nišas dziļumu (FNB; Smith, 1982), lai aprakstītu katras pūču sugas specializācijas līmeni (ar būtstrepa 95% TI; turpmāk tekstā – 95% bCI), un novērtēju tā izmaiņas laika gaitā, izmantojot lineāro regresiju (LM) un lineāro jaukto efektu modelēšanu (LMM; Zuur et al., 2009). Pēc tam izmantoju vispārīnātos lineāros un vispārīnātos lineāros jaukto efektu modeļus (GLM un GLMM) ar binomiālo saimi un loģistisko saiknes funkciju (Zuur et al., 2009), lai saistītu meža strupastu un *Microtus* strupastu biomasas īpatsvaru pūču uzturā ar novērtētajiem populācijas indeksiem, lai aprakstītu medijuma izvēli.

Plašāku informāciju sk. promocijas darba I un II rakstā (Vrezec et al., 2018; Avotins et al., 2023).

2.3. Pūču populāciju dinamika un ligzdošanas sekmes (Publikācija I)

Pūču populāciju monitorings, lai novērtētu izmaiņas laika gaitā, tika veikts, izmantojot teritoriju kartēšanu ar balss ierakstu atskaņošanu (Avotiņš sen., 2000, 1999a, 1996; Avotiņš sen. et al., 1999; Avotiņš sen. and Ķemlers, 1993), no 1991. līdz 2020. gadam pastāvīgos parauglaukumos. Papildus tam 2015.–2021. gadā valsts ligzdojošo plēsīgo putnu monitoringa programmas ietvaros tika veiktas pilnībā standartizētas punktu uzskaites, iekļaujot balss ierakstu atskaņošanu (Avotiņš un Reihmanis, 2020).

Abu monitoringa programmu dati tika apkopoti, lai izveidotu populācijas līmeņa gadu-indeksu ar TRIM (pilnais laika efektu modelis), kas nodrošina ikgadējos indeksus, kā arī kopējās populācijas izmaiņas (Pannekoek un Strien, 2005; Pannekoek et al., 2018). Lai novērtētu sīko zīdītāju populāciju ciklu slāpēšanās ietekmi, salīdzināju pūču populāciju tendences pirms (1991–2004) un pēc (2004–2016) 2004. gada, kas bija pēdējais gads, kad sīko zīdītāju dinamika sasniedza izteikta maksimuma līmeni. Veicu lineāro regresijas analīzi ar ln-transformētiem ikgadējiem relatīvā pūču populācijas lieluma indeksiem (Sokal and Rohlf, 1995). Savukārt, lai novērtētu sīko zīdītāju skaita ietekmi uz pūču ligzdošanas rezultātiem, izmantoju divas Spīrmēna rangu korelācijas analīzes kopas (Sokal and Rohlf, 1995):

- 1) ligzdošanas rādītāji un sīko zīdītāju populācijas indeksi ligzdošanas gadā, lai aprakstītu pielāgošanās spēju; un
- 2) ligzdošanas rādītāji un sīko zīdītāju populācijas indeksi gadu iepriekš, lai novērtētu iespējamo pārnese efektu.

Kopējais pūču vairošanās rādītāju apraksts tika aprēķināts kā vidējais rādītājs un 95 % bCI. Plašāku informāciju skatīt promocijas darba I publikācijā (Avotins et al., 2023a).

2.4. Urālpūces barības sastāva un ligzdošanas sekmju salīdzinājums Eiropā (Publikācija II)

Tika salīdzināti Slovēnijas, Latvijas un Dienvidsomijas dati par ligzdošanas sekmēm (mazuļu skaits gredzenošanas brīdī vai atstājot ligzdu) un barību (sadalot tos labos un sliktos gados, pamatojoties uz ligzdošanas sekmēm) no 2005. līdz 2016. gadam. Lai izpētītu bioģeogrāfiskos un reģionālos funkcionālās reakcijas modeļus STRURA barībā, kā skaidrojošie faktori tika izmantotas upuru taksonomiskās grupas (% no biomasas un upuru sugu daudzveidība) un upuru sugu pazīmju grupas (% no skaita). Atšķirības starp reģioniem novērtēju, aprēķinot kvadrātiskos Mahalanobisa attālumus (D^2) starp kanonisko mainīgo vidējiem lielumiem. Šis statistiskais rādītājs rāda, cik efektīvi var atšķirt grupas, pamatojoties uz iekļautajiem skaidrojošajiem mainīgajiem (Tabachnick and Fidell, 1996). Lai analizētu saistību starp ligzdošanas sekmēm un uzturu, tika izmantota klasiskā GLM (Puasona saime ar logaritmisko saiknes funkciju) pieeja (Sokal and Rohlf, 1995).

Plašāka informācija ir sniegta promocijas darba II publikācijā (Vrezec et al., 2018).

2.5. Dzīvotņu piemērotības analīze (Publikācijas III un IV)

2.5.1. Klātbūtnes dati

Dati šim pētījumam tika iegūti no divām galvenajām datubāzēm, kurās glabājas ģeogrāfiski piesaistīta informācija par sugām. Pirmā datubāze ir tiešaistes novērojumu portāls "Dabasdati.lv", kurā apkopoti dati, kas iegūti sabiedriskās zinātnes projektos, kā arī kā gadījuma rakstura novērojumi. Otrā datubāze ir formālā valsts dabas datu krātuve, kurā glabājas informācija no oficiālajām inventarizācijām un monitoringa projektiem. Tika atlasīti novērojumi no 2010. līdz 2017. gadam. Analīzē tika ņemti vērā tikai tie novērojumi, kas bija saistīti ar potenciālu ligzdošanu. Turklāt tika iekļauti novērojumi, kas bija precīzi novietoti kartē un iegūti vietās, kur 500 metru rādiusā pēc novērojuma nebija acīmredzamu zemes seguma izmaiņu.

2.5.2. Ekoģeogrāfisko mainīgo slāņi

Šajā pētījumā tika izmantoti valsts mēroga dati no dažādiem avotiem, lai izveidotu mainīgos, kas raksturo biotopu un ainavas raksturlielumus dažādos mērogos: vietas (500 m jeb 25 ha rastra tīkla šūna), ligzdošanas iecirkņa (1250 m rādiusā jeb 490 ha) un ainavas (2500 m rādiusā jeb 1960 ha). Lai nodrošinātu datu apstrādes konsekvenču, visas vektoru datu kopas tika rasterizētas 25 m tīkla šūnā, saglabājot atbilstošu pikseļu izvietojumu, koordinātu sistēmu un aptverot visu valsts iekšzemes teritoriju. Šos 25 m rastrus izmantoja kā ievades datus tālākai apstrādei, tostarp apkopošanai līdz 25 ha rastra šūnām, kas analizē tika izmantotas kā ekoģeogrāfiskie mainīgie (EGV).

Detalizēts katra izmantotā mainīgā lieluma apraksts un to iegūšanai izmantotās procedūras atrodamas IV publikācijā (Avotiņš u. c., 2022b) un sugu aizsardzības plānos (Avotiņš jun., 2019; Bergmanis et al., 2021). Pirms analīzes visiem mainīgajiem tika veikta Box-Cox transformācija (Sakia, 1992), lai veicinātu modeļa konvergenci un samazinātu apstrādes laiku. No kopumā 635 izveidotajiem EGV tika atlasīti ekoloģiski nozīmīgi mainīgie, pamatojoties uz esošajām zināšanām par sugu ekoloģiju un to nozīmi heterogenitātes atspoguļošanā dažādos mērogos (pārskats Avotiņš jun., 2019; Bergmanis et al., 2021).

Lai gan MaxEnt analīze parasti tiek uzskatīta par noturīgu pret prognozējošo mainīgo savstarpējām korelācijām (Phillips et al., 2006), es veicu pārbaudes, lai noteiktu šo mainīgo multikolinearitāti. Lai nodrošinātu, ka prognozes mainīgie nerada pārmērīgu ietekmi uz parametru aplēsēm (Montgomery et al., 2012), izvēlējos mainīgo kopu ar dispersijas inflācijas koeficienta vērtībām zem 10 (Avotins et al., 2022b).

2.5.3. Piepūles slānis

Lai mazinātu izlases ietekmētību, ko rada aizsargājamo teritoriju, projektu vietu un populāru putnu vērošanas vietu pārmērīga pārstāvētība, kas raksturīga oportunistiskiem un sabiedrības zinātnes datiem, es izmantoju piepūles slāni (Phillips et al., 2009; Elith et al., 2011). Šajā slānī visām vietām, kurās ir zināms, ka attiecīgā suga tās aktivitātes laikā ir aktīvi meklēta, izmantojot sugai specifiskas metodes, piešķiru vērtību "1". Iekļaujot šo slāni, es centos novērst un koriģēt jebkādas novirzes no nejauša sadalījuma, un nodrošināt reprezentatīvāku datu kopu analīzei.

2.5.4. MaxEnt iestatījumi un modeļa izvēle

Lai noteiktu vispiemērotāko modeli, tika izveidots 31 modeļa kopums, ņemot vērā visas iespējamās pazīmju tipu (algoritmu) kombinācijas ar noklusējuma beta reizinātājiem, vienlaikus saglabājot fiksētus citus noklusējuma iestatījumus. Katram modelim tika veiktas 10 iekšējās validācijas, izmantojot MaxEnt 3.4.1 saskarni maksimālās entropijas analīzei, un tiešie rezultāti tika saglabāti tālākai izvērtēšanai.

Lai novērtētu pārmērīgu pielāgošanos, es vizuāli pārbaudīju katru modeļa parametru aplēses. Modeļus, kuros bija redzamas ekoloģiski bezjēdzīgas parametru atbildes (piemēram, zāga zobiem līdzīgas līknes) un izlaišanas ātruma (*omission rate*) atbildes, kas nesakrīta ar prognozēto izlaišanu, uzskatīju par pārāk pielāgotiem. Līdz ar to modeļi ar mašīn-definētām sliekšņa pazīmēm tika noraidīti. Turpmākai modeļu novērtēšanai un salīdzināšanai es devu priekšroku AICc (maziem izlases apjomiem koriģētais Akaike informācijas kritērijs) vērtību izmantošanai, nevis AUC (*Area Under the Curve*) (Warren and Seifert, 2011; Morales et al., 2017). AICc vērtības tika aprēķinātas no katru modeļa neapstrādātiem izejas failiem. Konkrēti, es aprēķināju AICc vērtību katram

no 10 atkārtojumiem katrai pazīmju kombinācijai un salīdzināju AICc vērtību mediānu, vidējo vērtību un diapazonu starp modeļiem. Par labāko modeli tika izvēlēts modelis ar zemāko AICc mediānas un AICc vidējo vērtību. Pēc tam šis labākais modelis tika pārveidots, lai izveidotu komplementārā logaritma (*cloglog*) transformētu izejas karti, kas pēc tam tika izmantota aizsardzības prioritāro teritoriju zonēšanā un turpmākajos novērtējumos.

2.6. Prioritizācija aizsardzībai (Publikācija III)

Tā kā fragmentācija jau ir iekļauta biotopu piemērotības kartē, tika izmantots kodolzonu algoritms, kas iekļauts aizsardzības prioritāro teritoriju noteikšanas sistēmā *Zonation*, kā aprakstīts Moilanen et al. (2005, 2009). Lai noteiktu aizsardzībai prioritārās vietas, nenoteiktības analizē tika izmantotas *cloglog* transformētā modeļa vidējā vērtība un tās standartnovirzes kartes, iteratīvi atmetot 10 šūnas katrā solī. Analīzes laikā mans mērķis bija noteikt prioritārās vietas, kas samazinātu sugas izmiršanas risku, ņemot vērā *Zonation* programmatūras noklusējuma sugas un platības attiecības iestatījumus (Moilanen et al., 2009). Lai noteiktu prioritārās vietas, tika salīdzinātas dažādas robežu garuma soda vērtības (0, 0,0005, 0,005, 0,05, 0,1, 0,2), kas ļāva izņemt šūnas no atlikušajiem klasteriem, nevis tikai no malām. Tika izmantots sliekšnis, kura pamatā ir sugas šķietamās izplatības un izmiršanas riska daļas pārklāšanās punkts attiecībā pret zaudēto ainavas daļu. Prioritārās vietas (PS) tika noteiktas pa labi no šī “līdzsvara” punkta.

Papildu kritēriji PS atlasei bija, ka tajās jābūt vismaz vienai ligzdošanas teritorijai vai arī tām jākalpo kā būtiskiem atspēriena punktiem sugas izplatībai. GLAPAS gadījumā tika izslēgtas teritorijas, kas mazākas par 100 ha (bet ne citām sugām, paplašinot un pielietojot darba plūsmu). Izvēlētais 100 hektāru sliekšnis ir pamatots ar pētījumiem ar individuāli marķētiem putniem (Strom and Sonerud, 2001) un ir atzīts par atbilstošu Latvijas apstākļiem (Avotiņš jun., 2019). Prioritāro vietu izslēgšana neradīja savienotības zudumu starp atlikušajām vietām natālās dispersijas attāluma mediānas robežās (14 km, vidējais attālums starp tēviņiem un mātītēm Somijā, saskaņā ar Valkama et al., 2014).

Lai salīdzinātu dažādus zonējumus, tika aprēķināta to relatīvo punktu summa, ņemot vērā izmiršanas risku, atlikušās populācijas izplatību, zaudēto ainavas daļu, kumulatīvo summu, vidējo un standartnovirzi attiecībā uz biotopu piemērotību atlikušajās prioritārajās vietās. Mērķis bija pēc iespējas samazināt izmiršanas risku un PS skaitu ar zemu dzīvotņu piemērotību sugai, vienlaikus maksimāli palielinot atlikušo izplatību, kā arī kumulatīvo un vidējo biotopu piemērotību. Lai ņemtu vērā nepārtraukti mainīgās atšķirības starp rezultātiem, tika izmantoti relatīvie punkti, nevis rangi. Labākā zonējuma atlases procedūra tika veikta ar analīzes izšķirtspēju 25 ha šūnā. Tomēr, lai uzlabotu robežu precizitāti, dabas aizsardzības zonas tika novērtētas, izmantojot tiklu, kura izšķirtspēja ir rastrs ar šūnas malas garumu 25 m.

2.7. Aizsargājamo teritoriju izvērtējums (Publikācija III)

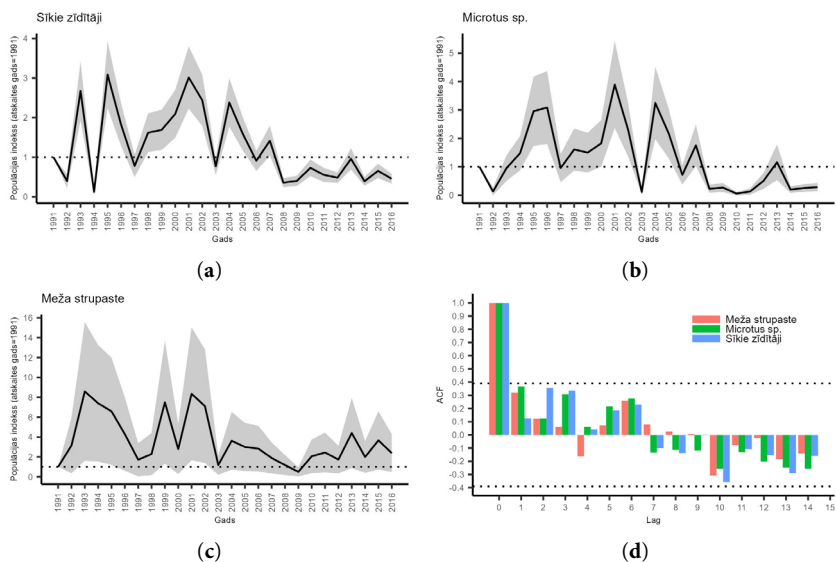
Lai novērtētu esošo dabas aizsardzības teritoriju (ĪADT) tīklu, biotopu piemērotības karte tika pārklāta ar ĪADT karti un tika aprēķināta biotopu piemērotības aprakstošā statistika šajās teritorijās. Šī analīze ļāva izprast biotopu piemērotības izplatību un raksturlielumus ĪADT. Pēc tam PS karte tika pārklāta ar ĪADT karti, ņemot vērā visas pārklāšanās zonas starp dažādiem ĪADT režīmiem. Pārklāšanās gadījumos tika izmantota stingrākā kategorija (zemākā 2. tabulā), lai teritoriju pieskaitītu konkrētam aizsardzības režīmam. Lai novērtētu biotopu piemērotības pakāpi ĪADT un PS ietvaros, tika salīdzināta biotopu piemērotības daļa un platība starp šiem telpiskajiem slāņiem.

Lai novērtētu sugas populācijas daļu, kas pašlaik ir aizsargājama, kā šķietamās populācijas rādītājs tika izmantota kumulatīvā biotopu piemērotība. Tādējādi varēja ņemt vērā ierosināto ĪADT paredzamo ieguldījumu sugu aizsardzībā, kā arī ĪADT un esošo aizsardzības režīmu kopējo ietekmi. Lai aprakstītu aizsardzības režīma nozīmīgumu, tika izmantots tradicionālais preferenču indekss, ievērojot Duncan (1983) un Hunter (1962) metodoloģiju. Šis indekss svārstās no 0 (kas norāda uz pilnīgu izvairīšanos) līdz 1 (kas liecina, ka populācija ir sadalīta proporcionāli režīma pieejamībai), un pieaugošās vērtības norāda uz preferenci. Turklāt, pamatojoties uz režīmu platību proporcijām un zonējuma analīzes rezultātiem, tika aprēķināta izredžu attiecība aizsardzības režīmam ietilpt sugas PS. Apvienojot tradicionālo preferenču indeksu un izredžu attiecību, tika noteikti sugu aizsardzībai piemērotākie režīmi.

3. REZULTĀTI

3.1. Sīko zīdītāju populāciju dinamika (Publikācija I)

Tā kā, veicot grafisko novērtējumu un GLMM analīzi, netika konstatētas būtiskas atšķirības starp parauglaukumiem (Avotins et al., 2023a), visi ķeršanas dati tika apvienoti, lai veiktu populācijas izmaiņu analīzi. Visi modeļi liecināja par statistiski nozīmīgu populāciju samazināšanos (sīko zīdītāju kopskaits $S = 0,9671 \pm 0,0083$, $p = 0,0007$; *Microtus* strupastes $S = 0,9306 \pm 0,0167$, $p = 0,0005$; meža strupastes *Clethrionomys glareolus* $S = 0,9706 \pm 0,0128$, $p = 0,0325$). Protams, sīko zīdītāju populāciju dinamika nebija lineāra – gadu indeksi attēloti 2. attēlā (a–c).



2. attēls. Populācijas indeksa vērtības ar standartklūdām: (a) sīkie zīdītāji kopumā; (b) *Microtus* strupastes; (c) meža strupastes; un (d) sīko zīdītāju gada indeksu autokorelācijas funkcijas analīze, punktētās līnijas norāda nozīmīguma sliekšni

Mērenas skaita cikliskās svārstības bija vērojamas 20. gadsimta beigās un 21. gadsimta sākumā, vēlāk to amplitūda un biežums izzuda (2. attēls (a–c)). Pēdējais maksimums *Microtus* strupastēm (2. attēls (b)) un sīkajiem zīdītājiem kopumā (2. attēls (a)) bija 2004. gadā, bet meža strupastēm – vēl agrāk (2. attēls (c)). Tika konstatēta mērena ($r = 0,5604$) un statistiski nozīmīga ($t_{(24)} = 3,3146$, $p = 0,0029$) korelācija starp meža un *Microtus* strupastu populāciju indeksiem, tomēr nevienas grupas indeksos netika konstatēta izteikta vai statistiski nozīmīga autokorelācija (2. attēls (d)).

3.2. Pūču barības sastāvs ligzdošanas sezonā (Publikācija I)

FNB analīze atklāja, ka STRALU un STRURA ir ģenerālisti ar kopējo FNB attiecīgi 5,125 (95% bCI 4,867–5,423) un 4,485 (95% bCI 4,201–4,758). Turklāt abām sugām FNB vērtības laika gaitā palielinājās (LMM: $\beta = 0,0840 \pm 0,0198$; $t_{(129,2401)} = 4,249$; $p < 0,0001$ STRALU un LM: $\beta = 0,0499 \pm 0,0227$; $t_{(54)} = 2,194$; $p = 0,0325$ STRURA). GLAPAS uzrādīja mērenu FNB 3,526 (95% bCI 2,355–4,756) un nenozīmīgas izmaiņas laika gaitā (LM: $\beta = 0,0420 \pm 0,1136$, $t_{(5)} = 0,369$, $p = 0,727$), kas norāda uz augstāku specializācijas līmeni salīdzinājumā ar iepriekšējām sugām. Visaugstākais specializācijas līmenis (šaurākais FNB) bija ASIOTU ar FNB 1,629 (95 % bCI 1,429–2,002) un bez izmaiņu tendencēm laikā (LM: $\beta = 0,0010 \pm 0,0176$, $t_{(22)} = 0,059$, $p = 0,953$). Diviem analizētajiem AEGFUN paraugiem FNB bija 1,588 un 4,318.

4. tabula

Pūču barības sastāva masas īpatsvara apraksts ar tās sastopamības indeksu dabā (pirmās divas rindas katrai pūču sugai) un to savstarpējā korelācija

Pūces suga	Upuris (indekss)*	$\beta \pm SE$	Testa statistika	p -vērtība	AICc	** $R^2_{MF} / R^2_{marg.}$	$R^2_{cond.}$	ICC
STRALU	Meža strupastes	0,0248 \pm 0,0057	4,359	<0,0001	5693,822	0,0005	0,134	0,133
	<i>Microtus</i> strupastes	0,1302 \pm 0,0061	21,520	<0,0001	14934,823	0,004	0,191	0,189
	Meža ~ <i>Microtus</i>	-0,0138 \pm 0,0116	-1,189	0,2340	5711,112	<0,0001	0,134	0,134
STRURA	Meža strupastes	-0,1116 \pm 0,0072	-15,570	<0,0001	4693,187	0,0581		
	<i>Microtus</i> strupastes	0,1275 \pm 0,0100	12,720	<0,0001	6132,077	0,0268		
	Meža ~ <i>Microtus</i>	-0,1658 \pm 0,0175	-9,497	<0,0001	4865,001	0,0208		
GLAPAS	Meža strupastes	-0,4168 \pm 0,0717	-5,812	<0,0001	261,048	0,178		
	<i>Microtus</i> strupastes	0,2136 \pm 0,0556	3,839	0,0001	220,591	0,073		
	Meža ~ <i>Microtus</i>	-0,9097 \pm 0,0811	-11,220	<0,0001	145,446	0,613		
ASIOTU	Meža strupastese	-0,5294 \pm 0,0497	-10,640	<0,0001	761,318	0,215		
	<i>Microtus</i> strupastes	0,0611 \pm 0,0138	4,419	<0,0001	599,700	0,044		
	Meža ~ <i>Microtus</i>	-1,2718 \pm 0,1208	-10,530	<0,0001	705,794	0,276		

* Upuris Meža~*Microtus* raksturo meža strupastu īpatsvaru barībā atkarībā no *Microtus* sp. strupastu sastopamības dabā.

** $R^2_{McFadden}$ ziņots GLM gadījumā; $R^2_{marginal}$ – GLMM gadījumā.

Salīdzinot strupastu īpatsvaru (sugu grupās) pūču barībā ar to attiecīgajiem populācijas rādītājiem, redzamas spēcīgas pozitīvas korelācijas *Microtus* strupastēm (4. tabula) un dažādu virzienu korelācijas meža strupastēm (4. tabula). Meža strupastes īpatsvars STRALU barībā pozitīvi korelē ar tās izplatību dabā, kas vēl vairāk apstiprina sugas augsto plastiskumu, jo visām pārējām pūču sugām FNB bija ievērojami zemāks un korelācijas virziens ir negatīvs. Negatīvo virzienu starp meža strupastes daudzumu pūču barībā un tās populācijas indeksa vērtību var argumentēt ar to, ka sugai ir liela nozīme, lai varētu notiktairošanās, bet priekšroka tiek dota citām sugām. Lai pārbaudītu šo preferenci, tika veikta korelācija starp *Microtus* strupastu populācijas indeksa vērtību un meža strupastu īpatsvaru pūču barībā, un tā parādīja skaidru negatīvu korelāciju, kas bija samērā spēcīga un nozīmīga visām sugām, izņemot STRALU (4. tabula).

3.3. Pūču populācijas pārmaiņas (Publikācija I)

Populācijas pārmaiņu rezultāti dažādām pūču sugām ir atšķirīgi. No 1990. līdz 2021. gadam (vai no 1993. līdz 2021. gadam – STRURA gadījumā; $S = 1,002 \pm 0,005$, $S = 1,014 \pm 0,012$, $S = 0,992 \pm 0,010$) STRALU, STRURA un ASIOTU novērota stabila kopējā populācijas tendence. Taču tika novērots spēcīgs samazinājums GLAPAS (2004–2021; $S = 0,965 \pm 0,017$) un AEGFUN (1990–2021; $S = 0,934 \pm 0,020$). Salīdzinot pūču populācijas relatīvā lieluma tendences pirms un pēc sīko zīdītāju ciklu apsūkuma 2004. gadā, var konstatēt tendences, kas saistītas ar barības nišu (5. tabula). Katras analizētās sugas gada rādītājus skatīt I publikācijā (Avotins et al., 2023a).

STRALU relatīvā populācijas lieluma tendencēm pirms un pēc sīko zīdītāju ciklu apsūkuma netika konstatētas statistiski nozīmīgas atšķirības (5. tabula). Savukārt STRURA gadījumā pirms apsūkuma bija vērojama izteikta pieauguma tendence, kurai pēc sīko zīdītāju populāciju ciklu slāpēšanās sekoja samazināšanās (5. tabula), kas saglabā nozīmīgumu arī ilgāk – līdz 2021. gadam (Avotins et al., 2023a). Jāatzīmē, ka GLAPAS tendencei no 2004. līdz 2016. gadam bija tāds pats slīpums kā no 2004. līdz 2021. gadam, kas liecina par ilgstošu negatīvu ietekmi, ko var saistīt ar sīko zīdītāju populāciju ciklu apsūkšanu (5. tabula; Avotins et al., 2023a). To daļēji apstiprina ASIOTU un AEGFUN relatīvo populāciju tendences.

AEGFUN populācijas samazināšanās 2004.–2016. gadā šķietami bija salīdzinoši mazāk izteikta (5. tabula), tomēr, analizējot laikposmu no 2004. līdz 2021. gadam, slīpums bija tāds pats kā 1990.–2004. un 1990.–2021. gadā (Avotins et al., 2023a). Tā kā ir zināms, ka suga ir migrējoša un tai ir adaptīva migrācijas uzvedība (Korpimäki and Hakkarainen, 2012), ir ticams, ka Latvijas apakšpopulāciju kādu laiku uzturēja imigrācija no metapopulācijas ziemeļu daļas. Lidzīgi ir arī ar vēl izteiktāk migrējošo sugu ASIOTU – populācijas tendence no 2004. līdz 2016. gadam būtiski neatšķīrās no 1990. līdz 2004. gadam, bet, rēķinot no 2004. līdz 2021. gadam, samazināšanās kļūst ievērojami straujāka. Tas atkal liecina

par iespējamām populāciju savienotības priekšrocībām, kā arī (izdzīvošanas izraisītu) aizkavētu reakciju uz samazināšanos vairošanās rādītājos.

5. tabula

Pūču populāciju pārmaiņu rādītāju tendenču apraksts laikā ar izteiktiem (“Pirms”) un noplicinātiem (“Pēc”) sīko zīdītāju populācijas cikliem. Modeļa koeficienti ir logaritmiskajā skalā

Pūces suga	Parametrs	$\beta \pm SE$	Testa statistika	p -vērtība	df*	R2adj.**
STRALU	Brīvais loceklis	0,1178 \pm 0,0396	2,978	0,0062	26	-0,1096
	Laiks	0,0016 \pm 0,0043	0,368	0,7159		
	Pirms					reference
	Pēc	<0,0001 \pm 0,0059	<0,0001	1		
	Laiks: Pēc	<0,0001 \pm 0,0006	<0,0001	1		
STRURA	Brīvais loceklis	0,1389 \pm 0,1361	1,020	0,319	21	0,5837
	Laiks	0,0319 \pm 0,0179	1,783	0,089		
	Pirms					reference
	Pēc	1,1350 \pm 0,1925	5,898	<0,0001		
	Laiks: Pēc	-0,1354 \pm 0,0253	-5,361	<0,0001		
GLAPAS***	Brīvais loceklis	0,0069 \pm 0,07470	0,093	0,9279	11	0,4368
	Laiks	-0,0339 \pm 0,0106	-3,210	0,0083		
ASIOTU	Brīvais loceklis	-0,8450 \pm 0,2688	-3,144	0,0046	23	-0,0302
	Laiks	-0,0143 \pm 0,0328	-0,436	0,6666		
	Pirms					reference
	Pēc	0,3087 \pm 0,3801	0,812	0,4250		
	Laiks: Pēc	-0,0080 \pm 0,0464	-0,172	0,8651		
AEGFUN	Brīvais loceklis	-0,5246 \pm 0,0331	-15,855	<0,0001	23	0,9740
	Laiks	-0,0607 \pm 0,0040	-15,033	<0,0001		
	Pirms					reference
	Pēc	-0,7508 \pm 0,0468	-16,043	<0,0001		
	Laiks: Pēc	0,0183 \pm 0,0057	3,211	0,0039		

* df ir vienādas visiem parametriem.

** vērtības raksturo modeli kopumā.

*** GLAPAS dati pieejami tikai kopš 2004. gada.

3.4. Pūču ligzdošanas sekmes (Publikācija I)

Vidēji STRALU bija 2,32 (95% bCI 2,23–2,40) un STRURA bija 1,69 (95% bCI 1,58–1,80) mazuli sekmīgā ligzdā. Nevienu no šīm sugām netika novērotas pārmaiņas laikā (LM: β : -0,0041 \pm 0,0088, $t_{(26)} = -0,467$, $p = 0,645$ un LM: β : -0,0014 \pm 0,0122, $t_{(24)} = 0,112$, $p = 0,912$ attiecīgi STRALU un STRURA). Netika konstatētas arī korelācijas ar strupastu daudzuma rādītājiem dabā ne vairošanās gadā, ne iepriekšējā gadā (6. tabula).

Tomēr ASIOTU ar vidēji 2,54 (95% bCI 2,38–2,72) izšķīlušos mazuļu uz vienu sekmīgu ligzdu šīs populācijas parametrs 16 gadu laikā bija samazinājies par aptuveni vienu mazuli sekmīgā ligzdā (β : $-0,0627 \pm 0,0297$, $t_{(22)} = -2,109$, $p = 0,0466$). Lai gan tas sakrīt ar sīko zīdītāju populācijas ciklu apsūkumu, ne ligzdošanas gadā, ne iepriekšējā gadā netika konstatēta korelācija ar strupastu sastopamības rādītājiem (6. tabula).

Atšķirīgi šis process notika BUBBUB, kam vidēji sekmīgā ligzdā bija 2,26 (95% bCI 2,04–2,46) izšķīlušies mazuļi. BUBBUB sekmēm bija vērojams samazinājums par aptuveni vienu mazuli 22 gados (β : $-0,0450 \pm 0,0137$, $t_{(20)} = -3,293$, $p = 0 > 0,0036$), kas sakrīta ar sīko zīdītāju populācijas ciklu apsūkuma periodu. Turklāt vairošanās rādītāji pozitīvi korelēja ar sīko zīdītāju skaita rādītājiem vairošanās gadā un iepriekšējā gadā (6. tabula). Vēl vairāk, šī korelācija bija izteiktākā ar gadu pirms vairošanās (6. tabula), tādējādi norādot uz sīko zīdītāju (īpaši strupastu) skaita pārneses ietekmi (*carry-over effect*) uz sugas vairošanās rādītājiem nākamajā gadā.

6. tabula

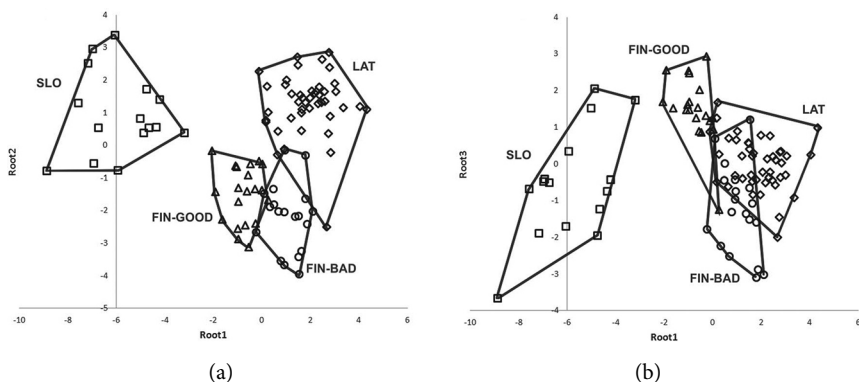
Spirmena korelācijas analīzes rezultāti vidējam ik gadu izvesto mazuļu skaitam un sīko zīdītāju sastopamībai ligzdošanas gadā un gadu pirms tās (apzīmēts ar ⁻¹)

Pūces suga	Ūpuris (indekss)	r_s	p -vērtība	Gadu skaits	S
STRALU	Sīkie zīdītāji	-0,1152	0,5737	26	3262
	<i>Microtus</i> strupastes	-0,1391	0,4962	26	3332
	Meža strupastes	0,0338	0,8700	26	2826
	Sīkie zīdītāji ⁻¹	0,1300	0,5341	25	2262
	<i>Microtus</i> strupastes ⁻¹	0,1377	0,5100	25	2242
	Meža strupastes ⁻¹	0,1946	0,3496	25	2094
STRURA	Sīkie zīdītāji	-0,0179	0,9340	24	2341,1
	<i>Microtus</i> strupastes	0,0545	0,8005	24	2174,8
	Meža strupastes	-0,0863	0,6886	24	2498,4
	Sīkie zīdītāji ⁻¹	-0,1788	0,4145	23	2385,8
	<i>Microtus</i> strupastes ⁻¹	-0,2104	0,3351	23	2449,9
	Meža strupastes ⁻¹	0,0218	0,9214	23	1979,9
ASIOTU	Sīkie zīdītāji	0,0805	0,7755	15	514,92
	<i>Microtus</i> strupastes	0,1252	0,6566	15	489,87
	Meža strupastes	0,0787	0,7804	15	515,92
	Sīkie zīdītāji ⁻¹	0,3062	0,2871	14	315,69
	<i>Microtus</i> strupastes ⁻¹	0,0529	0,8576	14	430,95
	Meža strupastes ⁻¹	-0,2643	0,3612	14	575,26
BUBBUB	Sīkie zīdītāji	0,5329	0,0408	15	261,59
	<i>Microtus</i> strupastes	0,3817	0,1604	15	346,28
	Meža strupastes	0,3402	0,2146	15	369,49
	Sīkie zīdītāji ⁻¹	0,6438	0,0130	14	162,09
	<i>Microtus</i> strupastes ⁻¹	0,5527	0,0404	14	203,50
	Meža strupastes ⁻¹	0,2020	0,4886	14	363,09

⁻¹ sastopamības indekss iepriekšējā gadā.

3.5. Urālpūces barības sastāva un ligzdošanas sekmju salīdzinājums Eiropā (Publikācija II)

Diskriminanta funkcijas analīze spēja veiksmīgi nodalīt boreālos, boreāli-nemorālos un mērenā klimata reģionus gan pēc barības objektu taksonomiskajām, gan pazīmju grupām (3. att.). Šī analīze liecināja, ka mērenais reģions ir visattālākais no abiem pārējiem, un boreālā reģiona sliktās ligzdošanas sezonas ir vislīdzīgākās boreāli-nemorālajam reģionam (Latvija). Lai gan vairošanās rādītāji bija saistīti ar reģionalitāti, kas liecina par STRURA augsto plastiskumu, vieni no svarīgākajiem korelātiem bija strupastes (boreālajā un boreo-nemorālajā reģionā) un peles (mērenajā reģionā). Vēl vairāk, gan strupastu īpatsvars barībā ligzdošanas sezonā, gan mazuļu skaits Latvijā (boreo-nemorālais reģions) bija viszemākais starp pētītajiem reģioniem.

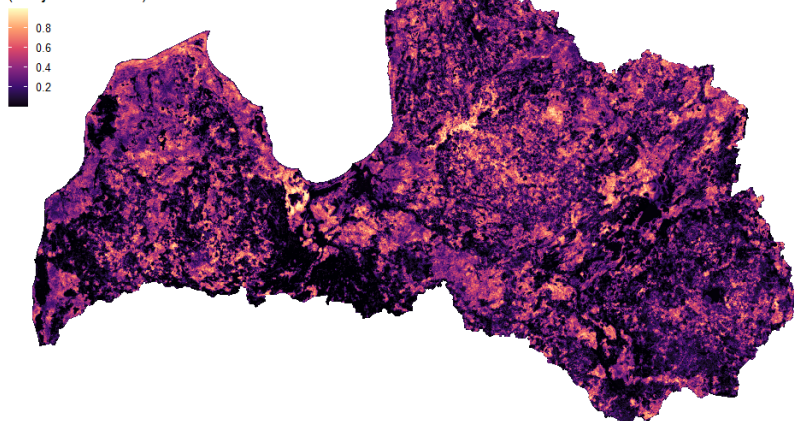


3. attēls. Diskriminant-sakņu attēli (a – 1. sakne (Root 1) vs. 2. sakne (Root 2); b – 1. sakne (Root 1) vs. 3. sakne (Root 3)) un individuālu STRURA ligzdošanas sezonas barības sastāva novērojumu izvietojums ligzdošanas apgabalā Eiropā (SLO – Slovēnija, FIN-GOOD – Somija ar augstu produktivitāti, FIN-BAD – Somija ar zemu produktivitāti, LAT – Latvija)

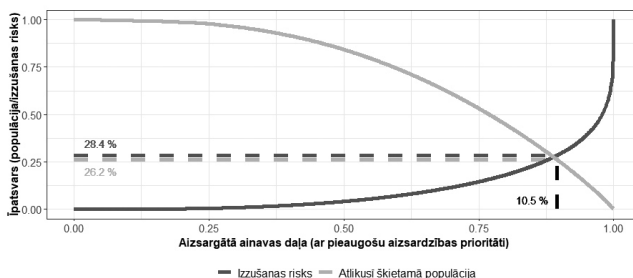
3.6. Apodziņa dzīvotņu piemērotības izplatība un aizsardzībai prioritārās vietas (Publikācijas III un IV)

Labākais biotopu piemērotības modelis, kuram nav novērota pārmērīga pielāgošanās, ir balstīts uz lineārām un kvadrātiskām pazīmēm. Šis konkrētais algoritms ierobežo izejas sadalījumu tā, lai tas atbilstu vides mainīgajiem attiecībā uz ekspektāciju un dispersiju, kāda novērota paraugos (Phillips et al., 2004). Modelis uzrāda mazu standartnovirzi, kuras vidējā vērtība ir 0,019 un maksimālā vērtība 0,143 un visās 10 iekšējās validācijās izlaišanas ātrums (*omission rate*) atbilst prognozētajam. Ceturtajā attēlā parādīta prognozētā biotopu piemērotība sugai Latvijā.

Dzīvotņu piemērotība
(videjotais modelis)



4. attēls. GLAPAS prognozētā dzīvotņu piemērotība Latvijā



5. attēls. Grafikā attēlota korelācija starp sugas izmiršanas risku (attēlots ar tumši pelēko līniju) un atlikušo populāciju (attēlots ar gaiši pelēko līniju), atkarībā no zaudētā ainavas īpatsvara (ar pieaugošu saglabāšanas prioritāti; uz x ass). Sugas saglabāšanai prioritārās vietas atrodas pa labi no līniju krustpunkta. Raustītās līnijas un teksts ilustrē izmiršanas risku (tumši pelēkā krāsā) un iekļauto populāciju īpatsvaru (gaiši pelēkā krāsā) pēc to teritoriju izslēgšanas, kuras ir mazākas par 100 ha, kas veido 10,5% no valsts zemes (attēlots melnā krāsā)

Svarīgākie EGV, kas veidoja GLAPAS biotopu piemērotības sadalījumu, norādīja uz nobriedušu mežu (pārsniedzot cirtmetu) daudzumu katrā analīzes mērogā (vietā, ligzdošanas iecirknī un ainavā). Savukārt jauno mežu un izcirtumu daudzumam bija negatīva ietekme. Tomēr mežaudzes vecuma nozīme bija mazāka nekā ar to saistītam parametram – koku lielumam (diametrs krūšu

augstumā, DBH), turklāt lieliem kokiem jābūt izvietotiem visā iecirknī, nevis atsevišķiem lieliem kokiem, kā to norāda EGV nozīme un beta koeficienti. Vissvarīgākās koku sugas bija egle *Picea abies* un apse *Populus tremula*. III publikācijā sniegts detalizētāks apraksts, kā arī mainīgo nozīmīguma mērījumi, modeļa koeficienti un atbildes liknes, kas izskaidro dzīvotņu piemērotības izplatību (Avotins et al., 2022a).

Pēc plankumu, kas mazāki par 100 ha, atmešanas es konstatēju, ka zonējums pamatplatībās ar robežu garuma soda stiprumu 0,05 nodrošināja vislabāko rezultātu. Pirms izņemšanas prioritārie apgabali aizņēma 11,12% valsts platības, līdzsvarojot 27,5% sugas izplatības (šķietamās populācijas) un ar teritoriju saistītā izmiršanas riska. Platības, kas mazākas par 100 ha, veidoja 5,12% no prioritārajām teritorijām (0,57% no valsts). Izslēdzot plankumus, kas mazāki par 100 ha, prioritārās teritorijas aptvēra 10,55% no ainavas, ar sugas izmiršanas risku 28,4%, vienlaikus saglabājot 26,2% no šķietamās populācijas (5. att.). Vidējā biotopu piemērotība atlikušajās teritorijās bija $0,6692 \pm 0,0974$. Atlikušo teritoriju savienojumus neietekmēja neviena teritorija, kas mazāka par 100 ha, tāpēc visas šīs teritorijas varēja izslēgt.

3.7. Esošā aizsargājamo teritoriju tīkla izvērtējums (Publikācija III un saistītās publikācijas un konferenču prezentācijas)

Kopumā ĪADT aizņem 19,08% valsts teritorijas, kas aptver 23,47% sugas populācijas. Šis skaitlis ir 1,79 reizes lielāka platība, kas ietver 1,11 reizes mazāku šķietamo populāciju salīdzinājumā ar PS. Rezultātā 67,94% no visām prioritārajām sugas aizsardzības teritorijām atrodas ārpus ĪADT, un sugas preference tajās ir 1,54 reizes lielāka nekā vidēji ĪADT pirms zonējuma. Tās PS, kuras atrodas ĪADT, veido 7,22% no valsts teritorijas un ietver 17,44% no šķietamās populācijas (7. tabulā).

Rezultāti, ņemot vērā tikai N2k teritorijas, kopumā ir līdzīgi: tikls aptver 11,51% valsts zemes un ietver 14,85% sugas šķietamās populācijas. Izvēle par labu N2k teritorijām ir līdzīga ĪADT kopumā ar preferences indeksu 1,05.

ĪADT tīkla iekļaujot PS, tas aptvertu 26,30% valsts teritorijas, ietverot 40,91% šķietamās populācijas (ar preferences indeksu 1,56). Ja aplūko tikai N2k teritorijas, tīkla pārklājums paplašinātos līdz 19,55% zemes platības, ietverot 34,22% šķietamās populācijas (ar preferences indeksu 1,75). Tā rezultātā sugas-platības izmiršanas risks samazinātos attiecīgi līdz aptuveni 20,03% un 23,51%.

No 7. tabulas izriet pieaugoša preference un izredžu attiecība stingrākam aizsardzības režīmam. Mikroiegumi un dabas rezervāti uzrāda visaugstāko piemērotības vērtību.

Tabulā parādīts aizsardzības režīmu (rindās) sadalījums un preference (A/B = C) attiecībā uz šķietamās populācijas (A) un valsts teritorijas (B) īpatsvaru saistībā ar pašreizējo scenāriju un zonējuma rezultātiem (slejās). Tabulā norādīta arī izredžu attiecība (OR) režīmam būt PS

Režīms	Pirms zonēšanas			Zonējums: Prioritāte			Zonējums: Atlikums			OR
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	
Ārpus aizsargājamām teritorijām	76,535	80,924	0,946	17,440	7,221	2,415	59,095	73,703	0,802	0,450
Neitrālā zona	4,140	4,342	0,953	0,623	0,263	2,369	3,517	4,079	0,862	0,531
Ainavu aizsardzības zona	6,873	5,659	1,215	1,999	0,797	2,508	4,874	4,862	1,002	1,409
Dabas parks	3,074	2,798	1,099	1,001	0,399	2,509	2,073	2,399	0,864	1,414
Dabas liegums	5,015	3,631	1,381	2,806	1,049	2,675	2,209	2,582	0,856	3,681
Dabas rezervāts	1,921	1,291	1,488	1,167	0,443	2,634	0,754	0,848	0,889	4,540
Mikro-lieguma buferzona	1,202	0,685	1,755	0,528	0,216	2,444	0,674	0,469	1,437	3,932
Mikro-liegums	1,240	0,671	1,848	0,598	0,241	2,481	0,642	0,430	1,493	4,799
Kopā	100	100		26,16	10,63		73,84	89,37		

4. PLAŠĀKS DZĪVOTŅU PIEMĒROTĪBAS ANALĪZU UN AIZSARGĀJAMO TERITORIJU IZVĒRTĒJUMA DARBA PLŪSMAS PIELIETOJUMS PRAKTISKAJĀ DARBAS AIZSARDZĪBĀ

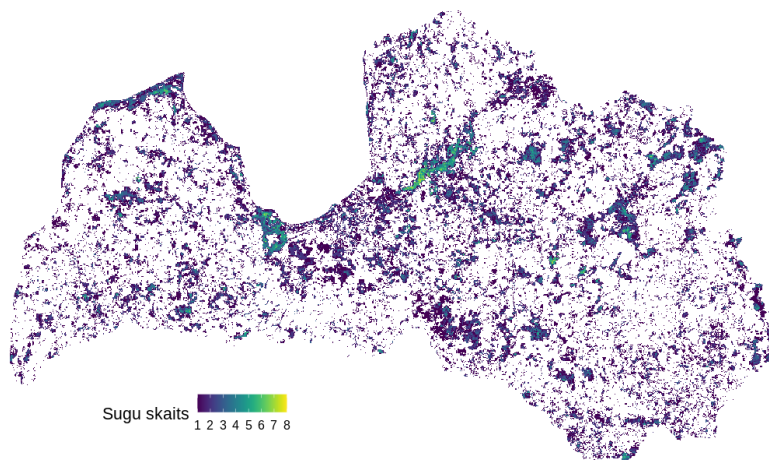
Izstrādātā darba plūsma, kas aprakstīta 3.5.–3.7. nodaļās ar rezultātiem šī darba 4.6. un 4.7. nodaļās, tika piemērota visām Latvijā regulāri ligzdojošajām pūču un dzeņu sugām, tādējādi paplašinot iegūtās informācijas apjomu ar mežiem saistīto sugu aizsardzības izvērtēšanai. Plūsma tika ieviesta sugu aizsardzības plānu ietvaros (Avotiņš jun., 2019; Bergmanis et al., 2021) un publicēta konferenču tēzēs (Avotiņš, 2019; Avotiņš, 2019, 2018; Avotiņš et al., 2023c, 2023b, 2022c; Avotiņš and Aunins, 2018; Avotiņš jun., 2018).

4.1. Dzīvotņu piemērotības izplatība un aizsardzībai prioritārās vietas

Kopumā biotopu piemērotība analizēta sešām pūču (GLAPAS, AEGFUN, STRALU, STRURA, ASIOTU, BUBBUB) un septiņām dzeņu sugām (mazajam dzenim *Dryobates minor* (turpmāk tekstā – DRYMIN), vidējam dzenim *Leiopicus medius* (LEIMED), baltmugurdzenim *Dendrocopos leucotos* (DENLEU), diž-raibajam dzenim *Dendrocopos major* (DENMAJ), trīspirkstu dzenim *Picoides tridactylus* (PICTRI), melnajai dzilnai *Dryocopus martius* (DRYMAR) un pelēkajai dzilnai *Picus canus* (PICCAN)). Analīzes rezultātā iegūtās kartes, kā arī parametru ietekmes, lambdas un to atbildes, dzīvotņu piemērotības kartes ir pieejamas sugu aizsardzības plānos (Avotiņš jun., 2019; Bergmanis et al., 2021). Literatūras un EGV atbildes reakciju analīzes rezultātā astoņas sugas tika atzītas par biotopu speciālistiem: GLAPAS, AEGFUN, STRURA, BUBBUB, PICTRI, LEIMED, DRYMIN un DENLEU. No vides reakcijām par specializācijas rādītājiem uz mazāk apsaimniekotiem meža biotopiem uzskatīju atkarību no nobriedušiem mežiem vietas, teritorijas un ainavas mērogā, ilgāku laiku kopš pēdējā mežsaimnieciskā traucējuma un preferenci vietām, ko veido lieli koki (dodot priekšroku pār alternatīvo mainīgo – atsevišķiem lieliem kokiem), sīkāk sugu aizsardzības plānos (Avotiņš jun., 2019; Bergmanis et al., 2021).

Tā kā šādu biotopu saglabāšanās ir atkarīga no mežsaimniecības ierobežojumiem, vietu aizsardzības prioritizācija tika veikta, pamatojoties uz šo sugu dzīvotņu piemērotības kartēm. Valsts teritorijas daļa, kas tiek uzskatīta par prioritāru, dažādām sugām ir atšķirīga – no 4,0% BUBBUB gadījumā līdz 10,6% GLAPAS gadījumā, PS atsevišķi ietver aptuveni 27,5% no katras sugas šķietamās populācijas ar līdzīgu izmiršanas risku (8. tabula). Tā kā sugām ir atšķirīgas ekoloģiskās nišas, šo vietu izplatība pilnībā nepārklājas. Tomēr atsevišķas vietas ir nozīmīgas vairākām sugām vienlaikus (6. att.). Ja visas prioritārās teritorijas

tiktu pienācīgi apsaimniekotas, aizsargātās šķietamās populācijas daļa palielinātos līdz 45% GLAPAS gadījumā un pat līdz 62% AEGFUN gadījumā, tādējādi samazinot paredzamo izmiršanas risku līdz mazāk nekā 18% (8. tabula).



6. attēls. Nobriedušu un mazāk apsaimniekotu mežu speciālistu pūču un dzeņu sugu, kuru aizsardzībai vieta atzīta par prioritāru, skaits

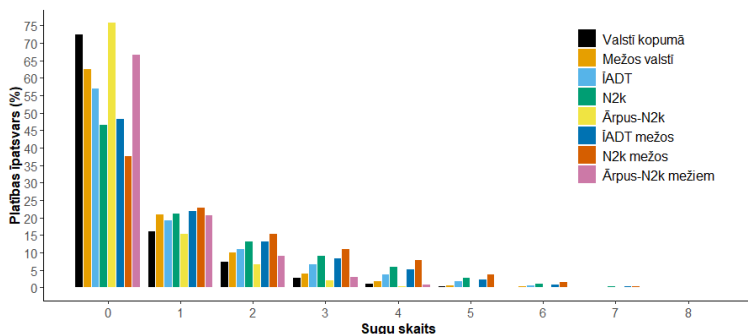
8. tabula

Nobriedušu un mazāk apsaimniekotu mežu speciālistu pūču un dzeņu sugu PS apraksts, pieņemot individuālu sugu zonējumu, un šķietamā populācija un PS īpatsvars ĪADT un N2k tīklā. Pēdējās divas slejas raksturo katras sugas šķietamo populācijas un sagaidāmo izžušanas risku, ja tiktu aizsargātas visas PS (kā 6. att.)

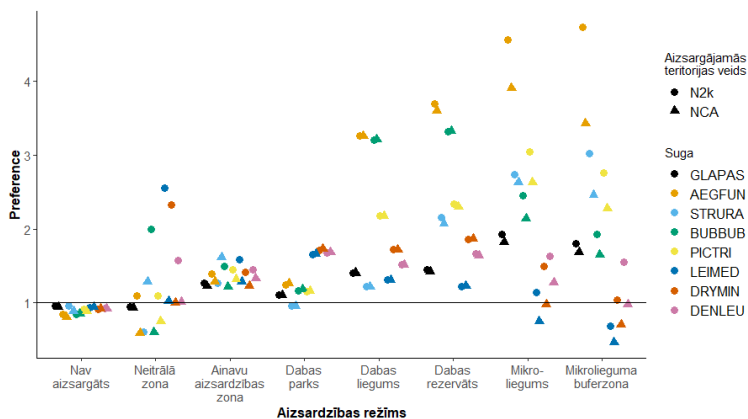
Suga	PS %	Šķietamā populācija (%) PS	Izžušanas risks	Šķietamā populācija (%) ĪADT	PS % ĪADT	Šķietamā populācija (%) N2k	PS % N2k	Šķietamā populācija (%) visās PS	Izžušanas riska ekspektācija
GLAPAS	10,6	26,2	28,4	33,5	32,1	14,9	24,5	45,6	17,8
AEGFUN	4,2	27,1	27,8	34,6	60,5	25,5	50,5	62,0	11,3
STRURA	5,3	27,5	27,5	28,3	29,2	14,7	16,0	52,8	14,7
BUBBUB	4,0	28,0	28,0	38,8	47,0	24,8	43,0	53,8	14,3
PICTRI	5,9	27,6	27,6	28,9	42,5	19,8	34,9	59,5	12,3
LEIMED	4,2	27,5	27,5	24,1	29,2	17,3	23,2	47,0	17,2
DRYMIN	4,2	27,5	27,5	26,5	36,6	19,1	30,6	47,9	16,8
DENLEU	6,5	27,5	27,5	26,4	37,6	17,9	29,7	50,0	15,9

4.2. Esošo aizsargājamo teritoriju tīkla izvērtējums

Visas prioritārās teritorijas kopā aizņem 37,5% Latvijas mežu platības, 51,9% ĪADT mežu platības un 62,6% N2k mežu platības (7. att.). Tas nozīmē, ka N2k kopumā ir augstāka biotopu piemērotība šai specializēto sugu grupai nekā ĪADT. Tomēr 37,4% mežu N2k (un 48,1% ĪADT) ir tik maz piemēroti, ka tie nav PS nevienai no analizētajām sugām. Visu PS saglabāšana nozīmētu mežsaimniecības ierobežojumus vēl 33,5% mežu, kas atrodas ārpus N2k tīkla (7. att.), un tāpēc, iespējams, sugu aizsardzībai netiek apsaimniekoti atbilstoši, jo mežsaimniecības ierobežojumi ir zemi pat ĪADT tīklā (2. un 3. tabulas). To apstiprina kopumā augstāka preference un lielāka izredžu attiecība, ka PS atrodas N2k nekā ĪADT (8. un 9. att.).

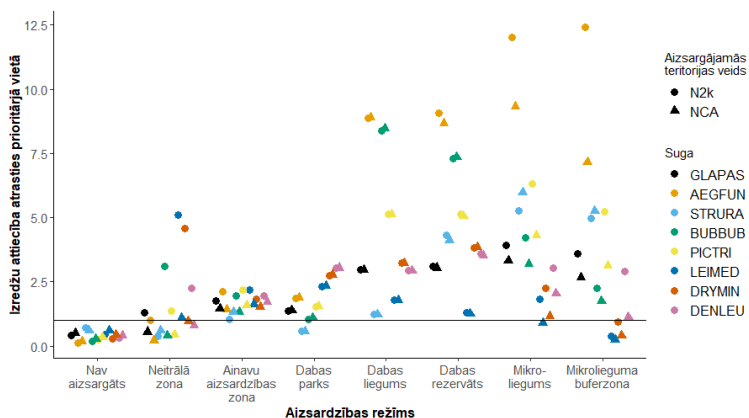


7. attēls. PS un aizsardzības režīmu pārklāšanās dažādās aizsardzības teritoriju grupās kopumā un tajās esošajos mežos



8. attēls. Nobriedušu un mazāk apsaimniekotu mežu speciālistu sugu preference aizsardzības režīmam ĪADT un N2k tīklos

Kopumā vērojama tendence aizsardzības režīmiem ar stingrākiem mežsaimniecības ierobežojumiem pieaugt preferences un izredžu attiecības vērtībām (8. un 9. att.). Šo tendenci var saistīt ar stingrākiem ierobežojumiem vietās ar labākiem biotopiem, tomēr daudzas PS ir bez pašreizējās aizsardzības (7. att.), lai gan biotopu piemērotība ir līdzīga stingri aizsargājamām teritorijām. Relatīvi augstās vērtības mikroliegumu buferzonās var būt saistītas ar šo teritoriju tuvumu mikroliegumiem, no kuriem lielākā daļa ir izveidoti putnu aizsardzībai. Augstas vērtības neitrālajā zonā LEIMED un DRYMIN ir saistītas ar šo sugu preferenci parkiem un salīdzinoši nelielām ligzdošanas teritorijām. Praksē tiešību akti, kas attiecas uz koku ciršanu ārpus meža (parkos) neitrālajā zonā, ir stingrāki nekā vairumā citu aizsardzības režīmu mežos. Vispiemērotākie režīmi meža speciālistu sugu aizsardzībai ir dabas rezervāti un dabas liegumi.



9. attēls. Izredžu attiecība aizsardzības režīma vietai atrasties nobriedušu un mazāk apsaimniekotu mežu speciālistu PS

5. DISKUSIJA

5.1. Sīkie zīdītāji

Siko zīdītāju blīvums (slazdu indekss) Latvijā (Avotins et al., 2023a) bija salīdzināms ar kaimiņvalstīs – Igaunijā (Scott et al., 2008; Väli and Tõnisalu, 2020) un Lietuvā (Mažeikytė, 2002; Balčiauskas, 2006; Balčiauskas et al., 2017) – novērotajiem rādītājiem. Latvijā zālajos tika novērotas ievērojami mazāka blīvuma siko zīdītāju populācijas nekā mežos, bet starp meža vecuma grupām atšķirības netika novērotas, visticamāk augstās mainības grupu iekšienē dēļ (Avotins et al., 2023a). Līdzīgi rezultāti tika iegūti Igaunijā (Väli un Tõnisalu, 2020) un Lietuvā (Balčiauskas et al., 2017), kur siko zīdītāju skaits palielinājās līdz ar meža vecumu agrinās zālāju-mežu sukcesijas laikā. Turklāt Somijā (Savola et al., 2013) un Norvēģijā (Wegge and Rolstad, 2018) veiktajos pētījumos konstatēts, ka nobriedušajos mežos ir vislielākā strupastu sastopamība. Vairāki pētnieki ir uzsvēruši, ka liels veģetācijas stāvokums, biotopu strukturālā daudzveidība un lielu dimensiju koksnes atlieku daudzums veicina siko zīdītāju sugu daudzveidību un sastopamību pat jaunaudzēs un neapsaimniekotos biotopos dabiskās sukcesijas apstākļos (Carey and Johnson, 1995; Carey and Harrington, 2001; Ecke et al., 2002; Mažeikytė, 2002; Panzacchi et al., 2010; Wegge and Rolstad, 2018; Suchomel et al., 2020). Intensīvas mežsaimniecības kaitīgā ietekme uz sīkajiem zīdītājiem ir konstatēta arī ainavas mērogā (Bowman et al., 2000; Carey and Harrington, 2001; Panzacchi et al., 2010; Suchomel et al., 2020). Tomēr ir konstatēts, ka mozaikveida ainavās ekotonos, īpaši tajos, kur biotopu malu buferjosla ir vismaz 100 m gara, ir vislielākais siko zīdītāju blīvums un daudzveidība (Balčiauskas, 2006; Panzacchi et al., 2010; Wegge and Rolstad, 2018).

Hanski ar kolēģiem (1991) piedāvāja vienu no robustākajiem siko zīdītāju populāciju cikliskuma skaidrojumiem, kas ir paplašināts dažādās sistēmās (Henttonen et al., 2017). Modelējot vairāku sugu grauzēju kopas, pētnieki ir konstatējuši pārejošu dinamiku, kurā ilgi laika periodi ar cikliskām svārstībām nomainās ar īsiem periodiem bez cikliem (Hanski and Henttonen, 1996). Lai gan sākotnēji tika sagaidīts, ka šādas svārstības notiek salīdzinoši nelielos telpiskajos mērogos, nesen tika novērots, ka aplāpētu ciklu fenomens ir plaši izplatīts visā Eiropā (Ims et al., 2008), kas liecina par plašākiem vides faktoriem, piemēram, klimata pārmaiņām (Steen et al., 1996; Kausrud et al., 2008). Tomēr ir novērots, ka dažādās Eiropas daļās strupastu populāciju ciklu apsūkuma periods ir atšķirīgs, tādējādi apšaubot klimata hipotēzes vispārīgumu (Brommer et al., 2010). Šī darba rezultāti skaidri parādīja slāpētus strupastu ciklus Latvijā (2. attēls (a–c)). Šī fenomena trūkums kaimiņvalstīs (Väli un Tõnisalu, 2020; Balčiauskas and Balčiauskienė, 2022b, 2022a) liecina par mazāka mēroga procesu iesaisti – kā to apraksta plēsēju-upuru modeļi. Lai gan Hanski modeļi sākotnēji tika izstrādāti Fenoskandijas videi, to vispārīgums ir pierādīts arī Centrāleiropā

un Rietumeiropā (Lambin et al., 2006). Saskaņā ar šiem modeļiem un iepriekš veiktajiem pētījumiem (Henttonen et al., 2017) ģenerālisti plēsēji mēdz stabilizēt grauzēju dinamiku, savukārt nomadiskajiem plēsīgajiem putniem ir līdzīga ietekme uz grauzējiem, bet tie arī palielina reģionālo sinhronitāti. Savukārt tiek uzskatīts, ka specializētie plēsēji uztur grauzēju ciklu regularitāti (Hanski and Henttonen, 1996).

Uzskatu, ka sīko zīdītāju populāciju ciklu slāpēšanā Latvijā liela nozīme ir iepriekš aprakstīto apstākļu kombinācijai – ģenerālistu plēsēju, piemēram, lapsas *Vulpes vulpes* un jenotsuņa *Nyctereutes procyonoides*, spiedienam un biotopu apsaimniekošanas intensifikācijai kopā ar mežu fragmentāciju.

5.2. Pūču skaitliskās atbildes sīko zīdītāju populācijām

Šajā pētījumā (4. tabula) es konstatēju statistiski nozīmīgu sakarību starp strupastu (*Microtus* un meža) īpatsvaru pūču barībā un to sastopamības rādītājiem to dabiskajā vidē. Šis secinājums liecina, ka, lai gan es paļāvos uz informāciju par zīdītāju daudzumu rudenī, tā tomēr atspoguļoja pūču preferences attiecībā uz barību. Ir labi zināms, ka sīko zīdītāju blīvums palielinās vasarā (Pupila and Bergmanis, 2006), un pavasara skaitļi atspoguļo ziemas izdzīvošanu un vairošanos (Hanski and Korpimäki, 1995). Tomēr gada relatīvā vērtība (pavasārī vai rudenī) cikliskās vidēs joprojām atspoguļo daļu no cikla (Brommer et al., 2002). Mana analīze atklāja, ka visu pētīto pūču sugu uzturā priekšroka tiek dota *Microtus* strupastēm. Turklāt šo strupastu biomasas īpatsvars bija lielāks salīdzinājumā ar meža strupastēm (Avotins et al., 2023a). Šo priekšroku *Microtus* strupastēm var skaidrot ar atšķirībām strupastu vairošanās bioloģijā, to dispersijas īpatnībām un izvairīšanās no plēsējiem uzvedību (sk. pārskatu Hanski and Henttonen, 1996).

Kopumā FNB rangs un strupastu īpatsvars dažādu pūču sugu uzturā ir salīdzināms ar citiem pētījumiem Eiropā, lai gan ir skaitliskas atšķirības, tās, visticamāk, ir saistītas ar zināmajām atšķirībām starp ligzdošanas reģioniem viena gada ietvaros un starp gadiem vienā reģionā (GLAPAS (Mikkola, 1983; Mikusek et al., 2001); AEGFUN (pārskats Korpimäki and Hakkarainen, 2012); ASIOTU (Glue and Hammond, 1974; Wijnandts, 1984; Tome, 1994; Balčiauskienė et al., 2006; Romanowski and Zmihorski, 2008; Sergio et al, 2008; Birrer, 2009; Tome, 2009); STRALU (Goszczyński et al., 1993; Jędrzejewski et al., 1994; Petty, 1999; Solonen, 2004; Balčiauskienė et al., 2006; Lesiński et al., 2009; Romanowski and Zmihorski, 2009; Solonen, 2014; Grašytė et al., 2016; Solonen et al., 2016; Solonen et al., 2017); STRURA (Jäderholm, 1987; Korpimäki and Sulkava, 1987; Sidorovich et al., 2003; Vrezec et al., 2018); BUBBUB: (Randla, 1976; Korpimäki et al., 1990; Schweiger, 2011; Penteriani and del Mar Delgado, 2019; Frafjord, 2022)). Kopumā pūču sugām, kas uzturā vairāk specializējušās uz strupastēm, raksturīga spēcīgāka skaitliskā un pat funkcionālā reakcija uz strupastu pieejamību dabā, kā tas ir ASIOTU gadījumā, kas var pielāgot migrācijas uzvedību un ligzdošanas

reģiona izvēli un pat atkārtot ligzdošanu, ņemot vērā strupastu pieejamību (Glue, 1977; Glue and Nilsson, 1997; Heisler et al., 2016). Ir zināmas tādas funkcionālās reakcijas uz strupastu sastopamības izmaiņām kā biotopu izvēle, medību uzvedība, vairošanās laiks un pat pārnese efekts (*carry-over effect*) uz skaitliskajām reakcijām (GLAPAS (Masoero et al., 2020a); AEGFUN (Korpimäki, 1981; Solheim, 1983; Hakkarainen et al., 1997; Hakkarainen et al., 2002; Saurola and Francis, 2004; Santangeli et al., 2012); STRALU (Lehikoinen et al., 2011; Solonen, 2014); STRURA (Pietiäinen, 1988; Brommer et al., 1998; Brommer et al., 2002; Brommer et al., 2002; Brommer et al., 2004; Saurola and Francis, 2004; Karell et al., 2008; Kontiainen et al., 2009; Lehikoinen et al., 2011; Saurola and Francis, 2018); BUBBUB (Marchesi et al., 2002; Penteriani et al., 2002; Campioni et al., 2013)). Tomēr tādas pūču skaitliskās reakcijas uz strupastu skaita pieaugumu kā ligzdošanas rādītāji un izdzīvošana ir daudz vairāk pētītas un tiešākas (GLAPAS (Solheim, 1984; Lehikoinen et al., 2011; Morosinotto et al., 2017); AEGFUN (Korpimäki and Hakkarainen, 1991; Saurola and Francis, 2004; Lehikoinen et al., 2011); ASIOTU (Village, 1981; Tome, 2011, 2009, 2003); STRALU (Saurola and Francis, 2004; Solonen, 2005; Lehikoinen et al., 2011; Solonen, 2014; Solonen et al., 2015; Saurola and Francis, 2018); STRURA (Pietiäinen, 1988; Brommer et al., 2002; Saurola and Francis, 2004; Lehikoinen et al., 2011; Saurola and Francis, 2018); BUBBUB (Marchesi et al., 2002; Penteriani et al., 2002; Campioni et al., 2013; Penteriani and del Mar Delgado, 2019)).

No šajā promocijas darbā pētītajām pūču sugām lielākajai daļai mežos ligzdojošo sugu (GLAPAS, AEGFUN, STRALU un STRURA) bija zemāki ligzdošanas rādītāji nekā vidēji boreālajā reģionā (Korpimäki and Hakkarainen, 1991; Meller et al., 2017) un bija līdzīga vai zemāka nekā boreālajā reģionā nabadzīgos gados (Korpimäki, 1987; Brommer et al., 2002; Korpimäki and Hakkarainen, 2012; Saurola and Francis, 2018) un pat zemāka nekā biogeogrāfiski līdzīgā boreo-nemorālajā reģionā (Solheim, 1984; Grašytė et al., 2016). Savukārt ASIOTU un BUBBUB ligzdošanas rādītāji, lai gan bija līdzīgi kā citos pētījumos Eiropā (Glue, 1977; Meller et al., 2017; Penteriani and del Mar Delgado, 2019), tomēr uzrādīja statistiski nozīmīgu šī parametra samazināšanos laikā. Turklāt šis pētījums liecina par BUBBUB ligzdošanas rādītāju pārnese efektu (*carry-over effect*) atkarībā no strupastu daudzuma iepriekšējā rudenī. Pārnese efekta (*carry-over effect*) fenomens caur pieaugušo īpatņu fizisko stāvokli ir labi zināms zinātniskajā literatūrā par STRURA (Pietiäinen and Kolunen, 1993; Brommer et al., 1998; Brommer et al., 1998; Brommer et al., 2002; Brommer et al., 2004; Karell et al., 2008a), un ir konstatēts, ka tā nozīme Somijā pieaug atkarībā no pūču sugas izmēra (Lehikoinen et al., 2011). Arī Latvijā veikta ekoloģisko nišu analīze apstiprina priekšstatu par biotopu ar augstāku strupastu sastopamību nozīmīgumu BUBBUB (Avotiņš jun., 2019).

Noplicinātu strupastu ciklu un zemas vai sarūkošas ligzdošanas produktivitātes ietekmes uz pūču relatīvo populāciju lieluma tendencēm bija atšķirīgas dažādām sugām. Vismazāk specializētās sugas – STRALU – populācija,

neraugoties uz svārstībām, ko, iespējams, izraisīja garās ziemas ar daudziem sasālšanas un atkuššanas cikliem, kas ietekmē ziemas izdzīvošanu (Karell et al., 2011; Pavón-Jordán et al., 2013; Solonen, 2021), kopumā bija stabila un neuzrādīja atšķirības periodos ar un bez izteiktiem sīko zīdītāju cikliem (5. tabula). ASIOTU populācijas lielums neuzrādīja atšķirības salīdzināmajos periodos, tomēr samazināšanās kopš 2004. gada kļuva būtiska, ja analīzes periodu pagarināja līdz 2021. gadam (Avotins et al., 2023). Mani iegūtie rezultāti pieļauj, ka ASIOTU populācija ilgāku laiku tika uzturēta, pateicoties citur izšķīlušos īpatņu imigrācijai (Village, 1981; Korpimäki, 1992a, 1992b; Sergio et al., 2008), un vēlāk lejupslīde liecina par novēlotu Latvijas izcelsmes īpatņu reakciju.

GLAPAS, AEGFUN un BUBBUB populācijām (5. tabula; Eionet, 2020) kopumā bija ievērojams samazinājums, un AEGFUN atšķirība starp salīdzināmajiem periodiem izzuda, ja to pagarināja līdz 2004.–2021. gadam (Avotins et al., 2023). GLAPAS un AEGFUN (un daļēji arī BUBBUB) samazināšanās var būt saistīta ar sekām, ko rada samazinātas ligzdošanas sekmes un citas reakcijas uz noplicinātajiem strupastu populāciju cikliem (sk. atsaucis iepriekš), kā arī biotopu degradācija un izzušana (Avotins, 2022). Šo trīs sugu (GLAPAS, AEGFUN, BUBBUB) populāciju lielums samazinās arī Somijā un Zviedrijā, bet tendences Lietuvā un Igaunijā ir atšķirīgas, iespējams, zemākas datu kvalitātes dēļ, jo tiek ziņots par aplēsēm, nevis aprēķiniem (Eionet, 2020).

21. gadsimta pirmajā desmitgadē bija vērojams ievērojams STRURA populāciju pieaugums un areāla paplašināšanās, kas novērota daudzviet Eiropā (Bashta, 2009; Tutiš et al., 2009; Bylicka et al., 2010; Vrezec and Mihelič, 2012). Šī tendence sakrīta ar STRURA populāciju palielināšanos Latvijā un mozaikveida ainavas apgūšanu ligzdošanai (Avotiņš jun., 2019). Lai gan precīzi populācijas pieauguma iemesli joprojām nav skaidri un, visticamāk, ir saistīti ar nezināmiem liela mēroga faktoriem, jāatzīmē, ka Latvijā sugas ievērojamā populācijas samazinājuma periods sakrīta ar sīko zīdītāju populācijas dinamikas apsīkumu (5. tabula). Es pieļauju, ka sīko zīdītāju relatīvajam skaitam, saduroties ar vispārējām biotopu pārmaiņām, ir izšķiroša nozīme STRURA populācijas samazināšanās procesā. Latvijā veiktā ekoloģisko nišu analīze liecina par spēcīgu STRURA atkarību no lieliem mežu masīviem, ko pārsvarā veido nobrieduši meži ar atsevišķiem atvērumiem (Avotiņš jun., 2019). Līdzīgas biotopu preferences šai sugai konstatētas arī citos reģionos (Sonerud, 1986; Löhmus, 2003; Tutiš et al., 2009). Neraugoties uz notiekošo areāla paplašināšanos Latvijā (Ķerus et al., 2021), kopējais STRURA populācijas apjoms samazinās (Eionet, 2020). Svarīgi ņemt vērā mežsaimniecības intensifikāciju, uz ko norāda koku vainagu seguma zudums, kas Latvijā pieaug, īpaši sugas aizsardzībai noteiktajās prioritārajās teritorijās (Avotiņš, 2022). Tas liecina par iespējamu saistību starp biotopu degradāciju mežsaimnieciskās darbības dēļ un STRURA populācijas samazināšanos Latvijā.

Daudzu mežā mītošo pūču sugu relatīvo populāciju skaita strauja samazināšanās, ņemot vērā to dzīvotņu preferences pārklāšanos ar galvenā medijuma

augstākā blīvuma biotopiem (Bowman et al., 2000; Carey and Harrington, 2001; Panzacchi et al., 2010; Suchomel et al., 2020), liecina par biotopu saglabāšanas nozīmi sugu aizsardzībā. Tā kā lielākā daļa mežos ligzdojošo pūču sugu ir arī dobumperētāji (Mikkola, 1983; Mebs and Scherzinger, 2000), ir svarīgi biotopu piemērotības analizē un aizsardzības plānošanā iekļaut arī dzeņus.

5.3. Dzīvotņu aizsardzība, aizsargājamās teritorijas un mežsaimniecība

Lai saprastu, kā un kur aizsargāt sugu, ir jāzina tās ekoloģiskā niša. Sugu izplatības modelēšana nodrošina jaudīgus rīkus ne tikai sugu izplatības prognozēšanai, bet arī to noteicošo faktoru skaidrošanai. Turklāt var ne tikai novērtēt biotopu piemērotību, bet arī noteikt biotopu plankumu relatīvās nozīmes aizsardzībā ranžējumu – pamatvajadzības aizsardzības plānošanā.

5.3.1. GLAPAS piemērs

Sugu izplatības modelēšana ar specializācijas un īpašas aizsardzības nepieciešamības novērtēšanu, kam seko teritoriju prioritāšu noteikšana un telpiskā pārklāšanās analīze, sastāv no kvantitatīvajā ekoloģijā un ĢIS analizē labi zināmiem rīkiem (atsauces tekstā iepriekš). Tomēr šie instrumenti reti tiek kombinēti biogeogrāfiskos un dabas aizsardzības pētījumos. GLAPAS piemērs pierāda, ka darba plūsmu var izmantot arī, ja ir mazs skaits zināmo sugas ligzdošanas vietu. Neskatoties uz to, metožu kopa spēj fiksēt ekoloģiski nozīmīgas sakarības, kā rezultātā var iegūt ticamu sugas izplatības karti, kuru tālāk apstrādāt.

Ir pieņemts uzskatīt, ka, analizējot putnu izplatību, visdrošākā informācija ir balstīta uz zināmajām ligzdu atrašanās vietām (Björklund et al., 2020). Tomēr šī informācija bieži vien ir mazskaitlīga vai tai piemīt citas telpiskās-statistiskas problēmas, piemēram, grupēšanās. Lai gan MaxEnt var labi darboties ar nelielu klātbūtnes vietu apjomu, telpisko problēmu risināšana bieži vien ietver filtrēšanu pēc nejaušības principa vai izmantojot savstarpējā novietojuma attālumus, kā rezultātā datu kopas var būt pārāk mazas, lai veiktu uzticamu analīzi. Lai atrisinātu šo problēmu, es ierosīnu iekļaut novērojumus, kurus var ticami attiecināt uz vairošanās un medību teritoriju, vienlaikus iekļaujot piepūles slāni (plašāku diskusiju sk. III publikācijā). Šāda pieeja var nebūt universāla, piemēram, tā var nesniegt apmierinošu rezultātu sugām, kas barojas tālu no ligzdošanas vietas, piemēram, jūras ērglim *Haliaeetus albicilla*, taču daži pētījumi liecina par nodrīgu rezultātu pat šādām sugām (Heuck et al., 2019). Tomēr lielākajai daļai sugu barošanās vietas atrodas tuvu ligzdošanas vietai – to ligzdošanas iecirknī, kā tas ir GLAPAS gadījumā (Strom and Sonerud, 2001).

Ekogeogrāfisko mainīgo un sugas klātbūtnes korelācijas, ko atklāja maksimālās entropijas analīze, saskan ar citos pētījumos konstatēto, sākot no vietas līdz ainavas mērogam. Vietas mērogā GLAPAS dod priekšroku slēgtiem mežiem (ko

veido egles boreo-nemorālajā reģionā), tomēr kā ligzdas koks biežāk sastopamas apses – dobumiem bagātākā koku ģints Holarktiskā (Sonerud, 1985; Mikkola, 1983; Mebs and Scherzinger, 2000; Pačenovský and Šotnár, 2010; Remm and Löhmus, 2011; Meller et al., 2017). Turklāt mani rezultāti par pozitīvu saistību ar lielāku koku DBH sakrīt ar būru pētījumiem (Baroni et al., 2020), un šādu koku lielā daudzuma nepieciešamība atbilst ikgadējai ligzdošanas vietas maiņai un vairākiem ziemas krātuvju dobumiem (Pačenovský and Šotnár, 2010; Valkama et al., 2014; Baroni et al., 2021, 2020). Plašāku diskusiju sk. III publikācijā.

Prognozētā sugas izplatības karte tika pārbaudīta lauka apstākļos un tika konstatēts, ka tā statistiski nozīmīgi prognozē GLAPAS klātbūtni, pat analizējot ar nepilnīgas konstatēšanas metodēm (Avotiņš jun., 2019). Tā kā sugu izplatības karte tika atzīta par uzticamu, to varēja izmantot turpmākajā analizē, nosakot teritoriju prioritātes aizsardzībai un novērtējot esošās aizsargājamās teritorijas.

5.3.2. Sugu-dzīvotņu un mežu aizsardzības izvērtējums

Šis darbs ir vērstis uz pūču aizsardzību, no kurām daudzas ir saistītas ar nobriedušiem, strukturāli bagātiem un mazāk apsaimniekotiem mežiem (GLAPAS (Sonerud, 1986; Strom and Sonerud, 2001; Ciach, 2005; Shurulinkov et al., 2007; Pačenovský and Šotnár, 2010; Baroni et al., 2021, 2020); AEGFUN (Sorbi, 1995; Hakkarainen et al., 1997; Ravussin et al., 2001; Laaksonen et al., 2004; Shurulinkov and Stoyanov, 2006; Hakkarainen et al., 2008; Santangeli et al., 2012; Brambilla et al., 2013) STRURA (Saurola, 1989; Löhmus, 2003; Tutiš et al., 2009; Bylicka et al., 2010); BUBBUB (Кумари, 1965; Гришанов, 2005; Фетисов, 2005; Lipsbergs, 2011)), savukārt citas sugas ir vairāk ģenerālisti, tām nav nepieciešama īpaša aizsardzība vai tās labāk var aizsargāt ar vispārīgu regulējumu mežsaimniecībā un lauksaimniecībā, izmantojot ainavas mikroelementu (bioloģiskās daudzveidības elementu, piemēram, saglabājamo koku, meža malu, mitrāju, krūmu puduru u. c.) saglabāšanu (Aschwanden et al., 2005; Avotiņš jun., 2019). Tā kā pūces ekoloģiski ir saistītas ar dzeņiem, analizēs iekļauti arī tie. Līdzīgi kā pūces, arī dažas dzeņu sugas ir spēcīgāk saistītas ar nobriedušiem, strukturāli bagātiem un mazāk apsaimniekotiem mežiem (DENLEU (Virkkala et al., 1993; Czeszczewik and Walankiewicz, 2006; Roberge et al., 2008; Kajtoch et al., 2013); DRYMIN (Olsson et al., 1992; Wiktander et al., 1992; Charman et al., 2010; Delhay et al., 2010); LEIMED (Kosiński, 2006; Müller et al., 2009; Delhay et al., 2010; Robles and Ciudad, 2012); PICTRI (Bütler et al., 2004b, 2004a; Fayt, 2004b; Wesołowski et al., 2005; Kajtoch et al., 2013)), nekā citas, kas Latvijā, šķiet, ir ģenerālisti un var tikt aizsargātas ar vispārīgo regulējumu (Bergmanis et al., 2021). Šis sugu kopums, neapšaubāmi, neaptver visas indikatorsugas mežos, taču tas aptver plašu meža tipu gradientu (no sausiem skujkoku līdz mitriem lapu koku mežiem) un toleranci pret malām un fragmentāciju, u.tml.. Turklāt šis sugu kopums aptver trīs no sešām Putnu direktīvas 1. pielikumā minētajām meža sugām, kas Eiropas līmenī ir nepietiekami pārstāvētas N2k (Van Der Sluis et al., 2016). Tāpēc šo sugu kopu uzskatu par nozīmīgu pūču

biotopu aizsardzības novērtēšanā Latvijā un tādu, kas spēj sniegt vismaz ieskatu bioloģiski vērtīgo mežu aizsardzības novērtēšanā Latvijā.

Efektīvas pārvaldības (Apostolopoulou and Pantis, 2009; Iojā et al., 2010; Grodzinska-Jurczak and Cent, 2011; Tsiafouli et al., 2013) un ekoloģiski un statistiski pamatotu teritoriju atlases piemērošanas trūkums dabas aizsardzības plānošanā (Moilanen and Arponen, 2011; Gruber et al., 2012) ir novedis pie tā, ka pastāv teritorijas, kurām piemīt augstas dabas vērtības, bet kurās nav vai ir nepietiekami pašreizējie aizsardzības pasākumi. Šāda situācija vērojama gan noteikto aizsargājamo teritoriju tīklā, gan ārpus tā, par ko liecina liels PS īpatsvars ārpus ĪADT vai N2k, kā arī lielas mežu platības šajos tīklos, kas nav atzītas par PS (8. tab., 7. att.). To varēja sagaidīt, jo lielākā daļa darbu ĪADT un N2k izveidē Latvijā tika veikta tieši pirms iestāšanās Eiropas Savienībā – 20. gadsimta beigās un 21. gadsimta sākumā (Račinskis, 2004; Opermanis et al., 2008), kad sugu izplatības modelēšanas metožu pieejamība bija ierobežota datoru resursu dēļ. Mani rezultāti liecina, ka piemērota meža apsaimniekošana PS būtu līdzīga dabas liegumam vai dabas rezervātam, vai pat pilnīgi aizliegta mežsaimniecība (8., 9. att.). Tas ir aktuāli ne tikai PS bez pašreizējās aizsardzības, bet arī N2k iekšienē, jo arī tur mežsaimnieciskā darbība turpinās un tās apjoms ik gadu pieaug, turklāt PS pieaugums ir straujāks nekā citos mežos gan N2k, gan ārpus tām (Avotiņš, 2022).

Bioloģiskās daudzveidības stratēģijā 2030. gadam ir izvirzīts mērķis nodrošināt tiesisko aizsardzību vismaz 30% ES zemes platības un stingru aizsardzību – 10% (European Commission, 2020). Ja ņem vērā tikai GLAPAS PS pievienošanu N2k, aizsargātais Latvijas platības īpatsvars būtu tikai nedaudz virs vidējā ES (Evans, 2012). Paplašinot šo pieeju nobriedušo mežu speciālistu sugu grupā (citas pūču un dzeņu sugas), aizsargājamo teritoriju paplašināšanai paredzēto teritoriju pārklājums sasniedz 37.5 % no Latvijas mežu platības, kas pārsniegtu EK noteiktos tiesiskās aizsardzības mērķus. Tomēr iepriekš publicētie zinātniskie ieteikumi paredz aizsargāt un apsaimniekot teritorijas bioloģiskās daudzveidības saglabāšanai vismaz 50 % sauszemes areāla (atšķirībā no iepriekš minētajiem 10 vai 30 %; Noss et al., 2012; Dinerstein et al., 2017; Baillie and Zhang, 2018; Watson et al., 2018; Müller et al., 2020).

Diemžēl dabas aizsardzība un zemes izmantošanas intensifikācija ir savstarpēji saistītas (Eyvindson et al., 2017; Moilanen un Kotiaho, 2018). Tas nozīmē, ka dažas esošo aizsargājamo teritoriju daļas var nākties izslēgt no aizsargājamo teritorijām, jo tās ir mazsvarīgas mežu bioloģiskajai daudzveidībai (piem., 8. tabula, 6. un 7. att.). Ideālā gadījumā aizsardzības plānošana ietver katras atsevišķas sugas apsvēršanu katrā ģeogrāfiskajā reģionā. Tomēr šāda pieeja bieži vien ir nepraktiska, jo tai nepieciešams daudz laika un resursu. Turklāt sabiedriskās zinātnes iniciatīvu progress visā pasaulē nav vienmērīgs, un starptautisko atlantu telpiskā izšķirtspēja parasti ir nepietiekama (Herrando et al., 2017). Lai risinātu šīs problēmas, iespējama alternatīva ir izmantot katrai ekosistēmai atlasītu lietussarga un bioloģiskās daudzveidības indikatorsugu (Caro, 2010;

Virkkala et al., 2022) kopu, kurām nereti ir pieejami detalizētāki atrašanās vietas dati vai tos var iegūt salīdzinoši izmaksu-efektīvi. Šis lietussarga sugas var papildināt ar ekosistēmām specializētajām sugām, līdzīgi tām, kas iekļautas Eiropas putnu uzskaišu padomes savvaļas putnu indikatoros (Gregory un Strien, 2010). Izmantojot lietussarga un indikatoru sugas, aizsardzības pasākumus var koncentrēt uz to, lai noteiktu vietas ar visaugstāko bioloģiskās daudzveidības vērtību, tādējādi nosakot prioritātes aizsardzības pasākumiem. No otras puses, specializētās sugas var sniegt vērtīgu informāciju par maksimāli pieļaujamo zemes izmantošanas intensifikāciju ārpus aizsargājamām teritorijām. Tomēr sugu izvēle šai funkcijai jāveic ļoti uzmanīgi, lai nodrošinātu, ka sugas patiešām nodrošina “lietussarga efektu” bioloģiskās daudzveidības saglabāšanā (Branton and Richardson, 2011; Breckheimer et al., 2014).

Visbeidzot, nobriedušu mežu saglabāšana ir nozīmīga ne tikai to sugu saglabāšanai, kuras ir izvēlētas kā aizsardzības mērķi, bet tiem piemīt arī augsta loma klimata pārmaiņu mazināšanā (Chen et al., 1995, 1993; Frey et al., 2016) un tiem veidotās aizsargājamās teritorijas samazina ietekmi uz sugu izplatības pārmaiņām klimata pārmaiņu kontekstā (Lehikoinen et al., 2018).

SECINĀJUMI

1. Pūcēm nozīmīgāko barības objektu – sīko zīdītāju – populācijām Latvijā bija raksturīgas skaita cikliskās svārstības 20. gs. beigās un 21. gs. sākumā. Tomēr kopš apmēram 2004. gada, cikliskums ir apstājies. Ticams, ka tam pamatā ir ģenerālistu plēsēju un intensīvās saimniecības spiediens, tomēr ir nepieciešami papildus pētījumi, lai to apstiprinātu.
2. GLAPAS, AEGFUN, STRALU un STRURA ligzdošanas sekmes (mazuļu skaits sekmīgā ligzdā) laika gaitā bija stabilas, tomēr vidēji zemākas nekā kaimiņvalstīs, līdzinoties vai esot zemākām par tām, kādas ir sīko zīdītāju depresijas gados boreālajā un boreo-nemorālajā reģionos. Šis rādītājs ASIOTU un BUBBUB ir laika gaitā samazinājies, tomēr vidēji līdzinās citiem reģioniem Eiropā. Ligzdošanas sekmju samazinājums laikā sakrīt ar sīko zīdītāju populācijas ciklu noplicināšanos.
3. Sugai ar visplašāko barības nišu – STRALU – relatīvais populācijas lielums pētījuma periodā nav mainījies un nav konstatētas atšķirības tendencēs starp periodiem ar izteiktiem un noplicinātiem sīko zīdītāju populāciju cikliem (salīdzināmie periodi). Nedaudz specializētākajai STRURA tika konstatēta izteikta un statistiski nozīmīga atšķirība starp salīdzināmajiem periodiem ar samazināšanos kopš ciklu izzušanas. Līdzīgu rezultātu uzrādīja ASIOTU, tomēr tas kļuva statistiski nozīmīgs tikai ar pēdējā perioda pagarināšanu līdz 2021. gadam. Vidēji specializētas sugas kā GLAPAS, AEGFUN un BUBBUB demonstrēja izteiktu populācijas relatīvā lieluma samazinājumu bez tiešas saistības ar sīko zīdītāju cikliem, ierosinot citu faktoru, piemēram, dzīvotņu piemērotības samazināšanās, ietekmi.
4. Izstrādātā un ar GLAPAS demonstrētā darba plūsma, kas iekļauj ekoloģiski nozīmīgu mainīgo atlasī, klātbūtnes vietu tīrīšanu un atlasī, dzīvotņu piemērotības analīzi un vietu prioritizēšanu aizsardzībai, ir pierādīta kā nozīmīgs rīks sugas aizsardzības stāvokļa novērtēšanai. Iegūtie rezultāti pirmo reizi Latvijā (un Baltijas valstīs) sniedz kvantitatīvu GLAPAS nozīmīgo dzīvotņu raksturojumu, norādot sugas augsto atkarību no nobriedušiem un mazāk saimnieciskās darbības ietekmētiem mežiem, tādā veidā sniedzot papildus liecības par sugas nozīmi kā lietussarg-sugai dabas aizsardzībā. ĪADT un N2k robu analīze atklāja, ka vairums GLAPAS PS Latvijā šobrīd nav aizsargātas. Turklāt daudzas PS esošajā ĪADT un N2k ir nepietiekoši aizsargātas, jo atbilstošās funkcionālās zonas nenodrošina pietiekošus mežizstrādes ierobežojumus. GLAPAS PS pievienošana ĪADT vai N2k tīklam palielinātu to platību līdz, attiecīgi, 26,3% un 19,6% no valsts platības, kas ir mazāk par EK noteikto Bioloģiskās daudzveidības stratēģijā.
5. Darba plūsmas pielietošanas Latvijā regulāri ligzdojošo pūču un dzeņu sugām rezultāti liecina, ka visu identificēto PS aizsardzība būtu efektīvāka

šo bioloģiskās daudzveidības indikatorsugu aizsardzībā nekā esošās ĪADT un N2k. Visu PS aizsardzība nodrošinātu aizsardzību 37,5% mežu Latvijā, no kuriem 33,5% atrodas ārpus N2k. Vienlaikus ar N2k paplašināšanu, ir iespējama arī atsevišķu vietu izslēgšana no aizsardzības, jo 37,5% no mežiem N2k nav nevienas analizētās sugas PS.

PATEICĪBAS

Vispirms es vēlos pateikties savam darba vadītājam *Dr. biol.*, asoc. prof. Aināram Auniņam par neizmērojamo pacietību, vadot, atbalstot un izglītojot mani.

Vēlos pateikties Latvijas gredzenošanas centram un visiem brīvprātīgajiem gredzenotājiem par gredzenošanas datu pieejamību, īpaši A. Avotiņam (sen.), J. Lipsbergam, A. Kalvānam, G. Grandānam, O. Keišam, V. Boļšakovam, T. Ķerim, J. Jankavam, A. Freibergam, P. Daknim. Pateicos arī dabas novērojumu portāla vadības komandai un brīvprātīgajiem sabiedrības zinātniekiem, kas ziņo par pūču novērojumiem un ligzdošanas rezultātiem.

Pateicos visiem pūču pētniekiem (īpaši A. Avotiņam (sen.), G. Grandānam, U. Ļoļānam, V. Ignatjevam) par dališanos ar datiem un plēsīgo putnu fona monitoringa shēmas dalībniekiem par valsts mēroga datu sniegšanu par plēsīgo putnu un pūču populācijām.

Esmu pateicīgs cilvēkiem, kas man sniedza pūču barības atlieku materiālus: I. Baugam, U. Bergmanim, P. Daknim, K. Funtam, M. Funtai, G. Grandānam, V. Ignatjevam, I. Jakovļevam, O. Keišam, J. Ķuzem, U. Ļoļānam, I. Mārdegai, M. Mednei, J. Priedniekam, E. Račinskim, R. Reķmanim, M. Rozenfeldei, M. Strazdam, D. Ūlandam, M. Zilgalvim. Un vēl vairāk tiem, kas palīdzēja to šķetināšanā: L. Dambenieci, V. Ignatjevam, M. Rozenfeldei, D. Ūlandam, M. Zilgalvim.

Paldies A. Pupilai, G. Donei, G. Grandānam un U. Bergmanim par dališanos ar vēsturisko siko zīdītāju monitoringa datiem un transektu atrašanās vietām.

Siko zīdītāju monitoringu 1991. – 2011. gadā finansēja Teiču valsts rezervāta administrācija un Dabas aizsardzības pārvalde. Pūču monitoringu 1991.–2007. gadā daļēji finansēja Teiču valsts rezervāta administrācija un Dabas aizsardzības pārvalde, 2007.–2009. gadā – Latvijas vides, ģeoloģijas un meteoroloģijas centrs, bet kopš 2014. gada to finansē Dabas aizsardzības pārvalde. Lielāko daļu pūču barības atlieku analīzes un siko zīdītāju monitoringu 2016. gadā finansēja Latvijas vides aizsardzības fonda administrācija (1-08/158/2016).

Vēlos pateikties Dabas aizsardzības pārvaldei, Valsts meža dienestam, Lauku atbalsta dienestam un Latvijas Ģeotelpiskās informācijas aģentūrai par ģeotelpisko datu nodrošināšanu vides mainīgo lielumu sagatavošanai. Ekoģeogrāfiskie mainīgie tika izveidoti Dabas aizsardzības pārvaldes finansētā pūču aizsardzības plāna Latvijā ietvaros. Datu analīze un rezultātu interpretācija tika veikta valsts pētījumu programmas projekta “Latvijas ekosistēmu vērtība un tās dinamika klimata ietekmē” ietvaros.

REFERENCES / IZMANTOTĀ LITERATŪRA

- Anderson, R. P., Lew, D., Peterson, A. T., 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162, 211–232. doi:10.1016/S0304-3800(02)00349-6
- Angelstam, P., Bush, T., Manton, M., 2023. Challenges and Solutions for Forest Biodiversity Conservation in Sweden: Assessment of Policy, Implementation Outputs, and Consequences. *Land* 12. doi:10.3390/land12051098
- Angelstam, P., Mikusinski, G., 1994. Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest – a review. *Ann. Zool. Fennici* 31, 157–172.
- Apostolopoulou, E., Pantis, J. D., 2009. Conceptual gaps in the national strategy for the implementation of the European Natura 2000 conservation policy in Greece. *Biological Conservation* 142, 221–237. doi:10.1016/j.biocon.2008.10.021
- Aschwanden, J., Birrer, S., Jenni, L., 2005. Are ecological compensation areas attractive hunting sites for common kestrels (*Falco tinnunculus*) and long-eared owls (*Asio otus*)? *Journal of Ornithology* 146, 279–286. doi:10.1007/s10336-005-0090-9
- Avotins, A., 2022. Modelling Owl and Woodpecker Habitat Suitability to Evaluate Forest Conservation in Latvia, in: 11th International Conference on Biodiversity Research. Daugavpils University Academic Press “Saule,” Daugavpils, p. 17.
- Avotins, A., 2019. When is it going to be enough? The Owl perspective for Latvian Woodlands, in: *Problems in Biodiversity Conservation in the Baltic Forests and Possible Solution*. Riga, Latvia.
- Avotiņš, A., 2019. Aizsargājāmās dabas teritorijas, mežsaimniecības aprobežojumi un Aichi biodaudzveidības mērķi mežos: trūkumi dabas teritorijās un iespējas valsts limeņa plānošanā ar dzīvotņu piemērotības modelēšanu, in: 77th International Scientific Conference of the University of Latvia. Riga, Latvia.
- Avotiņš, A., 2018. Priority sites for forest dwelling owl protection: evaluation of habitat suitability, in: *Forestry and Biodiversity: International Perspectives on Trade-Offs, Problems and Solutions*. Riga, Latvia.
- Avotins, A., Aunins, A., 2018. Factors prevailing distribution of Eurasian Pygmy Owl and setting conservation priorities in Latvia, in: 5th European Congress of Conservation Biology. Jyväskylä, Finland.
- Avotins, A., Avotins sen., A., Ķerus, V., Aunins, A., 2023a. Numerical Response of Owls to the Dampening of Small Mammal Population Cycles in Latvia. *Life* 13. doi:10.3390/life13020572
- Avotins, A., Bergmanis, M., Priednieks, J., Ķerus, V., Aunins, A., 2023b. Distribution modelling of owls and woodpeckers to evaluate forest conservation in Latvia, in: 81st International Scientific Conference on the University of Latvia. Riga, Latvia.
- Avotins, A., Kerus, V., Aunins, A., 2022a. National scale habitat suitability analysis to evaluate and improve conservation areas for a mature forest specialist species. *Global Ecology and Conservation* 38. doi:10.1016/j.gecco.2022.e02218
- Avotins, A., Ķerus, V., Auniņš, A., 2022b. Ecogeographical variable dataset for species distribution modelling, describing forest landscape in Latvia, 2017. Data in Brief 108509. doi:10.17632/228vzwyth.1

- Avotins, A., Priednieks, J., Bergmanis, M., Aunins, A., 2022c. Modelling Owl and Woodpecker habitat suitability to evaluate forest conservation in Latvia, in: 11th International Conference on Biodiversity Research. Daugavpils, Latvia.
- Avotiņš, A., Reihmanis, J., 2020. Plēsīgo putnu monitorings. Latvijas Ornitoloģijas biedrība.
- Avotins, A., Vinogradovs, I., Aunins, A., 2023c. Observed and modelled species distribution and population size: challenges and gains, in: 81st International Scientific Conference of the University of Latvia. Riga, Latvia.
- Avotiņš jun., A., 2019. Apodziņa *Glaucidium passerinum*, bikšainā apoga *Aegolius funereus*, meža pūces *Strix aluco*, urālpūces *Strix uralensis*, ausainās pūces *Asio otus* un ūpja *Bubo bubo* aizsardzības plāns plāns. Rīga.
- Avotiņš jun., A., 2018. Apodziņa *Glaucidium passerinum* sastopamību noteicošie faktori un aizsardzībai prioritārās teritorijas, in: 76th International Conference of the University of Latvia. University of Latvia, Riga.
- Avotiņš sen., A., 2000. Tawny owl's territory occupancy in Eastern Latvia. *Bird Numbers* 1995 13.1–2, 167–163.
- Avotiņš sen., A., 1999a. Owl census in sample plots near Metriena and Laudona, Eastern Latvia. *Bird Census News* 12, 52–62.
- Avotiņš sen., A., 1999b. Pūču uzskaites. Latvijas Ornitoloģijas biedrība, Rīga.
- Avotiņš sen., A., 1996. Changes of number and structure in population of Tawny Owl (*Strix aluco*) in sample plots at Eastern Latvia (1990–1994). *Populationsokologie Greifvogel- und Eulenarten* 3, 377–386.
- Avotiņš sen., A., 1991. Mākslīgās ligzdvietas pūcēm. *Mežs* 12, 8–9.
- Avotiņš sen., A., 1990a. Pūču uzskaites parauglaukumā Pļaviņu apkārtnē. *Putni dabā* 3, 154–155.
- Avotiņš sen., A., 1990b. Pūčveidīgo uzskaitē ar provocēšanu. *Putni dabā* 3, 159–168.
- Avotiņš sen., A., 1989. Pūčveidīgo putnu (*Strigiformes*) piesaistīšana mākslīgajās ligzdvietās Latvijā. Latvija Valsts universitāte.
- Avotiņš sen., A., Graubics, G., Ķemlers, A., Krēsliņš, V., Ķuze, J., Ļoļans, U., 1999. Number and breeding densities of owls in Latvia: studies in sample plots. *Vogelwelt* 120, 333–337.
- Avotiņš sen., A., Ķemlers, A., 1993. Monitoring of Owls in Latvia. *The Ring* 15, 104–114.
- Baillie, J., Zhang, Y.P., 2018. Space for nature. *Science* 361, 1051. doi:10.1126/science.aau1397
- Balčiauskas, L., 2006. Small mammal communities in the fragmented landscape in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 16, 130–136. doi:10.1080/13921657.2006.10512721
- Balčiauskas, L., Balčiauskienė, L., 2022a. Small Mammal Diversity Changes in a Baltic Country, 1975–2021: A Review. *Life* 12, 1887.
- Balčiauskas, L., Balčiauskienė, L., 2022b. Long-term changes in a small mammal community in a temperate zone meadow subject to seasonal floods and habitat transformation. *Integrative Zoology* 17, 443–455. doi:10.1111/1749-4877.12571
- Balčiauskas, L., Čepukienė, A., Balčiauskienė, L., 2017. Small mammal community response to early meadow–forest succession. *Forest Ecosystems* 4. doi:10.1186/s40663-017-0099-6
- Balčiauskienė, L., Jovaišas, A., Naruševičius, V., Petraška, A., Skuja, S., 2006. Diet of Tawny Owl (*Strix aluco*) and Long-Eared Owl (*Asio otus*) in Lithuania as Found from Pellets. *Acta Zoologica Lithuanica* 16, 37–45. doi:10.1080/13921657.2006.10512708

- Baroni, D., Korpimäki, E., Selonen, V., Laaksonen, T., 2020. Tree cavity abundance and beyond: Nesting and food storing sites of the pygmy owl in managed boreal forests. *Forest Ecology and Management* 460, 117818. doi:10.1016/j.foreco.2019.117818
- Baroni, D., Masoero, G., Korpimäki, E., Morosinotto, C., Laaksonen, T., 2021. Habitat choice of a secondary cavity user indicates higher avoidance of disturbed habitat during breeding than during food-hoarding. *Forest Ecology and Management* 483, 118925. doi:10.1016/j.foreco.2021.118925
- Bashta, A.-T., 2009. Ural owl *Strix uralensis* population dynamics and range expansion in western Ukraine. *Ardea* 97, 483–487.
- Bergmanis, M., Priednieks, J., Avotiņš, A., Priedniece, I., 2021. Mazā dzeņa *Dryobates minor*, vidējā dzeņa *Leiopicus medius*, baltmugurdzeņa *Dendrocopos leucotos*, dižraibā dzeņa *Dendrocopos major*, trīspirkstu dzeņa *Picoides tridactylus*, melnās dzilnas *Dryocopus martius* un pelēkās dzilnas *Picus canus* aizsardzības plāns. Rīga.
- Birrer, S., 2009. Synthesis of 312 studies on the diet of the Long-eared Owl *Asio otus*. *Ardea* 97, 615–624. doi:10.5253/078.097.0430
- Björklund, H., Parkkinen, A., Hakkarinen, T., Heikkinen, R. K., Virkkala, R., Lensu, A., 2020. Predicting valuable forest habitats using an indicator species for biodiversity. *Biological Conservation* 249, 108682. doi:10.1016/j.biocon.2020.108682
- Bobiec, A., Gutowski, J. M., Laudenslayer, W. F., Pawlaczyk, P., Zub, K., 2005. The afterlife of a tree. WWF Polska, Białystok, Poland.
- Bowman, J. C., Sleep, D., Forbes, G. J., Edwards, M., 2000. The association of small mammals with coarse woody debris at log and stand scales. *Forest Ecology and Management* 129, 119–124. doi:10.1016/S0378-1127(99)00152-8
- Brambilla, M., Bassi, E., Bergero, V., Casale, F., Chemollo, M., et al., 2013. Modelling distribution and potential overlap between Boreal Owl *Aegolius funereus* and Black Woodpecker *Dryocopus martius* implications for management and monitoring plans. *Bird Conservation International* 23, 502–511. doi:10.1021/acssynbio.5b00075
- Branton, M., Richardson, J.S., 2011. Assessing the Value of the Umbrella-Species Concept for Conservation Planning with Meta-Analysis. *Conservation Biology* 25, 9–20. doi:10.1111/j.1523-1739.2010.01606.x
- Breckheimer, I., Haddad, N. M., Morris, W. F., Trainor, A. M., Fields, W. R., et al., 2014. Defining and Evaluating the Umbrella Species Concept for Conserving and Restoring Landscape Connectivity. *Conservation Biology* 28, 1584–1593. doi:10.1111/cobi.12362
- Brommer, J. E., Karell, P., Pietiäinen, H., 2004. Supplementary fed Ural owls increase their reproductive output with a one year time lag. *Oecologia* 139, 354–358. doi:10.1007/s00442-004-1528-0
- Brommer, J. E., Pietiäinen, H., Ahola, K., Karell, P., et al., 2010. The return of the vole cycle in southern Finland refutes the generality of the loss of cycles through “climatic forcing.” *Global Change Biology* 16, 577–586. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02012.x
- Brommer, J. E., Pietiäinen, H., Kolunen, H., 2002. Reproduction and survival in a variable environment: Ural owls (*Strix uralensis*) and the three-year vole cycle. *The Auk* 119, 544–550. doi:10.1642/0004-8038(2002)119[0544:RASIAY]2.0.CO;2
- Brommer, J. E., Pietiäinen, H., Kolunen, H., 1998. The effect of age at first breeding on Ural owl lifetime reproductive success and fitness under cyclic food conditions. *Journal of Animal Ecology* 67, 248–258.

- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., et al., 2004. Advanced Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations. Oxford University Press.
- Butet, A., Leroux, A. B. A., 2001. Effects of agriculture development on vole dynamics and conservation of Montagu's harrier in western French wetlands. *Biological Conservation* 100, 289–295. doi:10.1016/S0006-3207(01)00033-7
- Bütler, R., Angelstam, P., Ekelund, P., Schlaepfer, R., 2004a. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological Conservation* 119, 305–318. doi:10.1016/j.biocon.2003.11.014
- Bütler, R., Angelstam, P., Schlaepfer, R., 2004b. Quantitative Snag Targets for the Three-Toed Woodpecker *Picoides tridactylus*. *Ecological Bulletins* 219–232.
- Bylicka, M., Kajtoch, Ł., Figarski, T., 2010. Habitat and Landscape Characteristics Affecting the Occurrence of Ural Owls *Strix uralensis* in an Agroforestry Mosaic. *Acta Ornithologica* 45, 33–42. doi:10.3161/000164510X516065
- Campioni, L., Delgado, M. del M., Lourenço, R., Bastianelli, G., Fernández, N., Penteriani, V., 2013. Individual and spatio-temporal variations in the home range behaviour of a long-lived, territorial species. *Oecologia* 172, 371–385. doi:10.1007/s00442-012-2493-7
- Carey, A. B., Harrington, C. A., 2001. Small mammals in young forests: Implications for management for sustainability. *Forest Ecology and Management* 154, 289–309. doi:10.1016/S0378-1127(00)00638-1
- Carey, A. B., Johnson, M. L., 1995. Small Mammals in Managed, Naturally Young, and Old-Growth Forests. *Ecological Applications* 5, 336–352.
- Caro, T., 2010. Conservation by proxy: indicator, umbrella, keystone, flagship, and other surrogate species. Island Press, Washington, DC.
- Charman, E. C., Smith, K. W., Gruar, D. J., Dodd, S., Grice, P. V., 2010. Characteristics of woods used recently and historically by Lesser Spotted Woodpeckers *Dendrocopos minor* in England. *Ibis* 152, 543–555.
- Chen, J., Franklin, J. F., Spies, T. A., 1995. Growing-Season Microclimatic Gradients from Clearcut Edges into Old-Growth Douglas-Fir Forests. *Ecological Applications* 5, 74–86.
- Chen, J., Franklin, J. F., Spies, T. A., 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 63, 219–237. doi:10.1016/0168-1923(93)90061-L
- Ciach, M., 2005. Abundance and distribution patterns of owls in Pieniny National Park, Southern Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia* 48, 21–33. doi:10.3409/173491505783995680
- Czeszczewik, D., 2009. Marginal differences between random plots and plots used by foraging White-backed Woodpeckers demonstrates supreme primeval quality of the Białowieża National Park, Poland. *Ornis Fennica* 86, 30–37.
- Czeszczewik, D., Walankiewicz, W., 2006. Logging affects the white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* distribution in the Białowieża Forest. *Annales Zoologici Fennici* 43, 221–227.
- Delhaye, L., Monticelli, D., Lehaire, F., Rondeux, J., Classens, H., 2010. Fine-scale habitat selection by two specialist Woodpeckers occurring in beech and oak-dominated forests in Southern Belgium. *Ardeola* 57, 339–362.
- Dénes, F. V., Silveira, L. F., Beissinger, S. R., 2015. Estimating abundance of unmarked animal populations: Accounting for imperfect detection and other sources of zero inflation. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 543–556. doi:10.1111/2041-210X.12333

- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N. D., et al., 2017. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *BioScience* 67, 534–545. doi:10.1093/biosci/bix014
- Donald, P. F., Sanderson, F. J., Burfield, I. J., Bierman, S. M., Gregory, R. D., Waliczky, Z., 2007. International conservation policy delivers benefits for birds in Europe. *Science* 317, 810–813. doi:10.1126/science.1146002
- Duncan, P., 1983. Determinants of the Use of Habitat by Horses in a Mediterranean Wetland. *Journal of Animal Ecology* 52, 93–109. doi:10.2307/4590
- Ecke, F., Löfgren, O., Sörlin, D., 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology* 39, 781–792. doi:10.1046/j.1365-2664.2002.00759.x
- Eionet, 2020. Bird population status and trends at the EU and Member State levels 2013–2018 [WWW Document]. Article 12 web tool on population status and trends of birds under Article 12 of the Birds Directive. <https://nature-art12.eionet.europa.eu/article12/>
- 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. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- European Commission, 2020. EU Biodiversity Strategy for 2030, Communication from the Commission to the European Parliament, the Council, the European Economic and Social Committee and the Committee of the Regions. Brussels.
- Evans, D., 2012. Building the European Union's Natura 2000 network. *Nature Conservation* 1, 11–26. doi:10.3897/natureconservation.1.1808
- Eyvindson, K., Repo, A., Mönkkönen, M., 2017. Mitigating forest biodiversity and ecosystem service losses in the era of bio-based economy. *Forest Policy and Economics* 92, 119–127. doi:10.1016/j.forpol.2018.04.009
- Fayt, P., 2004a. Old-Growth Boreal Forests , Three-Toed Woodpeckers and Saproxyllic Beetles : The Importance of Landscape Management History on Local Consumer-Resource Dynamics. *Ecological Bulletins* 51, 249–258.
- Fayt, P., 2004b. Old-Growth Boreal Forests, Three-Toed Woodpeckers and Saproxyllic Beetles: The Importance of Landscape Management History on Local Consumer-Resource Dynamics. *Ecological Bulletins* 249–258.
- Frafjord, K., 2022. Population dynamics of an island population of water voles *Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758) with one major predator, the eagle owl *Bubo bubo* (Linnaeus, 1758), in northern Norway. *Polar Biology* 45, 1–12. doi:10.1007/s00300-021-02964-8
- Frey, S. J. K., Hadley, A. S., Johnson, S. L., Schulze, M., Jones, J. A., Betts, M. G., 2016. Spatial models reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. *Science Advances* 2, e1501392–e1501392. doi:10.1126/sciadv.1501392
- Galeotti, P., Tavecchia, G., Bonetti, A., 1997. Home-range and habitat use of Long-eared owls in open farmland (Po plain, Northern Italy), in relation to prey availability. *Journal of Wildlife Research* 2, 137–145.
- Glue, D., 1977. Breeding biology of Long-eared Owls. *British Birds* 318–331.
- Glue, D., Nilsson, I. N., 1997. Long-eared Owl *Asio otus*, in: Hagemeyer, E. J. M., Blair, M. J. (Eds.), *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*. T & A. D. Poyser, London.

- Glue, D. E., Hammond, G. J., 1974. Feeding ecology of the Long-eared Owl in Britain and Ireland. *British Birds* 67, 361–369.
- Gomes, V. H. F., Jff, S. D., Raes, N., Amaral, I. L., Salomão, R. P., et al., 2018. Species Distribution Modelling: Contrasting presence-only models with plot abundance data. *Scientific Reports* 8, 1003. doi:10.1038/s41598-017-18927-1
- Goszczynski, J., Jablonski, P., Lesiński, G., Romanowski, J., 1993. Variation in diet of tawny owl *Strix aluco* L. along an urbanization gradient. *Acta Ornithologica* 27, 113–123.
- Graham, C., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C., Peterson, A., 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 497–503. doi:10.1016/j.tree.2004.07.006
- Grašytė, G., Rumbutis, S., Dagys, M., Treinys, R., 2016. Breeding Performance, Apparent Survival, Nesting Location and Diet in a Local Population of the Tawny Owl *Strix aluco* in Central Lithuania Over the Long-Term. *Acta Ornithologica* 51, 163–174. doi:10.3161/00016454ao2016.51.2.003
- Gregory, R. D., Strien, A. van, 2010. Wild Bird Indicators: Using Composite Population Trends of Birds as Measures of Environmental Health. *Ornithological Science* 9, 3–22. doi:10.2326/osj.9.3
- Grodzinska-Jurczak, M., Cent, J., 2011. Expansion of nature conservation areas: Problems with natura 2000 implementation in Poland? *Environmental Management* 47, 11–27. doi:10.1007/s00267-010-9583-2
- Gruber, B., Evans, D., Henle, K., Bauch, B., Schmeller, D. S., et al., 2012. “Mind the gap!” – How well does Natura 2000 cover species of European interest? *Nature Conservation* 3, 45–63. doi:10.3897/natureconservation.3.3732
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., et al., 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16, 1424–1435. doi:10.1111/ele.12189
- Gutzat, F., Dormann, C. F., 2020. Exploration of Concerns about the Evidence-Based Guideline Approach in Conservation Management: Hints from Medical Practice. *Environmental Management* 66, 435–449. doi:10.1007/s00267-020-01312-6
- Hakkarainen, H., Koivunen, V., Korpimäki, E., 1997. Reproductive success and parental effort of Tengmalm’s owls: Effects of spatial and temporal variation in habitat quality. *Écoscience* 4, 35–42. doi:10.1080/11956860.1997.11682374
- Hakkarainen, H., Korpimäki, E., Koivunen, V., Ydenberg, R., 2002. Survival of male Tengmalm’s owls under temporally varying food conditions. *Oecologia* 131, 83–88. doi:10.1007/s00442-001-0865-5
- Hakkarainen, H., Korpimäki, E., Laaksonen, T., Nikula, A., Suorsa, P., 2008. Survival of male Tengmalm’s owls increases with cover of old forest in their territory. *Oecologia* 155, 479–486. doi:10.1007/s00442-007-0929-2
- Hanski, I., Hansson, L., Henttonen, H., 1991. Specialist predator, generalist predator, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology* 60, 353–367.
- Hanski, I., Henttonen, H., 1996. Predation on Competing Rodent Species: A Simple Explanation of Complex Patterns. *The Journal of Animal Ecology* 65, 220. doi:10.2307/5725
- Hanski, I., Korpimäki, E., 1995. Microtine Rodent Dynamics in Northern Europe: Parameterized Models for the Predator-Prey Interaction. *Ecology* 76, 840–850.
- Hansson, L., Henttonen, H., 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 67, 394–402. doi:10.1007/BF00384946

- Heisler, L. M., Somers, C. M., Poulin, R. G., 2016. Owl pellets: a more effective alternative to conventional trapping for broad-scale studies of small mammal communities. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 96–103. doi:10.1111/2041-210X.12454
- Henttonen, H., Gilg, O., Ims, R. A., Korpimäki, E., Yoccoz, N. G., 2017. Ilkka Hanski and small mammals: From shrew metapopulations to vole and lemming cycles. *Annales Zoologici Fennici* 54, 153–162. doi:10.5735/086.054.0114
- Herrando, S., Keller, V., Voříšek, P., Kipson, M., Franch, M., et al., 2017. High resolution maps for the second European Breeding Bird Atlas: a first provision of standardised data and pilot modelled maps. *Vogelwelt* 137, 33–41.
- Heuck, C., Herrmann, C., Levers, C., Leitão, P. J., Krone, O., et al., 2019. Wind turbines in high quality habitat cause disproportionate increases in collision mortality of the white-tailed eagle. *Biological Conservation* 236, 44–51. doi:10.1016/j.biocon.2019.05.018
- Hoffmann, S., 2022. Challenges and opportunities of area-based conservation in reaching biodiversity and sustainability goals. *Biodiversity and Conservation* 31, 325–352. doi:10.1007/s10531-021-02340-2
- Holt, D. W., 1997. The Long-eared Owl (*Asio otus*) and forest management: a review of the literature. *J. Raptor Res.* 31, 175–186.
- Hunter, R. F., 1962. Hill Sheep and their Pasture : A Study of Sheep-Grazing in South-East Scotland. *Journal of Ecology* 50, 651–680.
- Huntley, B., Green, R. E., Collingham, Y. C., Willis S. G., 2007. A climatic atlas of European breeding birds. Durham University, The RSPB and Lynx Edicions, Barcelona.
- Ims, R. A., Henden, J. A., Killengreen, S. T., 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 79–86. doi:10.1016/j.tree.2007.10.010
- Iojă, C. I., Pâtroescu, M., Rozyłowicz, L., Popescu, V. D., Vergheleț, M., et al., 2010. The efficacy of Romania's protected areas network in conserving biodiversity. *Biological Conservation* 143, 2468–2476. doi:10.1016/j.biocon.2010.06.013
- Jäderholm, K., 1987. Diets of the Tengalm's Owl *Aegolius funereus* and the Ural Owl *Strix uralensis* in Central Finland. *Ornis Fennica* 64, 149–153.
- Jantke, K., Schlepner, C., Schneider, U. A., 2011. Gap analysis of European wetland species: Priority regions for expanding the Natura 2000 network. *Biodiversity and Conservation* 20, 581–605. doi:10.1007/s10531-010-9968-9
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., Zub, K., Andrzej, L., Bystrowski, C., 1994. Resource Use by Tawny Owls *Strix aluco* in Relation to Rodent Fluctuations in Białowieża National Park, Poland. *Journal of Avian Biology* 25, 308–318.
- Kajtoch, L., Figarski, T., Pełka, J., 2013. The role of forest structural elements in determining the occurrence of two specialist woodpecker species in the Carpathians, Poland. *Ornis Fennica* 90, 23–40.
- Kallimanis, A., Touloumis, K., Tzanopoulos, J., Mazaris, A., Apostolopoulou, E., et al., 2015. Vegetation coverage change in the EU: patterns inside and outside Natura 2000 protected areas. *Biodiversity and Conservation* 24, 579–591. doi:10.1007/s10531-014-0837-9
- Karell, P., Ahola, K., Karstinen, T., Valkama, J., Brommer, J. E., 2011. Climate change drives microevolution in a wild bird. *Nature communications* 2, 208. doi:10.1038/ncomms1213
- Karell, P., Ahola, K., Karstinen, T., Zolei, A., Brommer, J. E., 2009. Population dynamics in a cyclic environment: Consequences of cyclic food abundance on tawny owl reproduction and survival. *Journal of Animal Ecology* 78, 1050–1062. doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01563.x

- Karell, P., Kontiainen, P., Pietiäinen, H., Siitari, H., Brommer, J. E., 2008a. Maternal effects on offspring Igs and egg size in relation to natural and experimentally improved food supply. *Functional Ecology* 22, 682–690. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01425.x
- Karell, P., Pietiäinen, H., Siitari, H., Pihlaja, T., Kontiainen, P., Brommer, J. E., 2008b. Parental allocation of additional food to own health and offspring growth in a variable environment. *Canadian Journal of Zoology* 87, 8–19. doi:10.1139/Z08-133
- Kausrud, K. L., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J. O., Østbye, E., et al., 2008. Linking climate change to lemming cycles. *Nature* 456, 93–97. doi:10.1038/nature07442
- Keller, V., Herrando, S., Voříšek, P., Franch, M., Kipson, M., et al., 2020. European Breeding Bird Atlas 2: Distribution, Abundance and Change. European Bird Census Council & Lynx Edicions, Barcelona.
- Ķerus, V., Dekants, A., Auniņš, A., Mārdega, I., 2021. Latvijas ligzdojošo putnu atlanti 1980–2017. Latvijas Ornitoloģijas biedrība, Rīga.
- Kéry, M., 2011. Towards the modelling of true species distributions. *Journal of Biogeography* 38, 617–618. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02487.x
- Kéry, M., Royle, J. A., 2016. Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS, Applied Hierarchical Modeling in Ecology. Academic Press, Elsevier. doi:10.1016/B978-0-12-801378-6.01001-8
- Kéry, M., Royle, J. A., Schmid, H., 2008. Importance of sampling design and analysis in animal population studies: A comment on Sergio et al. *Journal of Applied Ecology* 45, 981–986. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01421.x
- Kontiainen, P., Pietiäinen, H., Huttunen, K., Karell, P., Kolunen, H., Brommer, J. E., 2009. Aggressive ural owl mothers recruit more offspring. *Behavioral Ecology* 20, 789–796. doi:10.1093/beheco/arp062
- Korpimäki, E., 1992a. Diet Composition, Prey Choice, and Breeding Success of Long-Eared Owls – Effects of Multiannual Fluctuations in Food Abundance. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 70, 2373–2381.
- Korpimäki, E., 1992b. Population dynamics of Fennoscandian owls in relation to wintering conditions and between-year fluctuations of food, in: *The Ecology and Conservation of European Owls*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, pp. 1–10.
- Korpimäki, E., 1987. Clutch Size, Breeding Success and Brood Size Experiments in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: A Test of Hypotheses. *Ornis Scandinavica* 18, 277–284.
- Korpimäki, E., 1981. On the ecology and biology of Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*) in Southern Ostrobothnia and Suomenselkä, western Finland. *Acta Univ. Ouluensis Ser. A. Sci. Rerum Nat.*
- Korpimäki, E., Hakkarainen, H., 2012. *The boreal owl: ecology, behaviour, and conservation of a forest-dwelling predator*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Korpimäki, E., Hakkarainen, H., 1991. Fluctuating food supply affects the clutch size of Tengmalm's owl independent of laying date. *Oecologia* 85, 543–552. doi:10.1007/BF00323767
- Korpimäki, E., Huhtala, K., Sulkava, S., 1990. Does the Year-To-Year Variation in the Diet of Eagle and Ural Owls Support the Alternative Prey Hypothesis? *Oikos* 58, 47–54. doi:10.2307/3565359
- Korpimäki, E., Sulkava, S., 1987. Diet and breeding performance of Ural Owl *Strix uralensis* under fluctuating food conditions. *Ornis Fennica* 64, 57–66.

- Kosiński, Z., 2006. Factors affecting the occurrence of middle spotted and great spotted woodpeckers in deciduous forests – a case study from Poland. *Annales Botanici Fennici* 43, 198–210.
- Laaksonen, T., Hakkarainen, H., Korpimäki, E., 2004. Lifetime reproduction of a forest-dwelling owl increases with age and area of forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271, 461–464. doi:10.1098/rsbl.2004.0221
- Lahti, E., 1972. Nest sites and nesting habitats of the Ural owl (*Strix uralensis*) in Finland during the period 1870-1969. *Ornis Fennica* 49, 91–97.
- Lambin, X., Bretagnolle, V., Yoccoz, N. G., 2006. Vole Population Cycles in Northern and Southern Europe: Is There a Need for Different Explanations for Single Pattern? *Journal of Animal Ecology* 75, 340–349.
- Lehikoinen, A., Ranta, E., Pietiäinen, H., Byholm, P., Saurola, P., et al., 2011. The impact of climate and cyclic food abundance on the timing of breeding and brood size in four boreal owl species. *Oecologia* 165, 349–355. doi:10.1007/s00442-010-1730-1
- Lehikoinen, P., Santangeli, A., Jaatinen, K., Rajasärkkä, A., Lehikoinen, A., 2018. Protected areas act as a buffer against detrimental effects of climate change-Evidence from large-scale, long-term abundance data. *Global Change Biology* 1–10. doi:10.1111/gcb.14461
- Lesiński, G., Gryz, J., Kowalski, M., 2009. Bat predation by tawny owls *Strix aluco* in differently human transformed habitats. *Italian Journal of Zoology* 76, 415–421. doi:10.1080/11250000802589535
- Lindén, H., 1988. Latitudinal Gradients in Predator-Prey Interactions, Cyclicity and Synchronism in Voles and Small Game Populations in Finland. *Oikos* 52, 341–349.
- Lipsbergs, J., 2011. Kas notiek ar ūpi *Bubo bubo* Latvijā? *Putni dabā* 6–19.
- Löhmus, A., 2003. Do Ural owls (*Strix uralensis*) suffer from the lack of nest sites in managed forests? *Biological Conservation* 110, 1–9. doi:10.1016/S0006-3207(02)00167-2
- Marchesi, L., Sergio, F., Pedrini, P., 2002. Costs and benefits of breeding in human-altered landscapes for the Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ibis* E144–E177. doi:10.1046/j.1474-919X.2002.t01-2-00094
- Martínez, J. A., Zuberogitia, I., 2004. Habitat preferences for Long-eared Owls *Asio otus* and Little Owls *Athene noctua* in semi-arid environments at three spatial scales. *Bird Study* 51, 163–169. doi:10.1080/00063650409461348
- Masoero, G., Laaksonen, T., Morosinotto, C., Korpimäki, E., 2020a. Age and sex differences in numerical responses, dietary shifts, and total responses of a generalist predator to population dynamics of main prey. *Oecologia* 192, 699–711. doi:10.1007/s00442-020-04607-x
- Masoero, G., Laaksonen, T., Morosinotto, C., Korpimäki, E., 2020b. Climate change and perishable food hoards of an avian predator: Is the freezer still working? *Global Change Biology* 1–17. doi:10.1111/gcb.15250
- Mažeikytė, R., 2002. Small Mammals in the Mosaic Landscape of Eastern Lithuania: Species Composition, Distribution and Abundance. *Acta Zoologica Lituanica* 12, 381–391. doi:10.1080/13921657.2002.10512528
- McCaffery, R., Jenkins, K. J., Cendejas-Zarelli, S., Happe, P. J., Sager-Fradkin, K. A., 2020. Small mammals and ungulates respond to and interact with revegetation processes following dam removal. *Food Webs* 25, e00159. doi:10.1016/j.fooweb.2020.e00159
- Mebs, T., Scherzinger, W., 2000. *Die Eulen Europas: Biologie, Kennzeichen, Bestände*. Kosmos.

- Meller, K., Björklund, H., Saurola, P., Valkama, J., 2017. Petolintuvuosi 2016, pesimistulokset ja kannankehitykset. Linnut-vuosikirja 2016 16–31.
- Mikkola, H., 1983. Owls of Europe. A. D. & T. Poyser, Calton.
- Mikusek, R., Kloubec, B., Obuch, J., 2001. Diet of the Pygmy Owl (*Glaucidium passerinum*) in eastern Central Europe. *Buteo* 12, 47–60.
- Moilanen, A., Arponen, A., 2011. Administrative regions in conservation: Balancing local priorities with regional to global preferences in spatial planning. *Biological Conservation* 144, 1719–1725. doi:10.1016/j.biocon.2011.03.007
- Moilanen, A., Franco, A. M., Early, R. I., Fox, R., Wintle, B., Thomas, C. D., 2005. Prioritizing multiple-use landscapes for conservation: methods for large multi-species planning problems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 1885–1891. doi:10.1098/rspb.2005.3164
- Moilanen, A., Kotiaho, J.S., 2018. Planning biodiversity offsets: twelve operationally important decisions. The Nordic Council of Ministers, Copenhagen.
- Moilanen, A., Wilson, K., Possingham, H., 2009. Spatial conservation prioritization: quantitative methods and computational tools, in: Moilanen, A., Wilson, K. A., Possingham, H. P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford.
- Montgomery, D. C., Peck, E.A., Vinning, G.G., 2012. *Introduction to linear regression analysis*. John Wiley & Sons, New Jersey.
- Moorhead, L. C., Souza, L., Habeck, C. W., Lindroth, R. L., Classen, A. T., 2017. Small mammal activity alters plant community composition and microbial activity in an old-field ecosystem. *Ecosphere* 8. doi:10.1002/ecs2.1777
- Morales, N. S., Fernández, I. C., Baca-González, V., 2017. MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ* 5, e3093. doi:10.7717/peerj.3093
- Morosinotto, C., Villers, A., Thomson, R. L., Varjonen, R., Korpimäki, E., 2017. Competitors and predators alter settlement patterns and reproductive success of an intraguild prey. *Ecological Monographs* 87, 4–20. doi:10.1002/ecm.1238
- Müller, A., Schneider, U. A., Jantke, K., 2020. Evaluating and expanding the European Union's protected-area network toward potential post-2020 coverage targets. *Conservation Biology* 34, 654–665. doi:10.1111/cobi.13479
- Müller, J., Pöllath, J., Moshhammer, R., Schröder, B., 2009. Forest Ecology and Management Predicting the occurrence of Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* on a regional scale, using forest inventory data. *Forest Ecology and Management* 257, 502–509. doi:10.1016/j.foreco.2008.09.023
- Noss, R. F., Dobson, A. P., Baldwin, R., Beier, P., Davis, C. R., et al., 2012. Bolder Thinking for Conservation. *Conservation Biology* 26, 1–4. doi:10.1111/j.1523-1739.2011.01738.x
- Olsson, O., Nilsson, I. N., Nilsson, S. G., Pettersson, B., Stagen, A., Wiktander, U., 1992. Habitat preferences of the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*. *Ornis Fennica* 69, 119–125.
- Opermanis, O., Račinskis, E., Auniņš, A., 2008. EU Birds Directive Annex I vs national bird protection interests: legislative impact on bird conservation in Latvia, in: Opermanis, O., Whitelaw, G. (Eds.), *Economic, Social and Cultural Aspects in Biodiversity Conservation*. Riga, pp. 45–58.

- Ovaskainen, O., Abrego, N., 2020. Joint Species Distribution Modelling with Application in R. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Pačenovský, S., Šotnár, K., 2010. Notes on the reproduction, breeding biology and ethology of the Eurasian pygmy owl (*Glaucidium passerinum*) in Slovakia. *Slovak Raptor Journal* 4, 49–81. doi:10.2478/v10262-012-0046-y
- Pakkala, T., Lindén, A., Tiainen, J., Tomppo, E., Kouki, J., 2014. Indicators of Forest Biodiversity: Which Bird Species Predict High Breeding Bird Assemblage Diversity in Boreal Forests at Multiple Spatial Scales? *Annales Zoologici Fennici* 51, 457–476. doi:10.5735/086.051.0501
- Pannekoek, J., Bogaart, P., van der Loo, M., 2018. Models and statistical methods in rtrim. CBS Discussion 1–34.
- Pannekoek, J., Strien, A. Van, 2005. TRIM 3 Manual (TRends & Indices for Monitoring data), Statistics Netherlands.
- Panzacchi, M., Linnell, J. D. C., Melis, C., Odden, M., Odden, J., et al., 2010. Effect of land-use on small mammal abundance and diversity in a forest-farmland mosaic landscape in south-eastern Norway. *Forest Ecology and Management* 259, 1536–1545. doi:10.1016/j.foreco.2010.01.030
- Pavón-Jordán, D., Karell, P., Ahola, K., Kolunen, H., Pietiäinen, H., et al., 2013. Environmental correlates of annual survival differ between two ecologically similar and congeneric owls. *Ibis* 155, 823–834. doi:10.1111/ibi.12082
- Pellissier, V., Schmucki, R., Pe, G., Aunins, A., Brereton, T. M., Brotons, L., 2019. Effects of Natura 2000 on nontarget bird and butterfly species based on citizen science data. *Conservation Biology*. doi:10.1111/cobi.13434
- Penteriani, V., del Mar Delgado, M., 2019. *The Eagle Owl*. T & A.D. Poyser, London.
- Penteriani, V., Gallardo, M., Roche, P., 2002. Landscape structure and food supply affect eagle owl (*Bubo bubo*) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity. *Journal of Zoology* 257, S0952836902000961. doi:10.1017/S0952836902000961
- Petty, S. J., 1999. Diet of tawny owls (*Strix aluco*) in relation to field vole (*Microtus agrestis*) abundance in a conifer forest in northern England. *Journal of Zoology* 248, 451–465. doi:10.1017/S0952836999008055
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 6, 231–252. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Phillips, S. J., Dudik, M., Elith, J., Graham, C. H., Leathwick, J., et al., 2009. Sample Selection Bias and Presence-Only Distribution Models: Implications for Background and Pseudo-Absence Data. *Ecological Applications* 19, 181–197.
- Phillips, S. J., Dudik, M., Schapire, R., 2004. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning* 655–662.
- Pietiäinen, H., 1988. Breeding season quality, age, and the effect of experience on the reproductive success of the ural owl (*Strix uralensis*). *The Auk* 105, 316–324.
- Pietiäinen, H., Kolunen, H., 1993. Female Body Condition and Breeding of the Ural Owl *Strix Uralensis*. *Functional Ecology* 7, 726–735.
- Priednieks, J., Strazds, M., Strazds, A., Petriņš, A., 1989. *Latvijas ligzdojošo putnu atlants, 1980–1984*. Zinātne, Rīga.

- Pupila, A., Bergmanis, U., 2006. Species diversity, abundance and dynamics of small mammals in the Eastern Latvia. *Acta Universitatis Latviensis* 710, 93–101.
- Račinskis, E., 2004. Important bird areas of European Union importance.
- Rada, S., Schweiger, O., Harpke, A., Kühn, E., Kuras, T., Settele, J., Musche, M., 2019. Protected areas do not mitigate biodiversity declines: A case study on butterflies. *Diversity and Distributions* 25, 217–224. doi:10.1111/ddi.12854
- Randla, T., 1976. Eesti röövlinnud [Estonian Birds of Prey]. Valgus, Tallinn .
- Ratajč, U., Breskvar, M., Džeroski, S., Vrezec, A., 2022. Differential responses of coexisting owls to annual small mammal population fluctuations in temperate mixed forest. *Ibis* 164, 535–551. doi:10.1111/ibi.13029
- Ravussin, P.-A., Trolliet, D., Willenegger, L., Béguin, D., Matalon, G., 2001. Choix du site de nidification chez la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*: influence des nichoirs. *Nos Oiseaux* 5, 41–51.
- Remm, J., Lõhmus, A., 2011. Tree cavities in forests - The broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *Forest Ecology and Management* 262, 579–585. doi:10.1016/j.foreco.2011.04.028
- Roberge, J.-M., Mikusiński, G., Svensson, S., 2008. The white-backed woodpecker: Umbrella species for forest conservation planning? *Biodiversity Conservation* 17, 2479–2494. doi:10.1007/s10531-008-9394-4
- Robles, H., Ciudad, C., 2012. Occupancy Dynamics of the Middle Spotted Woodpecker Influence of Habitat Quality, Population Size, Patch Size, and Connectivity on Patch-Occupancy Dynamics of the Middle Spotted Woodpecker. *Conservation Biology* 26, 284–293.
- Romanowski, J., Zmihorski, M., 2009. Seasonal and habitat variation in the diet of the tawny owl (*Strix aluco*) in Central Poland during unusually warm years. *Biologia* 64, 365–369. doi:10.2478/s11756-009-0036-4
- Romanowski, J., Zmihorski, M., 2008. Effect of season, weather and habitat on diet variation of a feeding-specialist: A case study of the long-eared owl, *Asio otus* in Central Poland. *Folia Zoologica* 57, 411–419.
- Rueda, M., Hawkins, B. A., Morales-Castilla, I., Vidanes, R. M., Ferrero, M., Rodríguez, M. Á., 2013. Does fragmentation increase extinction thresholds? A European-wide test with seven forest birds. *Global Ecology and Biogeography* 22, 1282–1292. doi:10.1111/geb.12079
- Sakia, R. M., 1992. The Box-Cox transformation technique: a review. *The Statistician* 41, 169–178.
- Santangeli, A., Hakkarainen, H., Laaksonen, T., Korpimäki, E., 2012. Home range size is determined by habitat composition but feeding rate by food availability in male Tengmalm's owls. *Animal Behaviour* 83, 1115–1123. doi:10.1016/j.anbehav.2012.02.002
- Saurola, P., 1989. Ural Owl, in: *Lifetime Reproduction in Birds*. pp. 327–346.
- Saurola, P., Francis, C., 2018. Towards integrated population monitoring based on the fieldwork of volunteer ringers: productivity, survival and population change of Tawny Owls *Strix aluco* and Ural Owls *Strix uralensis* in Finland. *Bird Study* S63-76. doi:10.1080/00063657.2018.1481364
- Saurola, P., Francis, C. M., 2004. Estimating population parameters of owls from nationally coordinated ringing data in Finland. *Animal Biodiversity and Conservation* 27, 403–415.

- Savola, S., Henttonen, H., Lindén, H., 2013. Vole population dynamics during the succession of a commercial forest in Northern Finland. *Annales Zoologici Fennici* 50, 79–88. doi:10.5735/086.050.0107
- Schweiger, A., 2011. *Bubo bubo* während der Jungenaufzucht in Bayern. *Ornithologischer Anzeiger* 50, 1–25.
- Scott, D. M., Joyce, C. B., Burnside, N. G., 2008. The influence of habitat and landscape on small mammals in Estonian coastal wetlands. *Estonian Journal of Ecology* 57, 279–295. doi:10.3176/eco.2008.4.05
- Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P., 2008. Density, diet and productivity of Long-eared Owls *Asio otus* in the Italian Alps: The importance of *Microtus* voles. *Bird Study* 55, 321–328. doi:10.1080/00063650809461538
- Sergio, F., Newton, I., Marchesi, L., 2005. Top predators and biodiversity. *Nature* 436, 192–192. doi:10.1001/archotol.128.1.21
- Sergio, F., Newton, I., Marchesi, L., Pedrini, P., 2006. Ecologically justified charisma: Preservation of top predators delivers biodiversity conservation. *Journal of Applied Ecology* 43, 1049–1055. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01218.x
- Shurulinkov, P., Ralev, A., Daskalova, G., Chakarov, N., 2007. Distribution, numbers and habitat of Pigmy Owl *Glaucidium passerinum* in Rhodopes Mts (S Bulgaria). *Acrocephalus* 28, 161–165.
- Shurulinkov, P., Stoyanov, G., 2006. Some new findings of Pigmy Owls *Glaucidium passerinum* and Tengmalm's owl *Aegolius funerus* in western and southern Bulgaria. *Acrocephalus* 27, 65–68.
- Sidorovich, V. E., Shamovich, D. I., Solovey, I. A., Lauzhel, G. O., 2003. Dietary variations of the Ural owl *Strix uralensis* in the transitional mixed forest of northern Belarus with implications for the distribution differences. *Ornis Fennica* 80, 145–158.
- Smith, E. P., 1982. Niche Breadth, Resource Availability, and Inference. *Ecology* 63, 1675–1681.
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J. J., 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 3rd editio. ed. W.H. Freeman and Company.
- Solheim, R., 1984. Breeding biology of the Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* in two biogeographical zones in southeastern Norway. *Ann. Zool. Fennici* 21, 295–300.
- Solheim, R., 1983. Breeding frequency of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in three localities in 1974–1978, in: *Proceeding of the Third NOK*, 1981. pp. 79–84.
- Solonen, T., 2021. Significance of plumage colour for winter survival in the Tawny Owl (*Strix aluco*): revisiting the camouflage hypothesis. *Ibis* 163, 1437–1442. doi:10.1111/ibi.12947
- Solonen, T., 2014. Timing of breeding in rural and urban Tawny Owls *Strix aluco* in southern Finland: Effects of vole abundance and winter weather. *Journal of Ornithology* 155, 27–36. doi:10.1007/s10336-013-0983-y
- Solonen, T., 2005. Breeding of the Tawny Owl *Strix aluco* in Finland: Responses of a southern colonist to the highly variable environment of the North. *Ornis Fennica* 82, 97–106.
- Solonen, T., 2004. Are vole-eating owls affected by mild winters in southern Finland? *Ornis Fennica* 81, 65–74.
- Solonen, T., Ahola, K., Karstinen, T., 2015. Clutch size of a vole-eating bird of prey as an indicator of vole abundance. *Environmental Monitoring and Assessment* 187, 588. doi:10.1007/s10661-015-4783-0

- Solonen, T., Karhunen, J., Kekkonen, J., Kolunen, H., Pietiäinen, H., 2017. Diet and reproduction in coastal and inland populations of the Tawny Owl *Strix aluco* in southern Finland. *Journal of Ornithology* 158, 541–548. doi:10.1007/s10336-016-1405-8
- Solonen, T., Karhunen, J., Kekkonen, J. A., Kolunen, H., Pietiäinen, H., 2016. Tawny owl prey remains indicate differences in the dynamics of coastal and inland vole populations in southern Finland. *Population Ecology* 58, 557–565. doi:10.1007/s10144-016-0556-z
- Sonerud, G. A., 1986. Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia. *Holarctic Ecology* 9, 33–47.
- Sonerud, G. A., 1985. Risk of Nest Predation in Three Species of Hole Nesting Owls: Influence on Choice of Nesting Habitat and Incubation Behaviour. *Ornis Scandinavica* 16, 261. doi:10.2307/3676689
- Sorbi, S., 1995. La Chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*) en Belgique. Synthèse et mise à jour du statut. *Aves* 32, 101–132.
- Steen, H., Ims, R. A., Sonerud, G. A., 1996. Spatial and Temporal Patterns of Small-Rodent Population Dynamics at a Regional Scale. *Ecology* 77, 2365–2372. doi:10.2307/2265738
- Stewart, G. B., Coles, C. F., Pullin, A. S., 2005. Applying evidence-based practice in conservation management: Lessons from the first systematic review and dissemination projects. *Biological Conservation* 126, 270–278. doi:10.1016/j.biocon.2005.06.003
- Strom, H., Sonerud, G. A., 2001. Home range and habitat selection in the Pygmy Owl *Glaucidium passerinum*. *Ornis Fennica* 78, 145–158.
- Suchomel, J., Šipoš, J., Košulič, O., 2020. Management intensity and forest successional stages as significant determinants of small mammal communities in a lowland floodplain forest. *Forests* 11, 1–12. doi:10.3390/f11121320
- Sundell, J., Huitu, O., Henttonen, H., Kaikusalo, A., Korpimäki, E., et al., 2004. Large-scale spatial dynamics of vole populations in Finland revealed by the breeding success of vole-eating avian predators. *Journal of Animal Ecology* 73, 167–178. doi:10.1111/j.1365-2656.2004.00795.x
- Sutherland, W. J., Pullin, A. S., Dolman, P. M., Knight, T. M., 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 305–308. doi:10.1016/j.tree.2004.03.018
- Tabachnick, B. G., Fidell, L. S., 1996. *Using Multivariate Statistics*, 3rd ed. Harper Collins, New York.
- Tome, D., 2011. Post-fledging survival and dynamics of dispersal in Long-eared Owls *Asio otus*. *Bird Study* 58, 193–199. doi:10.1080/00063657.2011.559531
- Tome, D., 2009. Changes in the diet of long-eared owl *Asio otus*: seasonal patterns of dependence on vole abundance. *Ardeola* 56, 49–56.
- Tome, D., 2003. Functional response of the long-eared owl (*Asio otus*) to changing prey numbers: A 20-year study. *Ornis Fennica* 80, 63–70.
- Tome, D., 1994. Diet Composition of the Long-Eared Owl in Central Slovenia – Seasonal-Variation in Prey Use. *Journal of Raptor Research* 28, 253–258.
- Tsiafouli, M. A., Apostolopoulou, E., Mazaris, A. D., Kallimanis, A. S., Drakou, E. G., Pantis, J. D., 2013. Human activities in Natura 2000 sites: A highly diversified conservation network. *Environmental Management* 51, 1025–1033. doi:10.1007/s00267-013-0036-6

- Tutiš, V., Radović, D., Čiković, D., Barišić, S., Kralj, J., 2009. Distribution, Density and Habitat Relationships of the Ural Owl *Strix uralensis macroura* in Croatia. *Ardea* 97, 563–570. doi:10.5253/078.097.0423
- Tuule, E., Tuule, A., Lõhmus, A., 2007. Nesting ecology of birds of prey and owls near Saue during 1959–2006. *Hirundo* 20, 14–36.
- Väli, Ü., Tõnisalu, G., 2020. Community- and Species-Level Habitat Associations of Small Mammals in a Hemiboreal Forest-Farmland Landscape. *Annales Zoologici Fennici* 58, 1–11. doi:10.5735/086.058.0101
- Valkama, J., Saurola, P., Lehikoinen, A., Lehikoinen, E., Piha, M., Sola, P., & Velmala, W., 2014. Suomen Rengastusatlas. II = The Finnish Bird Ringing Atlas. Volume II. Luomus.
- Van Der Sluis, T., Foppen, R., Gillings, S., Groen, T., Henkens, R., et al., 2016. The “Umbrella Effect” of the Natura 2000 network: An assessment of species inside and outside the European Natura 2000 protected area network. Wageningen.
- Village, A., 1981. The diet and breeding of long-eared owls in relation to vole numbers. *Bird Study* 28, 215–225. doi:10.1080/00063658109476726
- Virkkala, R., 2006. Why study woodpeckers? The significance of woodpeckers in forest ecosystems. *Annales Zoologici Fennici* 43, 82–85.
- Virkkala, R., Alanko, T., Laine, T., Tiainen, J., 1993. Population contraction of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Finland as a consequence of habitat alteration. *Biological Conservation* 66, 47–53.
- Virkkala, R., Leikola, N., Kujala, H., Kivinen, S., Hurskainen, P., et al., 2022. Developing fine-grained nationwide predictions of valuable forests using biodiversity indicator bird species. *Ecological Applications* 32, 1–16. doi:10.1002/eap.2505
- Vrezec, A., 2003. Breeding Density and Altitudinal Distribution of the Ural, Tawny, and Boreal Owls in North Dinaric Alps (Central Slovenia). *Journal of Raptor Research* 37, 55–62.
- Vrezec, A., Mihelič, T., 2012. The Ural Owl, *Strix uralensis macroura*, in Slovenia: an overview of current knowledge on species ecology. *Rivista Italiana di Ornitologia* 82, 30–37. doi:10.4081/rio.2012.107
- Vrezec, A., Saurola, P., Avotins, A., Kocijančič, S., Sulkava, S., 2018. A comparative study of Ural Owl *Strix uralensis* breeding season diet within its European breeding range, derived from nest box monitoring schemes. *Bird Study* 0, 1–11. doi:10.1080/00063657.2018.1553026
- Warren, D. L., Glor, R. E., Turelli, M., 2010. ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33, 607–611. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x
- Warren, D. L., Seifert, S., 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21, 335–342. doi:10.1890/10-1171.1
- Watson, J. E. M., Venter, O., Lee, J., Jones, K. R., Robinson, J. G., et al., 2018. Protect the last of the wild. *Nature*. doi:10.1038/d41586-018-07183-6
- Wegge, P., Rolstad, J., 2018. Cyclic small rodents in boreal forests and the effects of even-aged forest management: Patterns and predictions from a long-term study in south-eastern Norway. *Forest Ecology and Management* 422, 79–86. doi:10.1016/j.foreco.2018.04.011

- Wesołowski, T., Czeszczewik, D., Rowiński, P., 2005. Effects of Forest Management on Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* Distribution in the Białowieża Forest (NE Poland): Conservation Implications. *Acta Ornithologica* 40, 53–60.
- Wijnandts, H., 1984. Ecological energetics of the long-eared owl (*Asio otus*). *Ardea* 72, 1–92.
- Wiklander, U., Nilsson, I. N., Nilsson, S. G., Olsson, O., Petterson, B., Stagen, A., 1992. Occurrence of the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor* in relation to area of deciduous forest. *Ornis Fennica* 69, 113–118.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., Smith, G. M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.
- Гришанов, Г. В., 2005. Совы Калининградской области; оценка долговременных тенденций и современное состояние популяций, in: Волков, С. В., Шариков, А. В., (Eds.), *Совы Северной Евразии: Экология, пространственное и биотопическое распределение*. Московский университет, pp. 102–111.
- Кумари, Э. В., 1965. Высокие болота в Эстонии как место обитания птиц, in: Орнитология. Московский университет, pp. 36–43.
- Фетисов, С. А., 2005. Совы Псковская области, in: Волков, С. В., Шариков, А. В., (Eds.), *Совы Северной Евразии: Экология, Пространственное и Биотопическое Распределение*. Московский университет, pp. 75–101.