



LATVIJAS
UNIVERSITĀTE

MEDICĪNAS UN DZĪVĪBAS ZINĀTŅU FAKULTĀTE

Maija Štokmane

**EPIGEISKO UN ZĀLAUGU STĀVA
ZIRNEKĻU (ARACHNIDA: ARANEAE)
DAUDZVEIDĪBA UN TO IETEKMĒJOŠIE
EKOĻOĢISKIE FAKTORI LATVIJAS
PIEJŪRAS ZEMIENES KAĻĶAINAJOS
ZĀĻU PURVOS**

PROMOCIJAS DARBA KOPSAVILKUMS

Zinātniskā doktora grāda (Ph. D.) iegūšanai
dabaszinātnēs bioloģijas nozarē
Apakšnozare: zooloģija

Rīga 2025

Promocijas darbs izstrādāts Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātes Zooloģijas un dzīvnieku ekoloģijas katedrā no 2014. gada maijam līdz 2024. gada jūnijam.

Doktora darba veids: tematiski vienots zinātnisko publikāciju kopums.

Darba zinātniskais vadītājs: *Dr. biol. Voldemārs Spuņģis.*

Promocijas darba recenzenti:

- 1) *Dr. biol.*, asoc. prof. **Marzena Stańska**, Sedlces Universitāte (Polija);
- 2) *Dr. biol.*, prof. **Indriķis Krams**, Latvijas Universitāte;
- 3) *Dr. biol.* **Maksims Balalaikins**, Daugavpils Universitāte.

Promocijas darba aizstāvēšana notiks 2025. gada 13. maijā plkst. 14.30 Latvijas Universitātes bioloģijas nozares promocijas padomes atklātā sēdē LU Akadēmiskajā centrā, Rīgā, Jelgavas ielā 1.

Promocijas darbs ir pieejams Latvijas Universitātes bibliotēkā, Kalpaka bulvārī 4, Rīgā, un Latvijas Nacionālajā bibliotēkā, Rīgā, Mūkusalas ielā 3.

LU Bioloģijas zinātņu nozares promocijas

padomes priekšsēdētājs: _____ / Guntis Brūmelis

padomes sekretāre: _____ / Ilze Elbere

© Latvijas Universitāte, 2025

© Maija Štokmane, 2025

ISBN 978-9934-36-386-3

ISBN 978-9934-36-387-0 (PDF)

ANOTĀCIJA

Kaļķainie zāļu purvi tiek uzskatīti par vienu no visapdraudētākajām ekosistēmām Eiropā. Tajā pašā laikā tie ir arī viens no visdaudzveidīgākajiem biotopiem, jo tajos ir atrodams neticami bagāts un daudzveidīgs augu un dzīvnieku sugu klāsts. Tomēr, neskatoties uz šo biotopa daudzveidību, kaļķainie zāļu purvi joprojām ir ļoti vāji izpētīti, īpaši runājot par purva bezmugurkaulniekiem, tostarp zirnekļiem. Ņemot vērā, ka zirnekļi ir labi bioindikatori, ir noderīgi pētīt to ekoloģiju retos un apdraudētos biotopos.

Pētījuma mērķis bija izpētīt zirnekļu faunu un ekoloģiju, tai skaitā zirnekļu sugu sastāvu, daudzveidību, telpisko izplatību un faktorus, kas ietekmē zirnekļus Latvijas kaļķainajos zāļu purvos. Pētījums veikts 2010., 2011. un 2012. gada vasaras mēnešos astoņos dažādos Latvijas kaļķainajos zāļu purvos. Zirnekļu ievākšana tika veikta, izmantojot augsnes lamatas un/vai entomoloģisko tīkliņu.

Analizētajā materiālā bija 8967 pieauguši zirnekļu indivīdi, kas pārstāvēja 21 dzimtu un 149 sugas. Pētījuma rezultāti liecināja, ka zirnekļu sugām un dzimtām ir tendence stratificēties pa biotopa vertikālo dimensiju – zirnekļu sugu sastāvs biotopa piezemes stāvā ļoti atšķīrās no sugu sastāva zālaugu stāvā. Pretēji tam, zirnekļu funkcionālo grupu struktūra starp piezemes stāvu un zālaugu stāvu bija līdzīga – katrā no pētītajiem veģetācijas slāņiem bija sastopamas līdzīgas funkcionālās grupas diezgan līdzīgās proporcijās. Rezultāti rādīja arī, ka lielākā daļa indivīdiem bagātīgo zirnekļu sugu, kas apdzīvo kaļķainos zāļu purvus, ir higrofilas un/vai fotofilas. Turklāt rezultāti parādīja, ka zirnekļu sugu sastāvs ievērojami atšķiras starp dažādiem purviem, kā arī dažādām purva daļām, kas lielā mērā izskaidrojams ar biotopa strukturālajām īpašībām – daudzveidīgāka veģetācija kopumā satur lielāku zirnekļu sugu skaitu.

Pētījumā autore arī demonstrē jaunu un multidisciplināru pieeju zirnekļu izplatības kartēšanai purvu biotopos, izmantojot tālīzpētes, ĢIS un mašīnmācīšanās metodes. Rezultāti ir daudzsoļi, parādot, ka ir iespējams klasificēt zirnekļu biotopus (t.i., veģetācijas tipus), izmantojot ļoti augstas telpiskās izšķirtspējas aerofotogrāfiju un mašīnmācīšanās algoritmu Random Forest. Kopumā šī jaunā pieeja varētu būt potenciāli noderīga dabas aizsardzības kontekstā Latvijā, jo to varētu izmantot apdraudēto zirnekļu un citu posmkāju sugu izplatības monitorēšanā.

Atslēgas vārdi: kaļķainie zāļu purvi; zirnekļu fauna; zirnekļu ekoloģija; zirnekļu daudzveidība; virsaugsnes stāva zirnekļi; zālaugu stāva zirnekļi; zirnekļu vertikālā stratifikācija; zirnekļu ekoloģiskās grupas; zirnekļu funkcionālās grupas; veģetācijas struktūra; tālīzpēte; ĢIS; mašīnmācīšanās

SATURA RĀDĪTĀJS

1. IEVADS	6
1.1. Pētījuma aktualitāte	6
1.2. Pētījuma novitāte	6
1.3. Darba mērķis un uzdevumi	6
1.4. Aizstāvāmās tēzes	7
1.5. Rezultātu aprobācija	7
Dalība vietējās konferencēs	7
Dalība starptautiskās konferencēs	7
Publikāciju saraksts	9
1.6. Darba struktūra	9
2. TEORĒTISKAIS PAMATOJUMS	11
2.1. Kaļķainie zāļu purvi	11
2.2. Zirnekļu ekoloģija	12
2.3. Zirnekļu izplatība un tālizpēte	13
3. MATERIĀLI UN METODES	15
3.1. Pētījuma vietas (Raksti I, II, III, IV, V)	15
3.2. Veģetācijas aprakstīšana (Raksti I, II, III, IV, V)	15
3.3. Zirnekļu ievākšana (Raksti I, II, III, IV, V)	16
3.4. Zirnekļu noteikšana (Raksti I, II, III, IV, V)	16
3.5. Lauka datu analīze (Raksti I, II, III)	17
3.6. Literatūras analīze (Raksts IV)	18
3.7. Tālizpētes datu analīze (Raksts V)	18
4. REZULTĀTI	22
4.1. Virsaugšnes stāva zirnekļu daudzveidība kaļķainajos zāļu purvos (Raksts I)	22
4.2. Zālaugu stāva zirnekļu daudzveidība kaļķainajos zāļu purvos (Raksts II)	22
4.3. Zirnekļu daudzveidība un vertikālā stratifikācija Apšuciema zāļu purvā (Raksts III)	23
4.4. Ekoloģiskās attiecības starp zirnekļiem un veģetāciju (Raksti I, II, III)	26

4.5. Pārskats par kaļķaino zāļu purvu arahnofaunu (Raksts IV)	28
4.6. Zirnekļu telpiskā izplatība Apšuciema zāļu purvā (Raksts V)	30
5. DISKUSIJA	35
5.1. Virsaugšnes un zālaugu stāvs zirnekļu daudzveidība zāļu purvos (Raksti I, II, III)	35
5.2. Zirnekļu vertikālā stratifikācija Apšuciema zāļu purvā (Raksts III)	36
5.3. Biotopu komplicētības ietekme uz zirnekļiem (Raksti I, II, III)	38
5.4. Veģetācijas augstuma ietekme uz zirnekļiem (Raksti II, III)	38
5.5. Purva arahnofaunas raksturīgās iezīmes (Raksts IV)	39
5.6. Zirnekļu telpiskās izplatības struktūra Apšuciema zāļu purvā (Paper V)	40
6. SECINĀJUMI	42
PATEICĪBAS	44
LITERATŪRA	90

1. IEVADS

1.1. Pētījuma aktualitāte

Līdz šim zirnekļu fauna un ekoloģija ir bijusi ļoti vāji pētīta zāļu purvu ekosistēmās, īpaši kaļķainajos zāļu purvos. Turklāt šādu pētījumu trūkst ne tikai Latvijā, bet arī daudzās citās Ziemeļu puslodes mērenās joslas valstīs. Tā kā kaļķainie zāļu purvi kļūst arvien retāk sastopami Eiropā, ir svarīgi iegūt pēc iespējas vairāk datu par šajos purvos mītošajām sugām.

Zirnekļi ir izcili indikatororganismi, un tāpēc tie tiek uzskatīti par ļoti labiem instrumentiem, lai novērtētu konkrētā biotopa kvalitāti un aizsardzības vērtību. Īpaši svarīgi tas ir retu un apdraudētu biotopu gadījumā, un kaļķainie zāļu purvi ir vieni no šādiem biotopiem – tie ir ļoti unikāli, ļoti jutīgi un ļoti reti sastopami biotopi lielākajā daļā Eiropas Savienības valstu.

1.2. Pētījuma novitāte

Šajā pētījumā autore piedāvā jaunu pieeju zirnekļu izplatības kartēšanai viena konkrēta kaļķainā zāļu purva robežās. Šajā pieejā tika izmantotas daudzfaktoru statistikas metodes, ko ekologi plaši izmanto, lai pētītu ekoloģisko sabiedrību struktūru (t.i., *in-situ* paraugu ņemšanu, klāsteranalīzi utt.), un šīs metodes tika apvienotas ar ģeotelpiskajām tehnoloģijām (t.i., tālīzpēti un ģeogrāfiskās informācijas sistēmām (GIS)) un mākslīgā intelekta tehnoloģijām (t.i., mašīnmācīšanos), ko ekologi izmanto salīdzinoši reti. Izstrādātajai pieejai ir nepieciešama divu veidu datu kombinācija – *in-situ* dati un tālīzpētes dati, kas, apvienoti kopā, palīdz precīzāk kartēt sugu izplatību. Ciktāl autorei zināms, nevienā citā pētījumā vēl nav izmantota šāda metode, lai kartētu zirnekļu (vai citu posmkāju) sugu izplatību kādā sauszemes biotopā.

1.3. Darba mērķis un uzdevumi

Pētījuma galvenais mērķis bija dokumentēt epigeisko un zālaugu stāva zirnekļu sugu sastāvu un daudzveidību Latvijas kaļķainajos zāļu purvos un novērtēt veģetācijas struktūras potenciālo ietekmi uz zirnekļu daudzveidību un sugu sabiedrības organizāciju pētītajos purvos. Pētījuma galvenie uzdevumi bija:

1. dokumentēt Latvijas kaļķainajos zāļu purvos virsaugsnēs stāvā un zālaugu stāvā mītošo zirnekļu faunu un daudzveidību;
2. analizēt zirnekļu dominances struktūru dzimtu un sugu līmenī, kā arī funkcionālo grupu līmenī pētītajos zāļu purvos;

3. novērtēt veģetācijas struktūras ietekmi uz zirnekļu daudzveidību un sabiedrības struktūru pētītajos purvos;
4. kartēt zirnekļu sugu telpisko izplatību Apšuciema zāļu purvā.

1.4. Aizstāvāmās tēzes

- Zirnekļu sugu sastāvs un dominances struktūra atšķiras starp dažādiem zāļu purviem, kā arī viena un tā paša purva robežās.
- Zirnekļu sugu sastāvs zāļu purvu biotopos atšķiras piezemes stāvā un zālaugu stāvā.
- Zirnekļu skaitu un daudzveidību pozitīvi ietekmē augu sugu bagātība un daudzveidība kaļķainajos zāļu purvos.

1.5. Rezultātu aprobācija

Promocijas darba rezultāti ir prezentēti četrās vietējās un 13 starptautiskajās konferencēs. Darba rezultāti ir publicēti piecās zinātniskajās publikācijās, no kurām četras ir recenzētas un publicētas žurnālos, kas ir indeksēti Scopus un *Web of Science* datubāzēs.

Dalība vietējās konferencēs

1. **Štokmane M.**, Spuņģis V., Cera I. (2013) Zālaugu stāva zirnekļu (Araneae) ekoloģija Piejūras zemienes kaļķainajos zāļu purvos Latvijā. – Latvijas Universitātes 71. zinātniskā konference, 2013. gada 1. februāris, Kronvalda bulvāris 4, Rīga, Latvija.
2. **Štokmane M.**, Spuņģis V. (2014) Epigeisko un zālaugu stāva zirnekļu (Arachnida: Araneae) ekoloģisko prasību salīdzinājums Apšuciema zāļu purvā. – Latvijas Universitātes 72. zinātniskā konference, 2014. gada 31. janvāris, Kronvalda bulvāris 4, Rīga, Latvija.
3. **Štokmane M.**, Spuņģis V., Cera I. (2016) Zāļu purvu arahnofaunas apskats: sugu sastāvs, dominances struktūra un zirnekļu vertikālais sadalījums starp virsaugsnes stāvu un zālaugu stāvu. – Latvijas Universitātes 74. zinātniskā konference, 2016. gada 4. februāris, Jelgavas iela 1, Rīga, Latvija.
4. **Štokmane M.**, Spuņģis V., Ziemelis A. (2024) Zirnekļu telpiskās izplatības modelēšana zāļu purvu biotopos Latvijā, izmantojot tālīzpētes un mašīnmācīšanās metodes: pilnīgi jauna pieeja. – Latvijas Universitātes 82. starptautiskā zinātniskā konference, 2024. gada 31. janvāris, Jelgavas iela 1, Rīga, Latvija.

Dalība starptautiskās konferencēs

1. **Štokmane M.** (2012) Spider (Arachnida: Araneae) species richness, community structure and ecological factors influencing spider diversity in

- the calcareous fens of Latvia. – Daugavpils Universitātes 54. starptautiskā zinātniskā konference, 18–20. aprīlis, 2012., Vienības iela 13, Daugavpils, Latvija.
2. **Štokmane M.**, Spuņģis V., Cera I. (2013) The effect of different biotic factors on ground-dwelling spiders (Araneae) in the calcareous fen Apšuciems. – Daugavpils Universitātes 55. starptautiskā zinātniskā konference, 10–12. aprīlis, 2013., Vienības iela 13, Daugavpils, Latvija.
 3. **Štokmane M.**, Spuņģis V. (2014) The epigeic spider fauna of the Apšuciems calcareous fen. – Daugavpils Universitātes 56. starptautiskā zinātniskā konference, 9–11. aprīlis, 2014., Parādes iela 1, Daugavpils, Latvija.
 4. **Štokmane M.** (2014) Species richness and community structure of spiders (Araneae) in the calcareous fens of the Coastal Lowland of Latvia. – Arahno-seminārs par apdraudēto zirnekļu sugu novērtēšanu Ziemeļeiropā, 14. novembris, 2014., Henrikinkatu iela 2, Turku, Somija.
 5. **Štokmane M.**, Spuņģis V. (2015) Faunistic and ecological features of the spider communities (Arachnida: Araneae) of the calcareous fens of Latvia. – Daugavpils Universitātes 57. starptautiskā zinātniskā konference, 16–17. aprīlis, 2015., Parādes iela 1, Daugavpils, Latvija.
 6. Cera I., **Štokmane M.** (2015) Check list of mire spiders of Latvia. – 29. Eiropas Arahnoloģijas kongress, 24–28. augusts, 2015., Brno, Čehija.
 7. **Štokmane M.** (2016) Spatial distribution patterns of spiders within the Apšuciems calcareous fen – the role of vegetation. – Daugavpils Universitātes 58. starptautiskā zinātniskā konference, 14–15. aprīlis, 2016., Parādes iela 1A, Daugavpils, Latvija.
 8. **Štokmane M.** (2017) Diversity of spider ecological groups within the calcareous fens of Latvia. – 9. starptautiskā bioloģiskās daudzveidības konference, 26–28. aprīlis, 2017., Parādes iela 1A, Daugavpils, Latvija.
 9. **Štokmane M.** (2018) The spatial distribution of epigeic spiders and other ground-dwelling arthropods within the Apšuciems calcareous fen: a response to vegetation heterogeneity. – 31. Eiropas Arahnoloģijas kongress, 8–13. jūlijs, 2018., Konstantīna laukums 1–5, Vác, Ungārija.
 10. **Štokmane M.**, Ziemelis A. (2020) Predictive spider species distribution modelling within the Apšuciems mire habitat, Latvia. – Daugavpils Universitātes 62. starptautiskā zinātniskā konference, 28–29. aprīlis, 2020., Parādes iela 1A, Daugavpils, Latvija.
 11. **Štokmane M.**, Ziemelis A. (2021) The spatial modelling of distribution patterns and ecological relationships of the ground-dwelling and grass-dwelling spiders and other invertebrates within the Apšuciems mire of Latvia. – 13. starptautiskā zinātniski praktiskā konference “Vide. Tehnoloģijas. Resursi”, 17–18. jūnijs, 2021., Rēzeknes Tehnoloģiju akadēmija, Rēzekne, Latvija.

12. **Štokmane M. (2023)** Spatial distribution modelling of insects and spiders within mire habitats in Latvia by using the remote sensing and machine learning techniques: a brand new approach. – 4. starptautiskā konference par sugu sabiedrību ekoloģiju, 20–22. septembris, 2013., Via Beirut 2, Trieste, Itālija.
13. **Štokmane M., Spuņģis V. (2024)** Insect and spider distribution modelling by using remote sensing and machine learning methods: A case study in Apšuciems mire, Latvia. – Pirmā ikgadējā FORTHEM konference: FORTHEM – For the Future, 6–8. marts, 2024., tiešsaistē.

Publikāciju saraksts

- I **Štokmane M., Spuņģis V., Cera I. (2013)** Spider (Arachnida: Araneae) species richness, community structure and ecological factors influencing spider diversity in the calcareous fens of Latvia. – Proceedings of the 54th International Scientific Conference of Daugavpils University: 45–55.
- II **Štokmane M., Spuņģis V. (2014)** Diversity of grass-dwelling spiders (Arachnida: Araneae) in calcareous fens of the Coastal Lowland, Latvia. – Journal of Insect Conservation, 18: 757–769. [Scopus un Web of Science]
- III **Štokmane M., Spuņģis V. (2016)** The influence of vegetation structure on spider species richness, diversity and community organization in the Apšuciems calcareous fen, Latvia. – Animal Biodiversity and Conservation, 39: 221–236. [Scopus un Web of Science]
- IV **Štokmane M., Cera I. (2018)** Revision of the calcareous fen arachnofauna: habitat affinities of the fen-inhabiting spiders. – ZooKeys, 802: 67–108. [Scopus un Web of Science]
- V **Štokmane M., Spuņģis V., Ziemeļis A. (2024)** Remote sensing supports spatially explicit mapping of arthropod distributions in a heterogeneous mire habitat: A case study of the Apšuciems mire, Latvia. – Community Ecology, 25: 417–440. [Scopus un Web of Science]

1.6. Darba struktūra

Promocijas darbs sastāv no tematiski vienotas publikāciju kopas. Galvenie darba rezultāti ir izklāstīti piecās zinātniskajās publikācijās (turpmāk tekstā Raksti I–V). Ļoti īss visu publicēto rakstu satura pārskats ir sniegts 1. tabulā. Darbā ir 5 galvenās sadaļas: Literatūras apskats (t.i., darba teorētiskais pamatojums), Metodes, Rezultāti, Diskusija un Secinājumi. Darbs sastāv no 39 lapām un ir papildināts ar 5 tabulām un 8 attēliem.

1. tabula. Īss pārskats par katra publicētā raksta saturu.

Raksta Nr.	Pētīto purvu skaits	Pētītās zirnekļu grupas	Pētījuma galvenais mērķis	Pētījumā izmantotās metodes
I	5	Virsausnes stāva (epigeiskie) zirnekļi	Izpētīt virsausnes stāva zirnekļu daudzveidību kaļķainajos zāļu purvos Latvijā un noteikt, kā augu sugu daudzveidība un augsnes pH ietekmē šo zirnekļu grupu	<ul style="list-style-type: none"> • Daudzveidības indeksu aprēķināšana; • Korelācijas analīze; • Klāsteranalīze; • DCA ordinācijas analīze.
II	8	Zālaugu stāva zirnekļi	Izpētīt zālaugu stāva zirnekļu daudzveidību kaļķainajos zāļu purvos Latvijā un noteikt, kā veģetācija ietekmē šo zirnekļu grupu	<ul style="list-style-type: none"> • Daudzveidības indeksu aprēķināšana; • Korelācijas analīze; • DCA ordinācijas analīze.
III	1	Epigeiskie un zālaugu stāva zirnekļi	Izpētīt zirnekļu daudzveidību Apšuciema kaļķainajā zāļu purvā un salīdzināt zirnekļu sabiedrību struktūru virsausnes stāvā un zālaugu stāvā	<ul style="list-style-type: none"> • Daudzveidības indeksu aprēķināšana; • Regresijas analīze; • RDA ordinācijas analīze.
IV	8	Epigeiskie un zālaugu stāva zirnekļi	Apkopot informāciju par Latvijas kaļķaino zāļu purvu zirnekļu faunu un izanalizēt, kuras zirnekļu sugas un ekoloģiskās grupas ir raksturīgākās šim biotopa tipam	<ul style="list-style-type: none"> • Detalizēta zinātniskās literatūras analīze; • Kaļķaino zāļu purvu zirnekļu sugu saraksta sastādīšana; • Zirnekļu iedalīšana ekoloģiskajās grupās un to aprakstīšana.
V	1	Epigeiskie un zālaugu stāva zirnekļi	Kartēt zirnekļu telpisko izplatību Apšuciema zāļu purvā un sagatavot zirnekļu izplatības kartes	<ul style="list-style-type: none"> • Klāsteranalīze; • Indikatorsugu analīze (IndVal); • Pārraudzītā dešifrēšana; • Interpolācijas metode; • Zirnekļu izplatības karšu sagatavošana.

2. TEORĒTISKAIS PAMATOJUMS

2.1. Kaļķainie zāļu purvi

Pēc ūdensguves veida tiek izdalīti trīs purvu tipi – augstie jeb sūnu purvi, pārejas purvi un zemie jeb zāļu purvi (Malawska et al. 2006; Bамbe et al. 2008). Zāļu purvi ir minerotrofi mitrāji, kas ūdeni un barības vielas saņem no gruntsūdeņiem un/vai virszemes noteces (Pakalne, Kalniņa 2005). Visus zāļu purvus var iedalīt trīs galvenajās grupās: (1) nabadzīgie purvi (pH = 4–5,5; kalcijs koncentrācija < 10 mg L⁻¹); (2) bagātie purvi (pH = 5,5–7; kalcijs koncentrācija 10–20 mg L⁻¹); un (3) īpaši bagātie purvi (pH = 7–8,5; kalcijs koncentrācija > 20 mg L⁻¹) (Martini et al. 2006; Rydin, Jeglum 2006). Kaļķainie zāļu purvi ir ārkārtīgi bagāti biotopi, kuros sastopamas vairākas augu un dzīvnieku sugas, kas ir īpaši pielāgotas apstākļiem ar augstu pH līmeni un augstu kalcijs koncentrāciju – tā saucamās kalcifilās jeb kalciju mīlošās sugas (Rydin, Jeglum 2006). Kaļķainie zāļu purvi tiek uzskatīti par vienu no visjutīgākajiem no gruntsūdeņiem atkarīgajiem mērenās joslas biotopiem (Johansen et al. 2011).

Kaļķainie zāļu purvi ir biotopi ar lielu aizsardzības vērtību, jo tajos sastopams neticami bagāts un daudzveidīgs augu un dzīvnieku sugu kopums, tostarp daudzas apdraudētas sugas (Schmidt et al. 2008; McBride et al. 2011). Turklāt kaļķainajos zāļu purvos sastopamas sugas, kas atrodamas praktiski tikai šajā biotopu tipā un nevar dzīvot citur, piemēram, no augiem tādas ir rūsganā melncere *Schoenus ferrugineus*, Devela grīslis *Carex davalliana*, mušu ofrīda *Ophrys insectifera*, strupais donis *Juncus subnodulosus* un citas (Bамbe et al. 2008; Auniņš et al. 2013).

Agrāk zāļu purvu ekosistēmas bija samērā izplatītas Eiropas mērenajā joslā (Van Diggelen et al. 2006). Taču mūsdienās tās ir ļoti reti sastopamas, jo pēdējos gadsimtos antropogēnā spiediena dēļ tās ir piedzīvojušas krasu skaita un lieluma samazināšanos – daudzi purvi ir tikuši selektīvi nosusināti un pārveidoti par mazproduktīviem zālājiem (Šefferova et al. 2008). Turklāt arī liela mēroga ietekmējoši faktori, piemēram, eutrofikācija, paskābināšanās, biotopu sadrumstalotība un klimata pārmaiņas, ir izraisījuši daudzu purvu degradāciju (Saunders et al. 1991; Chapman et al. 2003). Tā rezultātā lielākajā daļā Eiropas Savienības valstu kaļķainie zāļu purvi ir kļuvuši ļoti reti sastopami (Račinska 2002; Auniņš et al. 2013), un daudzi šajos biotopos dzīvojošie organismi mūsdienās tiek uzskatīti par apdraudētiem (Koponen 2003).

Sava retuma dēļ kaļķainajiem zāļu purviem Eiropas Savienībā ir augsta aizsardzības prioritāte – tie pieder pie ES Biotopu direktīvas (EC 1992) I pielikumā

uzskaitītajiem kopienas nozīmes dabisko biotopu veidiem. Kaļķainie zāļu purvi ir viens no retākajiem biotopiem arī Latvijā – lai gan nav pieejami precīzi dati par šī biotopa faktisko platību valstī, aptuvenās aplēses liecina, ka kaļķainie zāļu purvi aizņem tikai aptuveni 0,01% no visas Latvijas teritorijas (Auniņš et al. 2013). Lielākie kaļķainie zāļu purvi atrodami Latvijas rietumu daļā, īpaši piejūras zemienē (Bambe et al. 2008; Auniņš et al. 2013).

2.2. Zirnekļu ekoloģija

Zirnekļu fauna un ekoloģija kaļķainajos zāļu purvos ir ļoti maz zināma, jo gandrīz pilnībā trūkst pētījumu par šajos biotopos mītošajiem zirnekļiem. Ir tikai nedaudzi pētījumi par zāļu purvu zirnekļiem Latvijā (Cera et al. 2010) un tās tuvākajās kaimiņvalstīs – Igaunijā (Vilbaste 1980) un Polijā (Kajak et al. 2000). Daudz vairāk pētījumu ir veikts par sūnu purvu zirnekļiem – ir vairāki pētījumi no Latvijas (Šternbergs 1991; Spunģis 2008), kā arī no Igaunijas (Vilbaste 1980), Lietuvas (Relys, Dapkus 2002; Biteniekyté, Relys 2006, 2008), Polijas (Kupryjanowicz et al. 1998), Somijas (Koponen 2002a,b) un citām valstīm. Ņemot vērā, ka starp sūnu purviem un zāļu purviem pastāv liela ekoloģiska atšķirība, kas atspoguļojas gan sugu sastāvā, gan veģetācijas struktūrā, ir skaidrs, ka ir nepieciešams vairāk pētījumu tieši par zāļu purvu biotopiem.

Zirnekļi ir sastopami gandrīz visās sauszemes ekosistēmās, izņemot polāros (Arktikas un Antarktikas) reģionus (Coleman et al. 2004), un tie ir vieni no visvairāk dominējošajiem kukaiņēdājiem sauszemes ekosistēmās (Nyffeler, Benz 1987; Wise 1995), kas apdzīvo daudz dažādas telpiskās un temporālās (laika) nišas (Kremen et al. 1993; Wise 1995). Turklāt zirnekļi ir viena no visdaudzveidīgākajām posmkāju kārtām – tajā ir vairāk nekā 52 000 sugu (Platnick 2024).

Zirnekļi ir augsta ranga barības ķēdes konsumenti, un kopā ar citiem plēsīgajiem posmkājiem (piemēram, simtkājiem un plēsīgajām skrejvabolēm) sastāda lielāko daļu no plēsīgajiem bezmugurkaulniekiem vairumā sauszemes ekosistēmu (Wise 1995). Zirnekļiem ir svarīga loma līdzsvara nodrošināšanā dabā, jo tie ieņem stratēģiski funkcionālu vietu sauszemes barības tīklos – tie darbojas kā regulējoši aģenti sauszemes posmkāju sabiedrībās un ir nozīmīgs barības avots augstākiem organismiem (Whitcomb 1974; Young, Edwards 1990; Nyffeler et al., 1994.; Oxbrough et al. 2005).

Zirnekļi tiek uzskatīti pat labiem bioindikatoriem (Pearce, Venier 2006), kas nozīmē, ka, tos pētot, ir iespējams novērtēt konkrētā biotopa aizsardzības vērtību (Churchill 1997; Mas et al. 2009). Kopumā ir vairāki iemesli, kāpēc zirnekļi tiek rekomendēti kā labi indikatororganismi: (1) tie ir plaši izplatīti lielā skaitā un tāpēc nodrošina statistiskai analīzei vajadzīgos datus (Foelix 2011); (2) tos var viegli ievākt, izmantojot standartizētas paraugu ņemšanas metodes (Wise 1995); (3) tie ir taksonomiski labi pazīstami salīdzinājumā ar citām bezmugurkaulnieku grupām, un tos var identificēt bez dārga aprīkojuma vai tehnikas

(Oxbrough et al. 2005); un (4) tie labi prognozē vispārējo bezmugurkaulnieku bioloģisko daudzveidību, jo tie ir saistīti ar fitofāgu un detritofāgu barības tīkliem (Wise 1995; Willett 2001). Kopumā zirnekļus var izmantot kā indikatorus biotopa kvalitātei, antropogēnajam stresam, biotisko sabiedrību ekoloģiskajam stāvoklim, smago metālu koncentrācijai vidē un citos gadījumos (Maelfait, Hendrickx 1998; Buchholz 2010; Cera et al. 2010).

2.3. Zirnekļu izplatība un tālzpēte

Viens no galvenajiem ekoloģijas mērķiem ir izprast sugu izplatību (Andrewartha, Birch 1954). Zināšanas par telpisko struktūru ir svarīgas, lai izstrādātu efektīvas bioloģiskās daudzveidības saglabāšanas stratēģijas (Lamoreux et al. 2005; Ziesche, Roth 2008). Zirnekļu un citu posmkāju skaits pēdējās desmitgadēs strauji samazinās, tāpēc ir svarīgi pētīt to izplatību un censties tos saglabāt (Gullan, Cranston 2014). Tomēr, lai izstrādātu jēgpilnas saglabāšanas stratēģijas, ir nepieciešama konsekventa un uzticama informācija par sugu izplatību (Lamoreux et al. 2005). Tomēr šādus datus ir grūti iegūt, izmantojot tradicionālās lauka metodes, jo tas ir darbietilpīgi, laiktietilpīgi, dārgi un grūti īstenojami nepieejamās vietās (Rhodes et al. 2015).

Mūsdienās ļoti populāra ekoloģisko datu ievākšanas metode ir tālzpēte, kas var daļēji aizstāt un/vai papildināt lauka pētījumus (piemēram, LaRue et al. 2017; Cavender-Bares et al. 2020). Šobrīd liela priekšrocība ir tā, ka nesenaīs tālzpētes tehnoloģiju progress ir radījis lielas, augstas izšķirtspējas datu kopas, kas aptver tādus telpiskos un temporālos apmērus, kādi iepriekš nebija pieejami (Olden et al. 2008). Tomēr tajā pašā laikā tālzpētes metožu spēja kartēt zirnekļu (un posmkāju kā tādu) izplatību ir diezgan vāji izpētīta. Pašreizējās tendences liecina, ka posmkāju izpētē uzsvars tiek likts uz kukaiņiem, kas tiek uzskatīti par kaitēkļiem, savukārt tālzpētes izmantošana plašākos posmkāju, tostarp zirnekļu, ekoloģijas pētījumu aspektos joprojām ir ļoti reti sastopama (Rhodes et al. 2022).

Kopumā bioloģiskās daudzveidības tālzpētei ir divas galvenās pieejas – tiešā un netiešā pieeja. Tiešā ekoloģiskā tālzpēte ietver atsevišķu organismu vai dzīvnieku populāciju tiešu novērošanu no gaisa vai satelīta attāliem (Turner et al. 2003). Tiešā pieeja ir tikusi sekmīgi izmantota, lai uzskaitītu dažādus lielus dzīvniekus, īpaši dažādus zīdītājus (piemēram, ziloņus, zebras, lačus utt.) un putnus (piemēram, pingvīnus, albatrosus, flamingus utt.). (Lillesand et al. 2015; Fretwell et al. 2017; Xue et al. 2017; LaRue, Stapleton 2018; Duporge et al. 2020). Tomēr tiešā pieeja nedarbojas uz zirnekļiem, jo zirnekļi parasti ir ļoti sīki dzīvnieki, un tāpēc to atpazīšana satelīta attēlos vai aerofotogrāfijās ir praktiski neiespējama. Tāpēc šajā gadījumā ir jāizmanto netiešā ekoloģiskā tālzpēte, kas ietver vides parametru atvasināšanu no tālzpētē iegūtajiem attāliem kā ekoloģisko parādību aizstājējus (Turner et al. 2003). Pētījumi rāda, ka

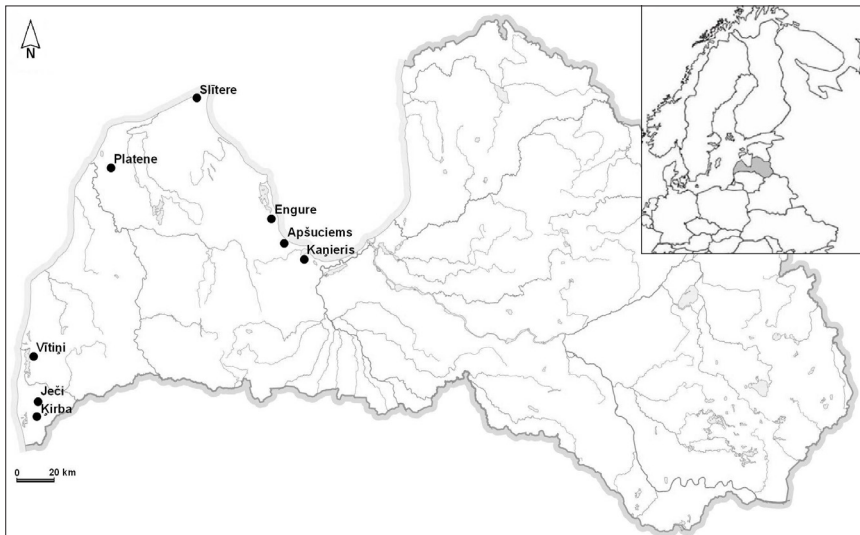
zirnekļi ir cieši saistīti ar veģetāciju un tādējādi ir ierobežoti atsevišķu biotopu robežās (Hore, Uniyal 2010). Līdz ar to veģetāciju ir iespējams izmantot kā surrogātu zirnekļu sugu izplatībai. Priekšrocība šajā gadījumā ir tāda, ka veģetāciju var salīdzinoši viegli identificēt attālināti – tā kā dažādas augu sugas atšķirīgi reaģē uz gaismu elektromagnētiskajā spektrā, tad ir iespējams attālināti atšķirt dažādu sugu augus (Cavender-Bares 2017). Lai efektīvāk izšķirtu dažādas augu sugas, jāizvēlas atbilstošas spektrālās joslas (jeb kanālus). Tuvā infrasarkanā josla ir īpaši ieteicama augu sugu identificēšanā (Feilhauer et al. 2013). Un tiklīdz veģetācija ir identificēta attālinātajos datos, šo informāciju var apvienot ar datiem par zirnekļiem, kas ievākti lauka apstākļos (Leyequien et al. 2007).

Tomēr ne vienmēr ir viegli apvienot ekoloģiskos datus un tālīzpētē iegūtos datus, jo ekoloģiskie dati parasti ir ļoti kompleksi. Piemēram, ekoloģiskajos datos var būt neparasts sadalījums (piemēram, multimodāls), nelinearitāte, vairākas trūkstošās vērtības (t.i., daudzas nulles), multikolinearitāte, daudzdimensionalitāte, atkarība no novērojumiem utt. (Fielding 1999; Crisci et al. 2012). Šo iemeslu dēļ tradicionālās statistikas metodes var būt izaicinoši lietot, lai nodrošinātu jēgpilnu šādu datu analīzi (Cutler et al. 2007). Viens no veidiem, kā atrisināt šo problēmu, ir izmantot mašīnmācīšanās paņēmienus, kas ir bijuši ļoti daudzsoļīgi ekoloģisko datu analīzē (Olden et al. 2008; Duro et al. 2012; Duporge et al. 2020). Mašīnmācīšanās ir mākslīgā intelekta apakšnozare, kas izstrādā dinamiskus algoritmus, kas spēj pieņemt uz datiem balstītus lēmumus, atšķirībā no modeļiem, kas seko statiskām programmēšanas instrukcijām (Thessen 2016). Ir pierādīts, ka mašīnmācīšanās parasti nodrošina labāku rezultātu tālīzpētes klasifikācijās salīdzinājumā ar parametriskām metodēm (Maxwell et al. 2018). Mašīnmācīšanās metožu priekšrocība salīdzinājumā ar tradicionālajām statistikas metodēm ir tāda, ka tās spēj ļoti labi darboties sarežģītos, nekārtīgos, reālās pasaules apstākļos, kas parasti ir ļoti raksturīgi reālām ekoloģiskajām sistēmām (Olden et al. 2008; Thessen 2016; Humphries et al. 2018).

3. MATERIĀLI UN METODEDES

3.1. Pētījuma vietas (Raksti I, II, III, IV, V)

Pētījums tika veikts astoņos dažādos Rietumlatvijas piejūras zemienes kaļķainajos zāļu purvos (1. attēls): (1) Apšuciema purvā; (2) Engures ezera purvā; (3) Platenes purvā; (4) Kaņiera ezera purvā; (5) Slīteres purvainajā ieplakā (saukta par vīgu); (6) purvā Vītiņu plavu kompleksā; (7) Ķirbas purvā; un (8) Ječu purvā. Visi šie purvi atrodas aizsargājamās teritorijās, kas iekļautas arī Eiropas īpaši aizsargājamo dabas teritoriju *Natura 2000* tīklā. Turklāt divi no mitrājiem – Engures ezers un Kaņiera ezers – ir Ramsāres vietas, kas nozīmē, ka tie ir starptautiskas nozīmes mitrāji, kas noteikti saskaņā ar Ramsāres konvenciju (Ramsar Convention 1971).



1. attēls. Pētīto kaļķaino zāļu purvu atrašanās vietas. Visi pētītie purvi atrodas piejūras zemienē Latvijas rietumu daļā.

3.2. Veģetācijas aprakstīšana (Raksti I, II, III, IV, V)

Lai raksturotu veģetācijas struktūru pētītajos purvos, katrā purvā tika izveidoti vairāki parauglaukumi. Parauglaukumi purvos izvietoti tā, lai proporcionāli

atspoguļotu konkrētā purva mikrobiotopu daudzveidību. Veģetācija katrā parauglaukumā tika aprakstīta, izmantojot kvadrātus ar platību 1 m² (Raksti I, II) vai ar platību ~80 m² (Raksti III, V). Šajos kvadrātos tika reģistrēts kopējais vaskulāro augu sugu skaits un ar 5% precizitāti vizuāli novērtēts katras augu sugas, sūnu un kailas zemes projektīvais segums.

Pirms datu analīzes visas veģetācijas seguma vērtības tika pārveidotas pēc Brauna–Blankē skalas, kas dod skaitliskus procentu rangus: (+) <1% projektīvais segums; (1) 1–5%; (2) 6–25%; (3) 26–50%; (4) 51–75%; (5) 76–100% (Braun-Blanquet 1964). Vaskulārie augi, ja iespējams, tika identificēti līdz sugas līmenim, pretējā gadījumā līdz ģints līmenim. Sūnaugi tika uzskatīti par atsevišķu grupu un netika identificēti ne līdz vienam taksonomiskajam līmenim. Vaskulāro augu noteikšanā tika izmantoti Pētersone un Brikmane (1980) un Mossberg un Stenberga (2003) noteicēji. Katrā purvā tika fiksēts arī veģetācijas augstums (Raksti II, III) – tas tika mērīts kā garākā auga augstums (cm).

3.3. Zirnekļu ievākšana (Raksti I, II, III, IV, V)

Tika izmantotas divas dažādas zirnekļu ievākšanas metodes, lai ievāktu paraugus no biotopa virsaugšnes stāva un no zālaugu stāva. Virsaugšnes stāva zirnekļi tika ievākti, izmantojot augsnes lamatas, kas bija plastmasas krūzītes ar diametru 7,5 cm un tilpumu 250 mL. Katra krūzīte tika piepildīta ar 100 mL šķīduma, kas saturēja 90 mL 10% formalīna, 10 mL etilēnglikola un dažus pilienus mazgāšanas līdzekļa, lai samazinātu šķīduma virsmas spraigumu. Lamatas tika ieraktas zemē tā, lai krūzītes augšējā mala būtu vienā līmenī ar augsnes līmeni. Lamatas tika turētas augsnē no 2010. gada 5. jūnija līdz 3. jūlijam (Raksts I) un no 2012. gada 27. jūlija līdz 22. augustam (Raksts III).

Zālaugu stāvā mītošie zirnekļi tika ievākti, izmantojot entomoloģisko tīkliņu ar diametru 30 cm. Viens paraugs sastāvēja no 50 tīkliņa vēzieniem. Tīkliņa paraugi tika ievākti 2011. gada 16. un 17. jūlijā (Raksts II) un 2012. gada 26. un 27. jūlijā (Raksts III).

3.4. Zirnekļu noteikšana (Raksti I, II, III, IV, V)

Pēc ievākšanas zirnekļi tika nekavējoties ievietoti 70% etilspirta šķīdumā vēlākai noteikšanai. Laboratorijā visi zirnekļi tika sašķiroti, saskaitīti un noteikti, izmantojot atbilstošu literatūru. Lai identificētu zirnekļus, tika izmantots binokulārais mikroskops ar 45× palielinājumu. Cik vien iespējams, zirnekļi tika identificēti līdz sugas līmenim; neidentificētie īpatņi tika uzskaitīti kā morfosugas. Tā kā zirnekļu sugu identifikācijas pamatā galvenokārt ir ģenitālījas, tad līdz sugu līmenim tika identificēti tikai pieauguši īpatņi, savukārt lielākā daļa nepieaugušu zirnekļu tika noteikti tikai līdz dzimtas līmenim.

Sugu noteikšanā tika izmantoti sekojoši noteicēji: Locket un Millidge (1953), Roberts (1996) un Nentwig et al. (2012), un zirnekļu nomenklatūra un taksonomija atbilst Pasaules zirnekļu kataloga versijai 25.0 (Platnick 2024). Visi ievāktie zirnekļu paraugi tiek glabāti 70% etilspirta šķīdumā, ir marķēti un tiek glabāti Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātes Zooloģijas un dzīvnieku ekoloģijas katedrā, Rīgā.

3.5. Lauka datu analīze (Raksti I, II, III)

Zirnekļu dominances struktūra tika analizēta, izmantojot Engelmana dominances skalu, saskaņā ar kuru eudominantās sugas veido >32% no kopējā sugu skaita, savukārt dominantās, subdominantās, recedentās, subrecedentās un sporādiskās sugas veido attiecīgi 10–32%, 3,2–10%, 1–3,2%, 0,32–1%, un <0,32% (Engelmann 1978).

Augu un zirnekļu sugu daudzveidības kvantitatīvai noteikšanai tika aprēķināti dažādi daudzveidības indeksi: sugu bagātība (S), Šenona-Vīnera daudzveidības indekss (H), Simpsona daudzveidības indekss (D) un sugu izlīdzinātība (E). Matemātiskās formulas minēto daudzveidības indeksu aprēķināšanai ir atrodamas Magurran (2004). Visi daudzveidības indeksi tika aprēķināti, izmantojot programmu PC-ORD 5.0 (McCune, Mefford 2006).

Lai noteiktu, cik augu sabiedrības var izdalīt Apšuciema purvā, tika veikta hierarhiskā klāsteranalīze, izmantojot veģetācijas datus, kas iegūti no 57 parauglaukumiem. Klāsteranalīze tika veikta statistikas vidē R (R Core Team 2020). Analīzē tika izmantots Eiklīda distance (*Euclidean distance*) un Varda saiknes metode (*Ward's linkage method*). Hierarhiskās klāsteranalīzes rezultāts tika atspoguļots grafiski, izmantojot dendrogrammu. Balstoties uz zināšanām no lauka darbiem, kā arī vizuāli pārbaudot dendrogrammu, tika secināts, ka purva veģetāciju var optimāli iedalīt četrās grupās (jeb četrās dažādās augu sabiedrībās). Šis četru grupu sadalījums tika tālāk izmantots telpiskajai analīzei.

Lai pārbaudītu sakarības starp dažādiem zirnekļu daudzveidības parametriem un dažādām veģetācijas īpašībām, tika izmantota Spīrmena rangu korelācijas analīze (Raksts I, II) un lineārās regresijas analīze (Raksts III). Pirms testēšanas tika pārbaudīts, vai dati atbilst normālajam sadalījumam (izmantojot Kolmogorova–Smirnova testu) un, ja nepieciešams, pirms analīzēm tika veikta logaritmiskā transformācija. Minētās analīzes tika veiktas ar programmu R (R Core Team 2020).

Dati tika analizēti arī izmantojot ekoloģiskās ordinācijas tehnikas – detrendēto korespondances analīzi (DCA) (Raksti I, II) un redundances analīzi (RDA) (Raksts III). Šīs analīzes tika izmantotas, lai noteiktu zirnekļu sabiedrības struktūras saistību ar veģetācijas struktūru. DCA tika veikta, izmantojot PC-ORD programmu (McCune, Mefford 2006), bet RDA tika veikta izmantojot programmas R (R Core Team 2020) VEGAN pakotni (Oksanen et al. 2009).

3.6. Literatūras analīze (Raksts IV)

Lai noskaidrotu, kāda veida zirnekļu sugas apdzīvo kaļķainos zāļu purvus, tika veikta detalizēta literatūras analīze un sagatavots īss apraksts par biotopa prasībām katrai no ievāktajām zirnekļu sugām. Zirnekļu sugu biotopa prasības tika iegūtas no daudziem dažādiem literatūras avotiem, bet galvenokārt no Locket un Millidge (1951, 1953), Roberts (1996), Harvey et al. (2002a,b), Almquist (2005, 2006), Matveinen-Huju et al. (2006), Oxbrough et al. (2006), Nentwig et al. (2012) un Arachnologische Gesellschaft (2018). Balstoties uz literatūras analīzi, visas ievāktās zirnekļu sugas tika iedalītas vairākās ekoloģiskajās grupās. Šīs grupas tika izdalītas ņemot vērā galvenokārt zirnekļu prasības pēc mitruma un gaismas, jo šie divi abiotiskie faktori ir vieni no svarīgākajiem noteicošajiem faktoriem, kas raksturo zirnekļu prasības pēc biotopa (Entling et al. 2007). Ņemot vērā mitruma preferences, sugas tika klasificētas kā higrofilas (ūdeni mīlošas) vai kserofilas (sausumu mīlošas), bet, ņemot vērā gaismas preferences, sugas tika klasificētas kā fotofilas (sauli mīlošas) vai sciofilas (ēnu mīlošas). Sugas ar plašu ekoloģisko amplitūdu (t.i., sastopamas daudzos dažādos biotopu tipos) tika klasificētas kā biotopu ģenerālisti. Tika sastādīts arī visu zirnekļu pilns sugu saraksts, kas atspoguļoja visos trīs pētījuma gados ievāktos zirnekļus. Šis saraksts ir pieejams Raksta IV 1. pielikumā.

Papildus tam tika arī apkopota informācija par to, vai zāļu purvos ievāktās zirnekļu sugas ir konstatētas arī citos Eiropas purvos. Šajā apskatā ir iekļauti tikai tie purvu pētījumi, kuros bija publicēts pilns zirnekļu sugu saraksts. Tādējādi apskatā tika iekļauti šādi pētījumi: Cera et al. (2010) (Latvijas kaļķainie zāļu purvi), Šternbergs (1991) (Latvijas Bažu purvs), Kajak et al. (2000) (Polijas zāļu purvi), Kupryjanowicz et al. (1998) (Polijas sūnu purvi), Vilbaste (1980) (Igaunijas zāļu un sūnu purvi), Koponen (2002a,b) (Ziemeļeiropas sūnu purvi, tostarp Zviedrijas, Somijas un Ziemeļnorvēģijas), Relys un Dapkus (2002) (Lietuvas sūnu purvi) un Relys et al. (2002) (Lietuvas un Somijas sūnu purvi). Šī informācija ir pieejama kā klātbūtnes-neklātbūtnes dati Raksta IV 2. pielikumā.

3.7. Tālīzpētes datu analīze (Raksts V)

Tālīzpētes analīze tika veikta tikai Apšuciema purvā. Visas darbības, kas saistītas ar tālīzpētes datu analīzi, tika veiktas Quantum GIS (QGIS), kas ir bezmaksas atvērta koda ĢIS programmatūras pakotne, ko 2002. gadā izveidoja QGIS izstrādes komanda (Flenniken et al. 2020). Lai veiktu attālinātu veģetācijas tipu klasifikāciju Apšuciema purvā, tika izmantoti augstas izšķirtspējas tālīzpētes dati – pētāmās teritorijas infrasarkanā ortofotogrāfija. Ortofoto tika iegūta no LVM GEO, izmantojot standarta ģeotelpisko pakalpojumu – WMS/WMTS. Ortofotogrāfiju uzņēma Latvijas Ģeotelpiskās informācijas aģentūra (LĢIA) 2016. gada 11. maijā no aptuveni 4000 m augstuma. Ortofotogrāfijai bija ļoti

augsta telpiskā izšķirtspēja – 0,25 m, un to ieguva digitālā lielformāta aerokamera – Vexcel UltraCam Eagle Mark 1, kurai ir spektrālā panhromatiskā josla (420–690 nm) un četras multispektrālās joslas: sarkanā (600)–690 nm), zaļā (500–600 nm), zilā (420–500 nm) un tuvā infrasarkanā jeb NIR (700–880 nm) (Vexcel 2011). Pētījumā tika izmantots četru joslu multispektrālais attēls.

Izmantojot iepriekš iegūto ortofotogrāfiju, tika veikta pārraudzītā purva veģetācijas dešifrēšana. Dešifrēšanas ievade tika iegūta no klāsteranalīzes, kas iedalīja purva veģetāciju četrās klasēs. Pamatojoties uz klāsteranalīzi, kā arī uz lauka novērojumiem, ortofotogrāfijā tika manuāli norobežoti neregulāri poligoni jeb tā sauktie interesējošie reģioni (ROI) katrai no četrām veģetācijas klasēm. Šie ROI tika attiecīgi apzīmēti kā “Grupa 1”, “Grupa 2”, “Grupa 3” un “Grupa 4”. Papildus tam tika izveidotas vēl divas citas ROI klases, kas pārstāvēja veģetācijas tipus, kas bija atrodami purvā, bet no kuriem netika ņemti lauka paraugi. Tie tika attiecīgi apzīmēti kā “Mežs” un “Nezināms veģetācijas tips”. Līdz ar to kopumā pirms pārraudzītās dešifrēšanas tika izdalītas sešas veģetācijas klases. Visi dati tika sadalīti apmācības (80%) un validācijas (20%) datu kopās.

Pārraudzītā dešifrēšana tika veikta, izmantojot mašīnmācīšanās algoritmu Random Forest (RF). Lai atrastu klasifikācijai optimālāko RF modeli, tika pārbaudīts vērtību diapazons diviem galvenajiem parametriem: $n_{tree} = [100, 200, 300, 400, 500]$ un $m_{try} = [1, 2, 3, 4, 5]$.

Kad dešifrēšanas procedūra bija veikta, bija svarīgi noteikt iegūtās informācijas kvalitāti. Šajā pētījumā tika izmantotas divas dažādas attēla kvalitātes novērtēšanas pieejas – kvalitatīvais novērtējums un kvantitatīvais novērtējums. Kvalitatīvais novērtējums ietvēra dešifrēšanas procedūras izveidotās veģetācijas tipu kartes vizuālu pārbaudi. Savukārt rezultātu kvantitatīvais novērtējums ietvēra kļūdu matricas ģenerēšanu pēc attēla klasifikācijas. Kļūdu matricas sagatavošana ir visbiežāk izmantotā kvantitatīvā metode klasifikācijas precizitātes pakāpes noskaidrošanai (Lillesand et al. 2015). Lai novērtētu izveidotās veģetācijas tipu kartes precizitāti, no kļūdu matricas tika aprēķināti četri rādītāji: (1) Kopējā precizitāte (OA); (2) Lietotāja precizitāte (UA); (3) Ražotāja precizitāte (PA); un (4) Kapa koeficients (k).

Tālīzpētes datu analīzes galvenais mērķis bija izveidot telpiskās izplatības kartes katrai Apšuciema purvā sastopamajai zirnekļu sugai. Viss kartes sagatavošanas process soli pa solim ir parādīts 2. attēlā. Kopumā procesu var iedalīt trīs galvenajos posmos.

Posms 1: Kartes $A \rightarrow B \rightarrow C$. Pirmkārt, tika atlasīti apmācību paraugi tālīzpētes attēlā (2A attēls) un veikta pārraudzītā dešifrēšana, lai iegūtu karti, kas parāda veģetācijas tipu sadalījumu visā purva teritorijā (2B attēls). Detalizēts apraksts par attēla dešifrēšanas procesu jau ir sniegts iepriekš, tāpēc šī informācija šeit netiks atkārtota. Pēc tam, pamatojoties uz lauka datiem par savāktajām zirnekļu sugām, kā arī uz klāsteranalīzi, tika aprēķinātas biotopa preferences katrai no

ievāktajām zirnekļu sugām. Šajos aprēķinos tika izmantota formula, kas aprēķina dotās sugas frekvenci (jeb sastopamības biežumu) katrā no veģetācijas tipiēm:

$$\text{Frekvence} = N_{ix} / N_x$$

kur:

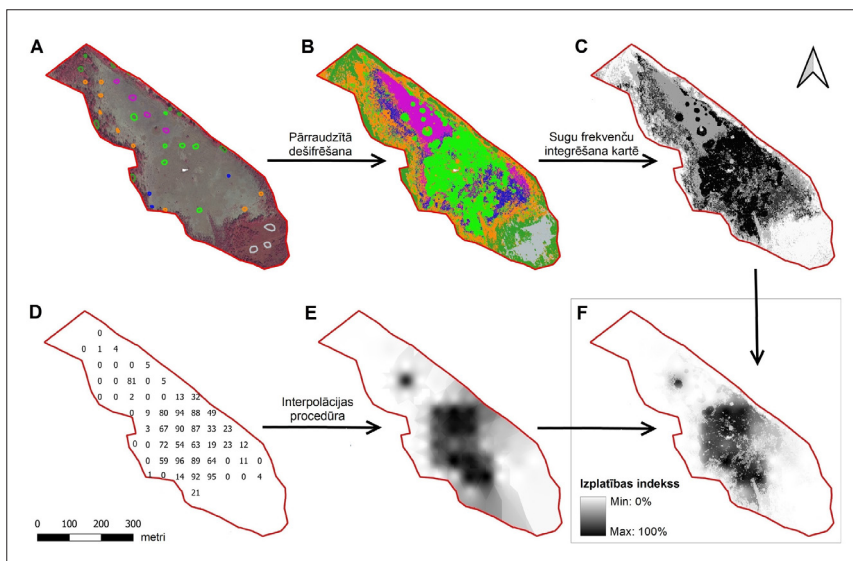
N_{ix} – paraugu skaits veģetācijas tipā x , kuros konstatēta suga i ;

N_x – kopējais paraugu skaits veģetācijas tipā x .

Kad katras sugas biotopa preferences tika aprēķinātas, šie dati tika integrēti veģetācijas tipu kartē. Rezultātā tika iegūta jauna karte, kas parāda konkrētās zirnekļu sugas sastopamības biežumu katrā veģetācijas tipā un tādējādi šī karte sniedz informāciju par konkrētajai sugai piemērotākajiem veģetācijas tipiēm (2C attēls).

Posms 2: Kartes D→E. Tikmēr tika apstrādāti arī lauka dati par ievāktajiem zirnekļiem (2D attēls). Lai šos lauka datus grafiski attēlotu kartē, tika izmantota telpiskās interpolācijas metode. Interpolācija pārvērš punktu datus virsmas datus un parasti tiek izmantota vērtību prognozēšanai nezināmās vietās, izmantojot vērtības tuvākajā apkārtnē (Bărbulescu 2016). Šajā pētījumā tika izmantota procedūra, ko sauc par apgrieztā attāluma svērto (IDW) interpolāciju. IDW procedūras lietotāja ievade ir attāluma jaudas parametrs (p) un tuvāko parauga punktu skaits (n), kas izmantojams interpolācijā. Galvenais faktors, kas ietekmē IDW interpolācijas precizitāti, ir attāluma jaudas parametra vērtība p (Setianto, Triandini 2013). Jaudas vērtība 2 ir visbiežāk izmantotā vērtība IDW interpolācijas metodē, un tā tika izvēlēta arī šajā pētījumā. Tikmēr parametrs n tika iestatīts kā maksimālais tuvāko punktu skaits. Interpolācijas procedūra tika veikta ar SAGA (Automatizētā ģeozinātniskās analīzes sistēma), kas ir integrēta QGIS programmā (attēls 2E).

Posms 3: Karte F. Kad tika veikti visi iepriekšējie karšu apstrādes posmi, galīgā karte tika izveidota, apvienojot divas citas kartes – karti C un karti E. Šīs divas kartes tika apvienotas ar QGIS Rastra kalkulatora palīdzību, reizinot visas abu karšu pikseļu vērtības. Rezultātā tika izveidota karte F, kas parāda kartēto (t.i., visticamāko) zirnekļu sugu izplatību purvā (2F attēls). Kartes reizināšanas procesā tika ģenerēta skaitliska vērtība, kurai tika piešķirts nosaukums “Izplatības indekss”. Šīs F kartes tika sagatavotas tām zirnekļu sugām, kurām purvā tika konstatēts vislielākais indivīdu skaits.



2. attēls. Shēma, kas pa posmiem parāda visu zirnekļu sugu telpiskās izplatības karšu sagatavošanas procesu. (A) Infrasarkanā ortofoto karte ar apmācības paraugiem; (B) Tematiskā karte, kas parāda veģetācijas tipu izplatību purvā; (C) Zirnekļu sugu sastopamības biežums katrā veģetācijas tipā – jo tumšāka krāsa, jo veģetācijas tips ir piemērotāks konkrētajai sugai; (D) Ievāktu zirnekļu individu skaits katrā parauglaukumā; (E) Dotās zirnekļu sugas interpolētā izplatība; (F) Galīgā karte, kas parāda kartēto zirnekļu sugu izplatību purvā – jo tumšāka krāsa, jo lielāka varbūtība, ka konkrētā zirnekļu suga šeit ir sastopama.

4. REZULTĀTI

4.1. Virsausnes stāva zirnekļu daudzveidība kaļķainajos zāļu purvos (Raksts I)

2010. gadā piecos kaļķainajos zāļu purvos ar augsnes lamatām tika ievākti 5270 zirnekļu indivīdi, kas piederēja pie 17 dzimtām un 102 sugām. Kopējais pieaugušo zirnekļu skaits bija 4646. Sugu un indivīdu skaits dažādos zāļu purvos bija ļoti atšķirīgs. Īpaši mainīgs bija indivīdu skaits – tas svārstījās no 474 (Kaņierī) līdz 1818 (Platenē). Arī zirnekļu daudzveidība atšķīrās starp purviem. Engurē-2 bija visdaudzveidīgākā zirnekļu sabiedrība, pamatojoties uz Šenona daudzveidības indeksu, savukārt vismazāk daudzveidīgais purvs bija Engurē-1. Zirnekļu sugas bija visizlīdzinātāk izplatītas Engurē-2, bet Engurē-1 dažādu sugu sastopamības pēc izlīdzinātības indeksa bija vismazāk līdzīgas.

Katram purvam bija savas unikālās zirnekļu sugas, kas bija sastopamas tikai šajā konkrētajā purvā. Platenē bija vislielākais unikālo sugu skaits, no kurām visizplatītākā bija *Erigone atra*. Tikai 11 sugas tika konstatētas pilnīgi visos pētītajos purvos.

Katrā purvā dominēja atšķirīgas zirnekļu sugas. Kaņierī bija viena eudominantā suga (*Pirata uliginosus*) un viena dominantā suga (*Centromerus* sp); Apšuciemā nebija nevienas eudominantās sugas, bet bija viena dominantā suga (*Antistea elegans*); Engurē-1 bija viena eudominantā suga (*Pirata latitans*), un neviena dominantā suga; Engurē-2 nebija eudominantu sugu, bet bija trīs dominantās sugas (*Antistea elegans*, *Pardosa pullata*, *Pirata uliginosus*); un Platenē bija viena eudominantā (*Pardosa pratīvaga*) un divas dominantās sugas (*Pirata knorri*, *Pirata tenuitarsis*).

Zirnekļu dzimtas ar vislielāko indivīdu skaitu bija Lycosidae (3173 indivīdi), Linyphiidae (526 indivīdi), Hahniidae (327 indivīdi) un Gnaphosidae (284 indivīdi). Savukārt sugām visbagātākās dzimtas bija Linyphiidae (32 dažādas sugas), Lycosidae (20 dažādas sugas) un Gnaphosidae (14 dažādas sugas).

4.2. Zālaugu stāva zirnekļu daudzveidība kaļķainajos zāļu purvos (Raksts II)

2011. gadā astoņos kaļķainajos zāļu purvos ar entomoloģisko tīkliņu tika ievākti 760 zirnekļu indivīdi, kas piederēja pie deviņām dzimtām un 20 sugām. Pieaugušo zirnekļu kopskaits bija mazs (tikai 250 indivīdi), bija daudz nepieaugušo zirnekļu. Analizējot zirnekļu daudzveidību, tika secināts, ka pētītajos

purvos zirnekļiem bija ļoti zemas Šenona indeksa vērtības, bet salīdzinoši augstas Simpsona indeksa vērtības. Tas liecina, ka zālaugu stāva zirnekļu sabiedrību raksturo neliels skaits indivīdiem bagātu sugu un liels skaits indivīdiem nabadzīgu sugu. Šie daudzveidības indeksi arī parādīja, ka zirnekļu ziņā visdaudzveidīgākie purvi bija Apšuciems un Kaņieris, savukārt Platenē bija sastopamas vismazāk daudzveidīgās zirnekļu sabiedrības.

Indivīdiem visbagātākā zirnekļu suga, kas tika ievākta purvos, bija *Dolomedes fimbriatus*, kas veidoja 32,2% no visiem konstatētajiem pieaugušajiem zirnekļiem. Nākamās indivīdiem visbagātākās zirnekļu sugas bija *Tibellus maritimus* (31,0%), *Evarcha arcuata* (10,1%), *Marpissa radiata* (5,0%), *Pardosa sphagnicola* (5,0%) and *Xysticus ulmi* (3,9%). Nebija nevienas sugas, kas būtu ievāktas visos astoņos purvos, bet desmit sugas tika ievāktas tikai vienā konkrētā purvā.

Kopumā indivīdiem visbagātākās zirnekļu dzimtas bija Araneidae (126 indivīdi), Pisauridae (91 indivīds), Philodromidae (80 indivīdi) un Salticidae (68 indivīdi). Visas pārējās dzimtas bija pārstāvētas ar mazāk nekā 40 indivīdiem katra. Savukārt sugām visbagātākās zirnekļu dzimtas bija Linyphiidae (piecas dažādas sugas) un Araneidae (četras dažādas sugas).

4.3. Zirnekļu daudzveidība un vertikālā stratifikācija Apšuciema zālū purvā (Raksts III)

2012. gadā Apšuciema purvā kopā tika ievākti 2937 zirnekļu indivīdi, kas piederēja pie 80 sugām 19 dzimtās. Kopējais pieaugušo zirnekļu skaits bija 1735. Kopumā 55 no visām ievāktajām zirnekļu sugām bija virsausnes stāvu apdzīvojošas, bet 25 sugas bija zālaugu stāvu apdzīvojošas. Vidējais Šenona indekss virsausnes stāva zirnekļiem bija 1,69 ($\pm 0,06$ standartkļūda) un tas variēja no 0,50 līdz 2,25, savukārt Šenona indekss zālaugu stāva zirnekļiem bija 0,85 ($\pm 0,07$) un tas variēja no 0,14 līdz 1,86. Sugas izlīdzinātība virsausnes stāva zirnekļiem bija 0,87 ($\pm 0,02$), bet zālaugu stāva zirnekļiem – 0,68 ($\pm 0,04$). Purvā tika novērots liels skaits sporādisku zirnekļu sugu. No virsausnes stāva zirnekļiem tika ievāktas 35 sporādiskas sugas (63% no visiem virsausnes stāva zirnekļiem), bet no zālaugu stāva zirnekļiem – septiņas (28% no visiem zālaugu stāva zirnekļiem).

Apšuciema purvā zirnekļu vertikālās izplatības struktūra tika analizēti gan pa taksoniskajām grupām (t.i., sugām un dzimtām), gan pa ekoloģiskajām grupām (t.i., funkcionālajām grupām). Dominējošākās zirnekļu sugas virsausnes stāvā un zālaugu stāvā dotas 2. tabulā. Starp virsausnes stāva zirnekļiem netika konstatētas eudominantās sugas, taču tā vietā bija salīdzinoši liels dominanto un subdominanto sugu skaits. Tīkmēr zālaugu stāvā situācija bija pavisam atšķirīga – bija viena eudominantā, viena dominantā un divas subdominantās sugas. Tādējādi sugu sastāvs, kā arī zirnekļu dominances struktūra katrā no abiem veģetācijas stāviem bija acimredzami atšķirīga.

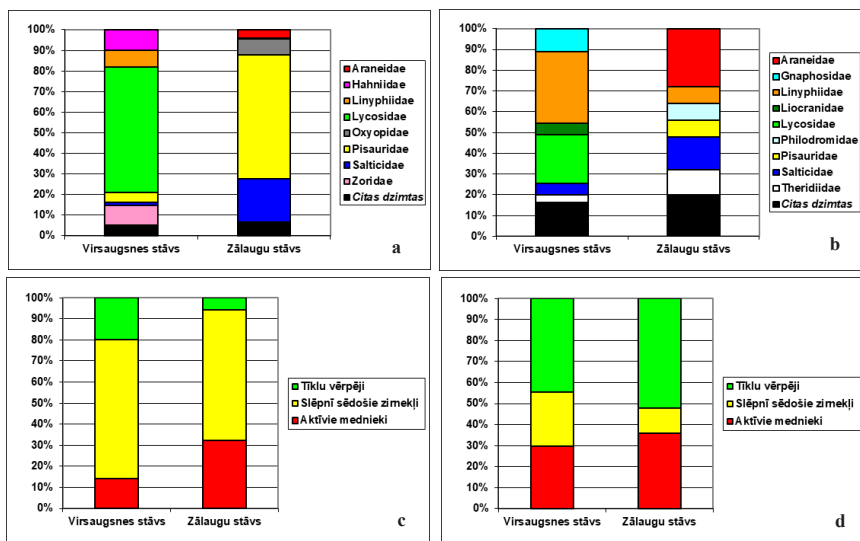
2. tabula. Apšuciema purva virsaugšnes stāvā un zālaugu stāvā indivīdiem visbagātākās zirnekļu sugas 2012. gadā. Izmantota Engelmanna dominances skala (Engelmann 1978).

Dominances klase	Virsaugšnes stāvs	Zālaugu stāvs
Eudominantās sugas (>32%)	–	<i>Dolomedes fimbriatus</i> (Pisauridae)
Dominantās sugas (10–32%)	<i>Trochosa terricola</i> (Lycosidae), <i>Antistea elegans</i> (Hahniidae), <i>Piratula hygrophilus</i> (Lycosidae), <i>Zora spinimana</i> (Zoridae), <i>Hygrolycosa rubrofasciata</i> (Lycosidae)	<i>Evarcha arcuata</i> (Salticidae)
Subdominantās sugas (3.2–10%)	<i>Pirata tenuitarsis</i> (Lycosidae), <i>Piratula knorri</i> (Lycosidae), <i>Pardosa sphagnicola</i> (Lycosidae), <i>Pardosa fulvipes</i> (Lycosidae)	<i>Oxyopes ramosus</i> (Oxyopidae), <i>Heliophanus cupreus</i> (Salticidae)
Recedentās sugas (1–3.2%)	<i>Pirata uliginosus</i> (Lycosidae), <i>Allomengea vidua</i> (Linyphiidae), <i>Phrurolithus festivus</i> (Corinnidae), <i>Bathypantes gracilis</i> (Linyphiidae), <i>Pardosa lugubris</i> (Lycosidae), <i>Bathypantes parvulus</i> (Linyphiidae), <i>Euryopsis flavomaculata</i> (Theridiidae)	<i>Pisaura mirabilis</i> (Pisauridae), <i>Synageles venator</i> (Salticidae), <i>Xysticus ulmi</i> (Thomisidae), <i>Singa hamata</i> (Araneidae), <i>Neoscona adianta</i> (Araneidae)
Subrecedentās sugas (0.32–1%)	<i>Walckenaeria alticeps</i> (Linyphiidae), <i>Leptorchestes berolinensis</i> (Salticidae), <i>Oedothorax</i> sp. (Linyphiidae), <i>Erigone arctica</i> (Linyphiidae)	<i>Tibellus maritimus</i> (Philodromidae), <i>Tetragnatha nigrita</i> (Tetragnathidae), <i>Clubiona germanica</i> (Clubionidae), <i>Tibellus oblongus</i> (Philodromidae), <i>Marpissa radiata</i> (Salticidae), <i>Araneus diadematus</i> (Araneidae), <i>Araniella cucurbitina</i> (Araneidae), <i>Araneus quadratus</i> (Araneidae), <i>Cheiracanthium punctorium</i> (Miturgidae)
Sporādiskās sugas (<0.32%)	Atlikušās 35 sugas	Atlikušās septiņas sugas

Starp virsaugšnes stāvu un zālaugu stāvu tika novērotas lielas atšķirības arī dominances struktūrā zirnekļu dzimtu līmenī (3a, b attēls). Indivīdiem visbagātākā dzimta virsaugšnes stāvā bija Lycosidae, kas veidoja 60,8% no visiem

virsausnes stāva zirnekļiem, savukārt zālaugu stāvā visizplatītākā dzimta bija Pisauridae ar 59,9% no visiem zālaugu stāva zirnekļiem. Šīs divas dzimtas skaitliskā ziņā nepārprotami dominēja, neskatoties uz to, ka Pisauridae dzimta bija pārstāvēta principā tikai ar *Dolomedes fimbriatus*, savukārt Lycosidae dzimtu – ar 13 dažādām sugām. Tikmēr sugām visbagātākās virsausnes stāva zirnekļu dzimtas bija Linyphiidae (34,5% no visiem virsausnes stāva zirnekļiem) un Lycosidae (23,6%), bet zālaugu stāvā – Araneidae (28,0% no visiem zālaugu stāva zirnekļiem).

Pamatojoties uz zirnekļu medību stratēģijām, zirnekļi tika sagrupēti trīs funkcionālās grupās: (1) tiklu vērpēji (konstatētās zirnekļu dzimtas: Theridiidae, Araneidae, Agelenidae, Linyphiidae, Tetragnathidae un Hahniidae); (2) slēpnī sēdošie zirnekļi (Lycosidae, Thomisidae un Pisauridae); un (3) aktīvie mednieki (Gnaphosidae, Clubionidae, Miturgidae, Philodromidae, Salticidae, Oxyopidae, Zoridae, Liocranidae un Corinnidae). Kopumā funkcionālo grupu sastāva analīze liecināja, ka zirnekļu funkcionālo grupu struktūra abos veģetācijas stāvos bija diezgan līdzīga – slēpnī sēdošie zirnekļi bija skaitliski dominējošākā grupa abos stāvos, savukārt tiklu vērpēji – sugām visbagātākā grupa abos stāvos (3c, d attēls).



3. attēls. Zirnekļu dzimtu un funkcionālo grupu dominances struktūra pēc indivīdu skaita un pēc sugu skaita Apšuciema purva virsausnes stāvā un zālaugu stāvā; (a) indivīdiem visbagātākās zirnekļu dzimtas; (b) sugām visbagātākās zirnekļu dzimtas; (c) indivīdiem visbagātākās zirnekļu funkcionālās grupas; (d) sugām visbagātākās zirnekļu funkcionālās grupas.

4.4. Ekoloģiskās attiecības starp zirnekļiem un veģētāciju (Raksti I, II, III)

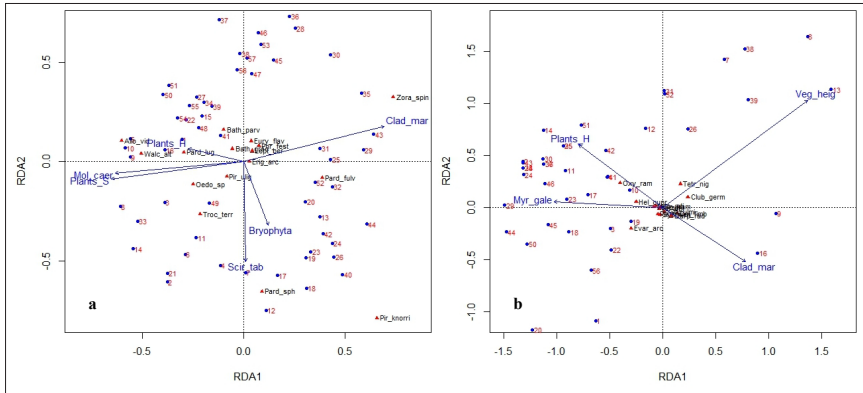
Regresijas analīze parādīja, ka zirnekļu skaitu, sugu bagātību un daudzveidību būtiski pozitīvi ietekmēja augu sugu bagātība un augu daudzveidība purvā (3. tabula). Kopumā veģētācijas strukturālie parametri vairāk ietekmēja zālaugu stāva zirnekļus – analizēs atklājās, ka augu sugu bagātība veidoja attiecīgi 21,7% un 18,1% no kopējām zālaugu stāva zirnekļu sugu bagātības un indivīdu skaita variācijām. Tikmēr salīdzinoši neliela daļa no kopējās virsaudznes stāva zirnekļu variācijas tika izskaidrota ar veģētācijas īpašībām.

Veģētācijas augstums ir vēl viena biotopa kvalitātes komponente. Tomēr atšķirībā no pozitīvajām attiecībām starp zirnekļiem un augu daudzveidību, veģētācijas augstums bija faktors, kas negatīvi ietekmēja zirnekļu skaitu (3. tabula). Kopējā zālaugu stāva zirnekļu sugu bagātība un daudzveidība būtiski samazinājās, palielinoties veģētācijas augstumam. Veicot korelācijas analīzi starp veģētācijas augstumu un dažādām augu sugām, tika secināts, ka augstāka veģētācija ir būtiski pozitīvi saistīta ar parastās niedres *Phragmites australis* klātbūtni (2011. gadā: $r_s = 0,680$; p -vērtība $< 0,01$; 2012. gadā: $r_s = 0,354$; p -vērtība $< 0,01$).

3. tabula. Lineārās regresijas analīze, kas apraksta attiecības starp virsaudznes stāvā un zālaugu stāvā mītošajiem zirnekļiem un pētītajām veģētācijas īpašībām ($n = 57$). Statistiskais būtiskums: * – 0,05; ** – 0,01; *** – 0,001.

Faktoriālā pazīme (x)	Rezultatīvā pazīme (y)	R ²	p-vērtība	Regresijas vienādojums
Augu sugu bagātība	Indivīdu skaits	0.07438	0.040*	$y = 8.7995 + 0.8041x$
	Sugu bagātība	0.08362	0.029*	$y = 4.5857 + 0.2632x$
	Sugu daudzveidība	0.1376	0.004**	$y = 1.09513 + 0.05695x$
Augu daudzveidība	Indivīdu skaits	0.02047	0.288	$y = 13.035 + 2.895x$
	Sugu bagātība	0.03291	0.177	$y = 5.7055 + 1.1333x$
	Sugu daudzveidība	0.08383	0.029*	$y = 1.2514 + 0.3051x$
Veģētācijas augstums	Indivīdu skaits	0.001644	0.765	$y = 17.179 + 0.714x$
	Sugu bagātība	0.01304	0.398	$y = 7.3452 - 0.6209x$
	Sugu daudzveidība	0.04632	0.108	$y = 1.69339 - 0.19733x$
Augu sugu bagātība	Indivīdu skaits	0.1812	0.001***	$y = -3.5705 + 1.5505x$
	Sugu bagātība	0.2168	0.0003***	$y = 0.60042 + 0.07585x$
	Sugu daudzveidība	0.1216	0.008**	$y = 0.14846 + 0.06674x$
Augu daudzveidība	Indivīdu skaits	0.06134	0.063	$y = 3.721 + 6.191x$
	Sugu bagātība	0.1331	0.005**	$y = 0.8061 + 0.4080x$
	Sugu daudzveidība	0.06776	0.051*	$y = 0.354 + 0.342x$
Veģētācijas augstums	Indivīdu skaits	0.01234	0.411	$y = 12.660 - 2.416x$
	Sugu bagātība	0.07256	0.043*	$y = 1.39722 - 0.26212x$
	Sugu daudzveidība	0.06756	0.051*	$y = 0.85085 - 0.29715x$

Redundances analīze (RDA) ar virsaugnes stāva zirnēkļu sabiedrību uzrādīja būtisku ordināciju ($p = 0,001$ pēc 999 permutācijām; 4a attēls). RDA skaitliskā izvadē parādīja, ka pirmās divas kanoniskās ass kopā izskaidroja 33,8% no datu kopējās dispersijas; pirmā ass izskaidroja 19,8%. Pirmā ass cieši korelēja ar augu sugu bagātības gradientu, kur ar augu sugām bagāti parauglaukumi novietojās kreisajā pusē, bet tie, kuros bija mazs augu sugu skaits un liels dižās aslapes



4. attēls. RDA ordinācijas diagrammas, kas parāda zirnēkļu sabiedrību organizāciju atkarībā no veģetācijas struktūras, mērogošana 2. Aplī apzīmē parauglaukumus, trijstūrī apzīmē sugas. Analīzē tika iekļautas tikai tās sugas, kurām bija ievākti ≥ 4 indivīdi, un ir parādīti tikai būtiskākie veģetācijas parametri (attēloti kā bultas); (a) ordinācijas attēls virsaugnes stāva zirnēkļu sabiedrībām; (b) ordinācijas attēls zālauģu stāva zirnēkļu sabiedrībām. Saīsinājumi: Bryophyta – sūnaugi; Clad_mar – *Cladium mariscus*; Mol_caer – *Molinia caerulea*; Myr_gale – *Myrica gale*; Scir_tab – *Scirpus tabernaemontani*; Plants_H – augu daudzveidība (Šenona daudzveidības indekss); Plants_S – augu sugu bagātība; Veg_heig – veģetācijas augstums. Virsaugnes stāva zirnēkļu sugas: Allo_vid – *Allomengea vidua*; Anti_eleg – *Antistea elegans*; Bath_grac – *Bathyphantes gracilis*; Bath_parv – *Bathyphantes parvulus*; Erig_arc – *Erigone arctica*; Eury_flav – *Euryopsis flavomaculata*; Hygr_rub – *Hygrolycosa rubrofasciata*; Lept_ber – *Leptorchestes berolinensis*; Oedo_sp – *Oedothorax* sp.; Pard_fulv – *Pardosa fulvipes*; Pard_lug – *Pardosa lugubris*; Pard_sph – *Pardosa sphagnicola*; Phr_fest – *Phrurolithus festivus*; Pir_hygr – *Piratula hygrophilus*; Pir_knorri – *Piratula knorri*; Pir_ten – *Pirata tenuitarsis*; Pir_ulig – *Pirata uliginosus*; Troc_terr – *Trochosa terricola*; Walc_alt – *Walckenaeria alticeps*; Zora_spin – *Zora spinimana*. Zālauģu stāva zirnēkļu sugas: Club_germ – *Clubiona germanica*; Dol_fimb – *Dolomedes fimbriatus*; Evar_arc – *Evarcha arcuata*; Hel_cupr – *Heliophanus cupreus*; Marp_rad – *Marpissa radiata*; Neo_adi – *Neoscona adianta*; Oxy_ram – *Oxyopes ramosus*; Pis_mir – *Pisaura mirabilis*; Sin_ham – *Singa hamata*; Syn_ven – *Synageles venator*; Tetr_nig – *Tetragnatha nigrita*; Tib_mar – *Tibellus maritimus*; Tib_obl – *Tibellus oblongus*; Xys_ulmi – *Xysticus ulmi*.

Cladium mariscus segums – pa labi. Otrā ass bija saistīta ar zilganā meldra *Scirpus tabernaemontani* un sūnaugu klātbūtni-neklātbūtni, kur parauglaukumi ar lielu *S. tabernaemontani* un sūnu segumu atradās ordinācijas diagrammas apakšējā daļā, bet ar mazu segumu – diagrammas augšējā daļā. Rezultāti liecināja, ka lai gan dažas no virsaudznes stāva zirnekļu sugām skaidri deva priekšroku noteiktam biotopa tipam, citas atradās kaut kur pa vidu ordinācijas telpai.

RDA ar zālaugu stāva zirnekļu sabiedrība arī uzrādīja būtisku ordināciju ($p = 0,003$ pēc 999 permutācijām; 4b attēls). Pirmās divas ass kopā izskaidroja 42,6% no kopējās dispersijas, bet pirmā ass atsevišķi izskaidroja 39,0%. Līdzīgi kā iepriekš, pirmā ass izkārtoja parauglaukumus pa augu daudzveidības gradientu. Papildus tam veģetācijas augstums bija faktors, kas uzrādījās kā gara bulta, parādot tā lielo nozīmi zālaugu stāva zirnekļu sabiedrību strukturēšanā. Visbeidzot, ja aplūko atsevišķas zālaugu stāvā mītošās zirnekļu sugas, tad diagrammā redzams, ka lielākā daļa no tām ir novietojusās ordinācijas diagrammas centrālajā daļā.

4.5. Pārskats par kaļķaino zāļu purvu arahnofaunu (Raksts IV)

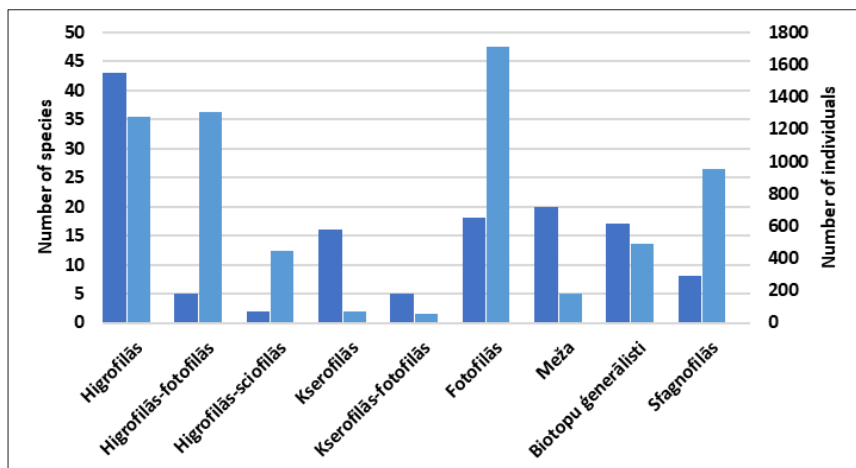
Kopumā visos trijos pētījuma gados tika ievākti 8967 zirnekļu indivīdi (6631 pieaugušais un 2336 nepieaugušie), kas pārstāvēja 134 sugas, 15 morfosugas un 21 dzimtu. Lielākā daļa sugu (87 spp.) tika ievāktas tikai vienā konkrētā gadā, savukārt visos trīs pētījuma gados tika konstatētas tikai piecas sugas (*Dolomedes fimbriatus*, *Evarcha arcuata*, *Tibellus maritimus*, *Xysticus ulmi* un *Kaestneria pullata*). Kopumā šī pētījuma laikā tika konstatētas astoņas Latvijas arahnofaunai jaunas zirnekļu sugas – *Cheiracanthium punctorium* (Eutichuridae), *Gnaphosa lapponum* (Gnaphosidae), *G. nigerrima* (Gnaphosidae), *Bathypantes parvulus* (Linyphiidae), *Centromerus semiater* (Linyphiidae), *Microlinyphia impigra* (Linyphiidae), *Pirata tenuitarsis* (Lycosidae) un *Leptorchestes berolinensis* (Salticidae). Dominējošās zirnekļu sugas katrā pētījuma gadā un katrā purvā ir uzskaitītas 4. tabulā. Viena no visbiežāk sastopamajām un visbiežāk konstatētajām sugām bija *Dolomedes fimbriatus*, kas bija sastopama lielākajā daļā pētīto kaļķaino zāļu purvu. Tomēr kopumā bija vērojamas diezgan lielas atšķirības zirnekļu sugu sastāvā starp dažādiem purviem, starp pētījuma gadiem, kā arī starp augsnes lamatām un entomoloģiskā tīkliņa paraugiem.

Izmantojot atbilstošu informāciju no literatūras, tika sagatavots īss apraksts par katru no ievāktajām zirnekļu sugām. Tāpat visas savāktās zirnekļu sugas tika sašķirotas ekoloģiskajās grupās atbilstoši to biotopu prasībām. Šī klasifikācija galvenokārt balstījās uz zirnekļu prasībām pēc mitruma (higrofilas/kserofilas sugas) un pēc gaismas (fotofilas/sciofilas sugas). Dažām zirnekļu sugām tika izdalītas arī apakšgrupas. Tomēr dažos gadījumos bija grūti klasificēt kādu zirnekļu sugu noteiktā ekoloģiskajā grupā, jo literatūrā atrodama informācija dažreiz ir pretrunīga.

4. tabula. Dominējošās zirnekļu sugas katrā pētījuma gadā un katrā pētītajā purvā.

Pētījuma gads	2010	2011	2012	
Ievākšanas metode	Augsnes lamatas	Entomoloģiskais tīkliņš	Entomoloģiskais tīkliņš	Augsnes lamatas
Apšuciems	<i>Antistea elegans</i> ; <i>Bathyphantes parvulus</i>	<i>Evarcha arcuata</i> ; <i>Tibellus maritimus</i> ; <i>Dolomedes fimbriatus</i>	<i>Dolomedes fimbriatus</i> ; <i>Evarcha arcuata</i>	<i>Trochosa terricola</i> ; <i>Antistea elegans</i> ; <i>Piratula hygrophilus</i> ; <i>Zora spinimana</i>
Kaņieris	<i>Pirata uliginosus</i>	<i>Dolomedes fimbriatus</i> ; <i>Tibellus maritimus</i> ; <i>Evarcha arcuata</i>		
Engure (1)	<i>Pardosa prativaga</i> ; <i>Piratula latitans</i> ; <i>Pirata tenuitarsis</i> ; <i>Piratula hygrophilus</i>	<i>Tibellus maritimus</i> ; <i>Dolomedes fimbriatus</i>		
Engure (2)	<i>Antistea elegans</i> ; <i>Pirata uliginosus</i>			
Platene	<i>Pardosa prativaga</i> ; <i>Piratula knorri</i>	<i>Tibellus maritimus</i> ; <i>Dolomedes fimbriatus</i>		
Ķirba		<i>Dolomedes fimbriatus</i> ; <i>Tibellus maritimus</i>		
Ječi		<i>Tibellus maritimus</i> ; <i>Dolomedes fimbriatus</i>		

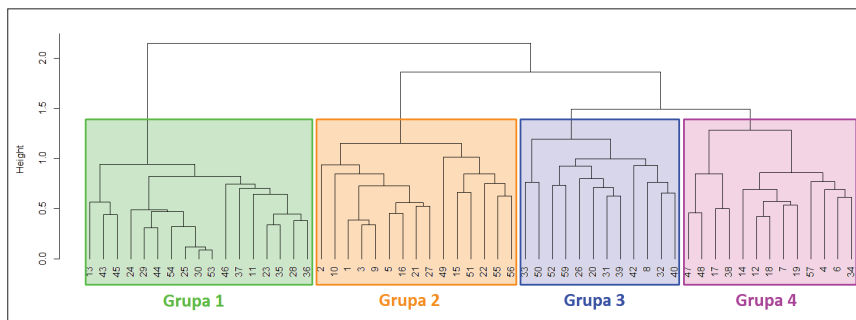
Zirnekļu ekoloģisko grupu sastāvs pētītajos kalķainajos zāļu purvos un zirnekļu sugu un indivīdu skaits katrā grupā parādīts 5. attēlā. Sugām un indivīdiem visbagātākā ekoloģiskā grupa bija higrofilās sugas – vairāk nekā puse no visām zirnekļu sugām un indivīdiem, kas tika ievākti purvos, tika klasificēti kā higrofilie (ja šeit ietver arī higrofilās-fotofilās un higrofilās-sciofilās sugas). Fotofilās sugas (ietverot fotofilās-higrofilās un fotofilās-kserofilās) bija vēl viena liela grupa pētītajos purvos – kopumā 46 no ievāktajām zirnekļu sugām (34% no visiem zirnekļiem) un 3088 indivīdus (48%) varēja klasificēt kā fotofilus. Pārējās ekoloģiskās grupas – kserofilie, sciofilie un biotopu ģenerālisti – bija pārstāvēti ar diezgan mazu sugu un indivīdu skaitu.



5. attēls. Proporcionālais zirnekļu ekoloģisko grupu sastāvs Latvijas kalņkainajos zāļu purvos pēc sugu skaita (tumši zilās kolonnas) un pēc indivīdu skaita (gaiši zilās kolonnas).

4.6. Zirnekļu telpiskā izplatība Apšuciema zāļu purvā (Raksts V)

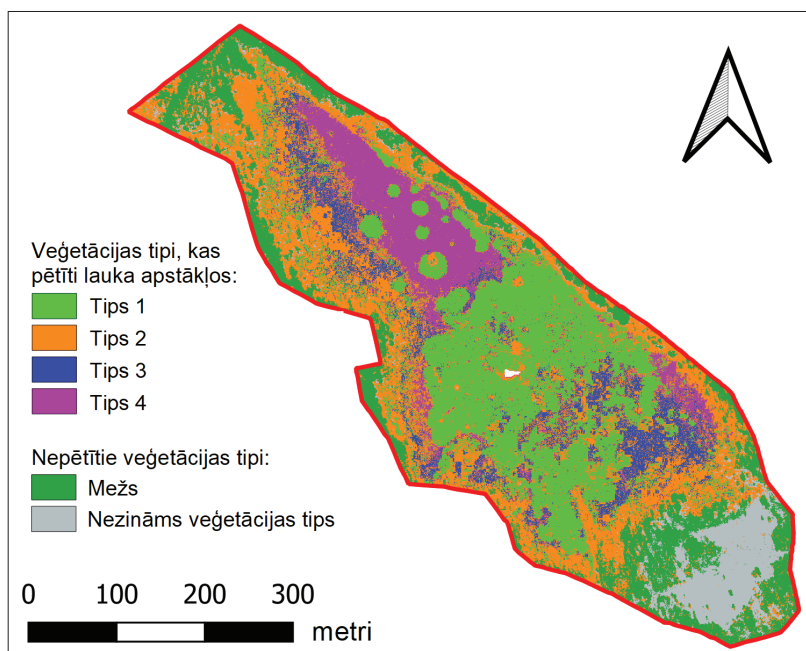
Zirnekļu izplatība tika kartēta, pamatojoties uz informāciju par purva veģetāciju. Veģetācijas tipi (jeb augu sugu sabiedrības) tika definēti, izmantojot klāsteranalīzi, kas parādīja, ka kopumā pētītajā purvā iespējams izdalīt četrus dažādus veģetācijas tipus (6. attēls). Katrs no šiem veģetācijas tipiem atšķiras pēc: (1) kopējā augu sugu skaita; (2) augu sugu sastāva; un (3) augu sugu projektīvā segums.



6. attēls. Hierarhiskās klāsteranalīzes dendrogramma, kas parāda, ka purva veģetāciju var iedalīt četrās dažādās grupās (57 parauglaukumi). Katra grupa ir iekrāsota citā krāsā. Klāsteranalīzes uzstādījumi bija: (1) Distances mērs: Eiklīda; un (2) Grupu sasaistes metode: Varda metode.

Pamatojoties uz klāsteranalīzes rezultātiem, tika veikta pārraudzītā purva veģetācijas dešifrēšana. Dešifrēšanas rezultāti parādīja, ka vislabākais klasifikācijas iznākums tika iegūts ar Random Forest modeli, kuram bija uzstādīti sekojoši parametri: $n_{tree} = 300$; un $m_{try} = 3$. Klasifikācijas rezultātā tika iegūti divi produkti: (1) tematiskā karte, kas parāda veģetācijas tipu izplatību purvā (7. attēls); un (2) statistikas tabula (t.i., kļūdu matrica), kurā parādīta katra veģetācijas tipa klasifikācijas precizitāte (5. tabula).

Lai novērtētu veģetācijas tipu klasifikācijas kvalitāti, tika veikta sagatavotās tematiskās kartes vizuālā pārbaude. Kopumā karte diezgan labi atbilda reālajam veģetācijas tipu sadalījumam purva teritorijā. Tomēr tajā pašā laikā klasifikācijas precizitāte dažādās purva daļās bija atšķirīga. Ļoti augsts precizitātes līmenis tika iegūts veģetācijas tipiem Nr. 1 un Nr. 4. Tāpat kartes vizuālā eksaminācija uzrādīja augstu precizitāti tiem veģetācijas tipiem, kuri netika pētīti lauka apstākļos – mežainajai teritorijai, kas atrodas ap purvu, kā arī nezināmajam/neidentificētajam veģetācijas tipam, kas atrodas purva dienvidaustrumu daļā.



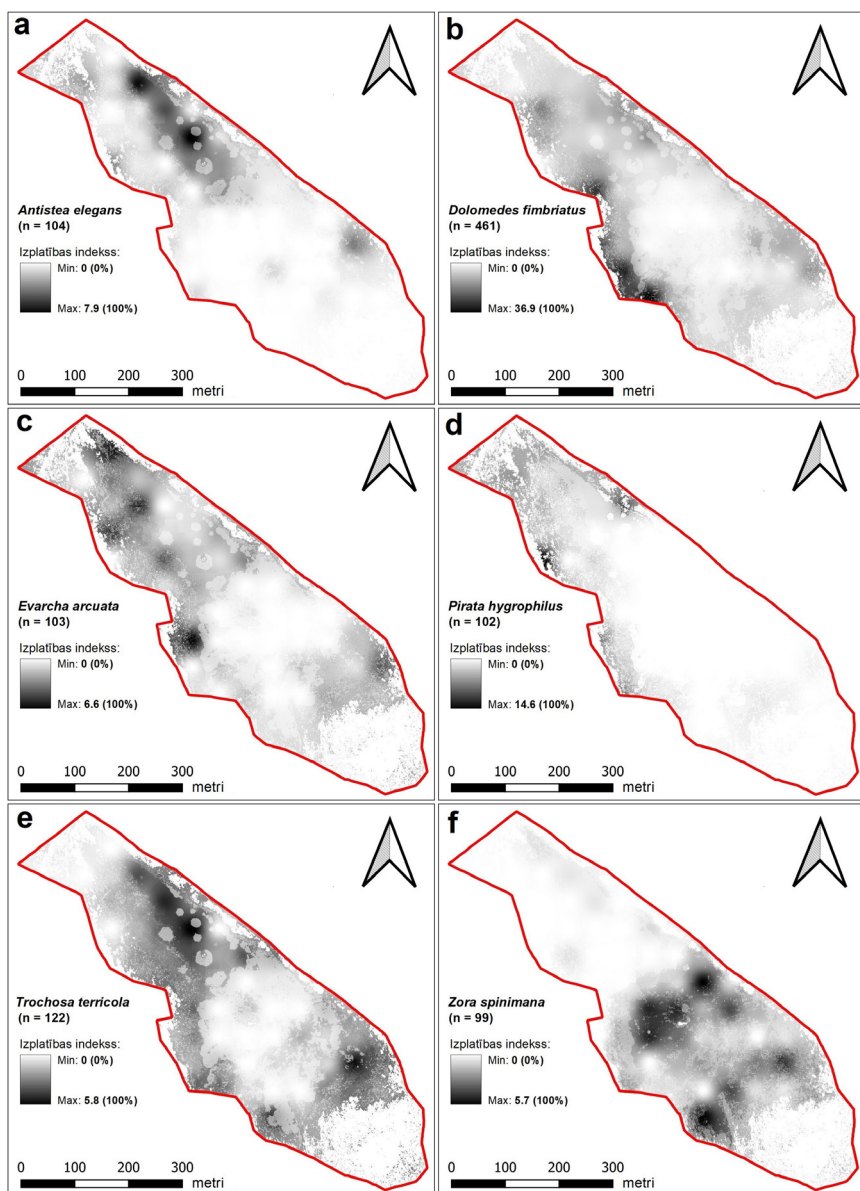
7. attēls. Karte, kurā parādīta Apšuciema purva veģetācijas tipu ($n = 4 + 2$) telpiskā lokalizācija. Karte tika izveidota, izmantojot pārraudzīto dešifrēšanu (izmantotais algoritms: Random Forest). Veģetācijas tipus Nr. 1.–4. ir saskaņā ar klāsteranalīzi un tiem ir tādas pašas krāsas.

5. tabula. Random Forest klasifikācijas kļūdu matrica un klasifikācijas precizitātes, izmantojot visprecīzāko klasifikācijas rezultātu (*n_{tree}* = 300; un *mtry* = 3). Klasifikācija tika veikta, izmantojot četrkanālu multispektrālo attēlu (R G B + NIR) ar izšķirtspēju 0,25 m.

Veģetācijas tipi		References dati						Lietotāja precizitāte	
		Veģ. tips 1	Veģ. tips 2	Veģ. tips 3	Veģ. tips 4	Mežs	Nezināms		KOPĀ
Prognoze	Veģ. tips 1	3231	149	18	0	0	0	3398	95%
	Veģ. tips 2	33	1692	105	5	37	8	1880	90%
	Veģ. tips 3	6	83	267	0	0	0	356	75%
	Veģ. tips 4	1	16	2	2361	0	0	2380	99%
	Mežs	0	42	0	0	3627	1	3670	99%
	Nezināms	0	13	0	0	0	3348	3361	100%
	KOPĀ	3271	1995	392	2366	3664	3357	15045	
Ražotāja precizitāte		99%	85%	68%	100%	99%	100%	Kopējā precizitāte: 96,5% Kapa koeficients: 0,95	

Rezultāti tika analizēti arī kvantitatīvi. Lai novērtētu Random Forest klasifikatora veiktspēju, tika izmantoti četri dažādi klasifikācijas precizitātes indeksi: Kopējā precizitāte (*OA*), Lietotāja precizitāte (*UA*), Ražotāja precizitāte (*PA*) un Kapa koeficients (*k*). Iegūtās šo indeksu vērtības ir apkopotas kļūdu matricā (5. tabula). Klasifikācijas *OA* sasniedza gandrīz 97% pa visu purva teritoriju. Runājot par individuālām precizitātēm, kļūdu matrica uzrādīja līdzīgus rezultātus kā kartes vizuālais novērtējums – ka veģetācijas tipi Nr. 1 un Nr. 4 kartē tika atpazīti gandrīz perfekti. Turpretim lielākā neskaidrība jeb nepareiza klasifikācija uzrādījās starp veģetācijas tipiem Nr 2 un Nr. 3, jo veģetācijas tips Nr. 2 tika nepareizi klasificēts kā veģetācijas tips Nr. 1 vai Nr. 3, bet veģetācijas tips Nr. 3 tika nepareizi klasificēts kā veģetācijas tips Nr. 2. Visu veģetācija tipu (izņemot Nr. 2 un Nr. 3) klasifikācijas precizitāte bija vismaz 95%, kas ir ļoti augsta. Šai datu kopai arī *k* bija ļoti augsts – 0,95%.

8. attēlā parādītas sešu zirnekļu sugu kartētās telpiskās izplatības Apšuciema purva teritorijā. Sugas sastopamības iespējamība kartē attēlota ar melnu krāsu – jo tumšāka krāsa kartē, jo vieta ir sugai piemērotāka un līdz ar to ir lielāka iespējamība, ka suga šeit ir atrodama. Kopā ar sugu izplatības kartēm katrai sugai tika ģenerēta vērtība, kas tika nosaukta kā “Izplatības indekss”. “Izplatības indekss” skaitliskā vērtība dažādām sugās bija ļoti atšķirīga, un tika novērots, ka jo mazāka ir indeksa maksimālā vērtība, jo vairāk konkrētā suga ir izkļiedēta purva teritorijā un otrādi – jo lielāka ir maksimālā vērtība, jo suga ir sastopama mazākā un koncentrētākā teritorijā. Saskaņā ar izplatības kartēm purva teritorijā nebija izteikti zirnekļu daudzveidības “karstie punkti”, jo dažādām zirnekļu



8. attēls. Sešu Apšuciena purvā mītošo zirnekļu sugu (alfabēta secībā) kartētās izplatības kopā ar “Izplatības indeksiem”. Tumšāki apgabali norāda uz lielāku varbūtību, ka suga te ir sastopama, savukārt gaišāki apgabali norāda uz mazāku sugu sastopamības iespējamību. “Izplatības indeksa” maksimālā vērtība atspoguļo sugas izkliedes pakāpi (t.i., mazākas vērtības norāda uz lielāku izkliedi).

sugām pētītajā biotopā bija diezgan atšķirīgi telpiskās izplatības veidi. Tomēr kopumā bija iespējams izdalīt piecus galvenos zirnekļu sugu izplatības veidus konkrētajā teritorijā: (1) Sugas, kas dod priekšroku purva centrālajai daļai (t.i., purva malās bija mazāk sastopamas); (2) Sugas, kas dod priekšroku purva malām (t.i., purva centrā bija mazāk sastopamas); (3) Sugas, kas izvairās no purva centra (t.i., sastopamas tikai purva malās un praktiski nav sastopamas purva centrā); (4) Sugas, kurām nav skaidras preferences (t.i., sastopamas vairāk vai mazāk visā purvā, ieskaitot purva centru un malas); un (5) sugas, kas sastopamas ļoti lokāli (t.i., dod priekšroku vienai noteiktai vietai purvā).

5. DISKUSIJA

5.1. Virsaugnes un zālaugu stāvs zirnekļu daudzveidība zāļu purvos (Raksti I, II, III)

Iegūtās Šenona indeksa vērtības parādīja, ka zirnekļu daudzveidība ļoti atšķirās starp dažādiem purviem, kā arī starp viena un tā paša purva dažādām daļām. Šis variabilitātes iemesls varētu būt saistīts ar faktu, ka arī augu sugu daudzveidība pētītajos purvos bija ļoti atšķirīga. Turklāt augu sugu daudzveidība variēja arī viena un tā paša purva ietvaros – ja runājam par Apšuciema purvu, tad var secināt, ka šis purvs ir vizuāli ļoti nevienmērīgs biotops, kas sastāv no dažāda veida mikrobiotopu mozaikas, kur ļoti nabadzīgie veģetācijas puduri (galvenokārt sastāvoši no dzižās aslapes *Cladium mariscus*) iekļaujas ļoti bagātajā veģetācijā. Daudzi pētījumi ir parādījuši, ka lielāka augu sugu bagātība un daudzveidība parasti rezultējas arī ar lielāku zirnekļu daudzveidību (Langellotto, Denno 2004; Tews et al. 2004).

Šenona indekss arī parādīja, ka virsaugnes stāva zirnekļu daudzveidība pētītajos purvos bija daudz lielāka nekā zālaugu stāva zirnekļu daudzveidība. Tā kā Šenona daudzveidības indekss apvieno gan sugu bagātības, gan izlīdzinātības novērtējumus, tad tik zemas Šenonas indeksa vērtības zālaugu stāva zirnekļiem varētu būt saistītas ar šīs zirnekļu grupas ievērojami zemāko sugu bagātību un/vai zemāku izlīdzinātības indeksa vērtību. Zālaugu stāva zirnekļu izlīdzinātība bija zems galvenokārt tāpēc, ka zālaugu stāvā absolūti dominēja tikai viena suga – *Dolomedes fimbriatus*. Purvainas teritorijas ir tipisks *D. fimbriatus* biotops (Roberts 1996), un, tā kā tas ir liela izmēra zirneklis (mātītes ķermeņa garums var sasniegt 20 mm), tam iespējams ir konkurences priekšrocības salīdzinājumā ar citiem zirnekļiem, kas apdzīvo to pašu biotopa stāvu (Harwood et al. 2001). Turklāt ķermeņa izmēra atšķirības veicina savstarpēju plēsonību, kad lielāka izmēra zirnekļu sugas uzbrūk mazāka izmēra sugām (Patrick et al. 2012). Tādējādi *D. fimbriatus* lielais ķermeņa izmērs, kā arī šai sugai piemērotie apstākļi purvā varētu būt galvenie iemesli, kāpēc šai sugai ir tik liela sastopamība pētītajā biotopā. Pretēja situācija bija vērojama virsaugnes stāvā, kur zirnekļu indivīdi bija vienmērīgāk sadalīti starp dažādām sugām. Lielākā daļa dominējošo virsaugnes stāva zirnekļu sugu piederēja pie Lycosidae dzimtas, skaitliski dominējošākie bija *Trochosa terricola*, *Piratula hygrophilus* un *Hygrolycosa rubrofasciata*. Arī citi pētnieki, kas pētījuši zirnekļus mitrāju biotopos, ir atklājuši, ka šajā biotopā parasti dominē Lycosidae dzimtas zirneklī (Koponen 2003; Cummins 2007). Tas

varētu būt izskaidrojams ar to, ka arī Lycosidae dzimtas zirnekļi bieži ir saistīti ar ūdeni (Foelix 2011). Tomēr iespējams arī, ka Lycosidae dzimtas pārsvars paraugos ir izmantotās ievākšanas metodes (augšnes lamatu) dēļ. Domājams, ka augšnes lamatas atšķirīgi notver zirnekļus ar dažādu aktivitāti, un tāpēc ļoti aktīvās grupas (piemēram, Lycosidae dzimtas pārstāvji) tiek notvertas nesamērīgi vairāk nekā pārējās (Cummins 2007). Ir pierādīts, ka pētījumos, kuros tika izmantotas augšnes lamatas, gandrīz vienmēr dominēja Lycosidae dzimta, neatkarīgi no tā, kādā biotopā pētījums tika veikts (piemēram, Corey et al. 1998; Kowal, Cartar 2012).

5.2. Zirnekļu vertikālā stratifikācija Apšuciema zaļu purvā (Raksts III)

Mēs ievācām zirnekļu paraugus no diviem dažādiem biotopa stāviem – virsaugšnes stāva un zālaugu stāva – un salīdzinājām zirnekļu dzimtu, sugu un funkcionālo grupu sastāvu starp šiem abiem stāviem. Tika konstatēts, ka katrs stāvs bija taksonomiski ļoti atšķirīgs – starp virsaugšnes stāvu un zālaugu stāvu bija vērojama maza sugu un pat dzimtu pārklāšanās. Kopumā virsaugšnes un zālaugu stāvā kopīgas bija tikai astoņas no 80 zirnekļu sugām. Šie rezultāti saskan ar daudzu citu autoru atklājumiem, kuri pētījuši zirnekļu vertikālo izplatību un arī konstatējuši, ka zirnekļi biotopā ir tendēti stratificēties (piemēram, Stenchly et al. 2012; Pinzon et al. 2013). Turklāt pētījumi liecina, ka zirnekļi uzrāda sugu stratifikāciju ne tikai meža biotopos (Brown 2008; Pinzon et al. 2013), bet arī atklātos biotopos (Kim et al. 1989; Pekár 2005), neskatoties uz to, ka šie biotopu veidi ievērojami atšķiras vertikālās stratifikācijas ziņā – kamēr meža biotopos zirnekļiem ir pieejami daudzi dažādi biotopa stāvi (t.i., zemsedzes stāvs, pamežs, lapotnes augšējais stāvs, virslapotnes stāvs), nemeža biotopos stāvu skaits ir neliels (Basset et al. 2003). Acīmredzot dažādas zirnekļu sugas/dzimtas ir labi pielāgojušās dzīvošanai noteiktā biotopa stāvā. Horváth et al. (2009), piemēram, atklāja, ka lielākā daļa dienā aktīvo zirnekļu, kas medi uz ziediem un citām auga augšējām daļām, nevar eksistēt zemākajos biotopa stāvos. Savukārt pretēji tam, lielākā daļa mazo zirnekļu (piemēram, Linyphiidae dzimta) parasti dzīvo tuvu zemei (Foelix 2011). Šādas preferences noteiktam biotopa stāvam tomēr nav pārsteidzošas, jo dažādi stāvi nodrošina ļoti atšķirīgus mikrobiotopus zirnekļiem, t.i., katram biotopu stāvam ir tikai tam raksturīgi mikroklimatiskie apstākļi, dažādu substrātu pieejamība barības meklēšanai vai tiklu veidošanai, kā arī atšķirīgs barības objektu spektrs (Abraham 1983; Foelix 2011). Pētījumi rāda, ka zirnekļi ir ārkārtīgi jutīgi pret minētajiem faktoriem, un tāpēc tas varētu būt iemesls, kāpēc starp vertikālajiem biotopa stāviem var veidoties atšķirīgas zirnekļu sabiedrības (Oguri et al. 2014).

Atbilstoši tam, kādā veidā zirnekļi medī, visas purvos konstatētas zirnekļu dzimtas tika iedalītas trīs dažādās funkcionālajās grupās: tiklu vērpēji, slēpnī sēdošie zirnekļi un aktīvie mednieki. Rezultāti parādīja, ka, neskatoties uz lielajām atšķirībām dzimtu un sugu sastāvā starp virszemes un zālaugu stāvu, zirnekļu funkcionālo grupu proporcijas abos biotopa stāvos bija diezgan līdzīgas – abos stāvos slēpnī sēdošie zirnekļi dominēja pēc indivīdu skaita, savukārt tiklu vērpēji dominēja abos stāvos pēc sugu skaita. Tomēr te jāuzsver, ka šie rezultāti varētu būt nedaudz atšķirīgi, ja tiktu izmantota kāda no citām eksistējošajām zirnekļu funkcionālo grupu klasifikācijām. Kopumā zirnekļus var grupēt funkcionālajās grupās daudzos veidos – piemēram, iedalījums var būt balstīts uz zirnekļu barības meklēšanas stratēģiju, biotopu preferencēm, diennakts aktivitātes vai barības objektu spektra (Post, Riechert 1977). Tā rezultātā funkcionālo grupu skaits ir ļoti dažāds – kamēr daži autori izšķir tikai divas (Uetz 1977) vai trīs (Nyffeler 1982) zirnekļu funkcionālās grupas, citi zirnekļus iedala piecās (Young, Edwards 1990), septiņās (Canard 1990), astoņās (Riechert, Lockley 1984; Uetz et al. 1999) vai pat 11 (Post, Riechert 1977) dažādās grupās. Tomēr visskaidrākā klasifikācija ir starp tīmekļa vērpējiem un klejojošajiem zirnekļiem (Uetz 1977; Wise 1995). Šīs divas zirnekļu grupas ir ekoloģiski ļoti atšķirīgas – tiklu vērpēji ir mazkustīgi zirnekļi, kas veido tīklus un tādējādi pārtiek galvenokārt no kustīga medījuma, turpretim klejojošie zirnekļi neveido tīklus un tiem ir mobilāka barības meklēšanas stratēģija un tādējādi tie barojas gan no kustīgiem, gan nekustīgiem upuriem (Nyffeler 1999; Cobbold, MacMahon 2012). Arī šajā pētījumā tika izmantots šis pamata iedalījums divās funkcionālajās grupās, tomēr tai pat laikā klejojošie zirnekļi tika iedalīti nedaudz smalkāk – viņi tika sadalīti slēpnī sēdošajos zirnekļos un aktīvajos medniekos. Šāds lēmums tika pamatots ar to, ka slēpnī sēdošo zirnekļu medību stratēģija atrodas kaut kur pa vidu starp abām pamatgrupām – līdzīgi kā aktīvie mednieki, slēpnī sēdošie zirnekļi medī, neizmantojot tīklus, turpretim līdzīgi kā tiklu vērpēji, viņi aktīvi nevajā upuri, bet gaida, kad tas pienāks viņiem tuvu klāt (Wise 1995). Jebkurā gadījumā rezultāti liecina, ka katru biotopa stāvu apdzīvo vairākas funkcionālās grupas, nevis tikai viena. Šāda uzvedība, visticamāk, ir pielāgošanās, lai izvairītos no konkurences, jo, tā kā “funkcionālā grupa” tiek definēta kā sugu grupa, kas izmanto vienu un to pašu resursu līdzīgā veidā, tad sugas, kas pieder vienai funkcionālajai grupai, visticamāk būs konkurenti (Polis, McCormick 1986; Uetz et al. 1999). Šo apgalvojumu pierādīja Spillers (1984) un Herberstein (1998), kuri pētīja tīklus veidojošos zirnekļus un novēroja, ka savstarpēji konkurējoši tiklu vērpēji konstruē savus tīklus dažādos veģētācijas augstumos, kad abas sugas ir kopā, taču tas netiek novērots tad, kad viena no sugām tiek noņemta. Tāpat arī Enders (1974) norādīja, ka dažādi tīklus vērpjošie zirnekļi var pastāvēt līdzās vienā biotopā tikai tad, ja tie veido tīklus dažādos augstumos (Marc, Canard 1997).

5.3. Biotopu komplicētības ietekme uz zirnekļiem (Raksti I, II, III)

Analīzes parādīja, ka eksistē stipra saikne starp zirnekļiem un purva veģētāciju. Šie rezultāti ir saskaņā ar daudziem iepriekšējiem pētījumiem, kas parādīja veģētācijas fiziskās struktūras un nevienmērīguma lielo nozīmi zirnekļu izplatībā (Curtis, Bignal 1980; Hatley, MacMahon 1980; Robinson 1981). Šajā pētījumā zirnekļu indivīdu skaits un sugu bagātība bija pozitīvi saistīta ar augu sugu bagātību un augu daudzveidību purvos. Arī daudzi citi pētnieki ir novērojuši, ka lielāka biotopu komplicētība rezultējas ar lielāku zirnekļu skaitu un daudzveidību, jo strukturāli daudzveidīgāki biotopi var nodrošināt lielāku nišu dažādošanos un vairāku zirnekļu sugu līdzāspastāvēšanu (Rypstra 1986; Langelotto, Denno 2004). Komplicētāka veģētācija ir labvēlīga zirnekļiem daudzos veidos. Piemēram, viens no faktoriem, kas izskaidro zirnekļu izplatību biotopā, ir mikroklimats (Tolbert 1979), un, tā kā zināms, ka mikroklimats bieži korelē ar augu arhitektūru (Hore, Uniya 2010), tad komplicētākos biotopos būs lielāka dažādība dažādu mikroklimatu (Buchholz 2009). Turklāt biotopa strukturālā sarežģītība nodrošina arī lielāku daudzveidību ar vietām, kuras zirnekļi var izmantot atpūtai, sauļošanai, barības meklēšanai, pārošanās rituāliem, olu dēšanai vai pārziemošanai, kā arī nodrošina vairāk tīklu piestiprināšanas punktu (tīklu vērpējiem) un papildu patvērumu no plēsējiem (Lawton 1983; Halaj et al. 1998).

Zirnekļu sugu sabiedrības Apšuciema purvā tika aprakstītas arī, izmantojot redundances analīzi (RDA). RDA parādīja, ka zirnekļu sabiedrībām ir tendence sakārtoties ordinācijas telpā atbilstoši biotopa tipam. Gan virsaugsnes, gan zālaugu stāva zirnekļu sabiedrību struktūras diferenciāciju noteica galvenokārt augu daudzveidības gradients – zirnekļu sugu sastāvs bija ļoti atšķirīgs starp purva vietām ar zemu augu sugu daudzveidību un vietām ar augstu augu daudzveidību. Tas apstiprina daudzu citu autoru secinājumus, kuri arī ir atklājuši, ka veģētācijas veidam ir liela ietekme uz zirnekļu sugu sastāvu, dažādām augu sabiedrībām uzturot dažādas zirnekļu sabiedrības (Buchholz 2010; Torma et al. 2014). Tādējādi šie rezultāti liecina, ka ir ļoti svarīgi saglabāt dažādus biotopu tipus konkrētajā biotopā, lai palielinātu zirnekļu bioloģisko daudzveidību.

5.4. Veģētācijas augstuma ietekme uz zirnekļiem (Raksti II, III)

Ļoti svarīgs faktors, kas noteica zālaugu stāvā mītošo zirnekļu sabiedrību struktūru, bija veģētācijas augstums. Tas varētu būt saistīts ar zirnekļu sugu atšķirīgo bioloģiju, jo dažādām sugām ir nepieciešams dažāds veģētācijas augstums. Piemēram, daudzi no mūsu ievātajiem zālaugu stāva zirnekļiem (piemēram, *Evarcha arcuata*, *Oxyopes ramosus*, *Pachygnatha clercki*, *Sibianor aurocinctus*) parasti ir saistīti ar zemu veģētāciju (Locket, Millidge 1951, 1953; Roberts 1996;

Harvey et al. 2002a,b), savukārt, piemēram, *Araneus diadematus*, kurš vērpj lielus tīklus, nepieciešama augsta veģetācija (Harvey et al. 2002b).

Tikmēr rezultāti parādīja, ka zirnekļu sugu bagātība un daudzveidība negatīvi korelēja ar veģetācijas augstumu. Šie rezultāti acimredzami nesaskan ar citu autoru pētījumiem, kuri parāda, ka zirnekļu sugu skaits, kā arī zirnekļu daudzveidība parasti palielinās līdz ar veģetācijas augstumu, jo augstāka veģetācija parasti ir vertikāli strukturētāka (piemēram, Dennis et al. 2001; Harris et al. 2003; Horváth et al. 2009). Domājams, ka viens no šīs nesakritības iemesliem varētu būt saistīts ar pētīto purvu biotopu strukturālajām iezīmēm – korelācijas analīze parādīja, ka tās purva vietas, kas bija saistītas ar augstāku veģetāciju, bija saistītas arī ar lielāku parastās niedres *Phragmites australis* projektīvo segumu. Datu analīze parādīja, ka šī augu suga negatīvi ietekmēja zirnekļus. *P. australis* ir tipiska ekspansīva augu suga, kas izplatās ļoti strauji un veido monodominantas audzes, tādējādi vienkāršojot biotopa struktūru (Auniņš et al. 2013). Tā rezultātā, arhitektoniskās daudzveidības trūkuma dēļ, zirnekļu sugu bagātība un daudzveidība arī var būt zema. Turklāt *P. australis* rada arī noēnojumu un līdz ar to var samazināties fotofilo zirnekļu sugu (piemēram, *Pirata uliginosus*, *Bathypantes parvulus*) īpatsvars (Štambuk, Erben 2002). Arī Buchholz un Schröder (2013) savā pētījumā atklāja, ka *P. australis* audzēs zirnekļu sabiedrības ir mazāk daudzveidīgas nekā citos biotopu tipos. Viņi šos rezultātus izskaidroja ar to, ka viendabīgajās niedru audzēs ir mazāks pieejamo nišu skaits, vai arī – ka tas var būt saistīts ar īslaicīgo applūšanu, kas bija ļoti izplatīta niedru audzēs. *P. australis* audzēm varētu būt liela nozīme tikai ziemas periodā, jo ir atklāts, ka niedru audzes ir ļoti svarīgas zirnekļu ziemošanas vietas (Pühringer 1979).

5.5. Purva arahnofaunas raksturīgās iezīmes (Raksts IV)

Pētīto kaļķaino zāļu purvu arahnofauna sastāvēja no plaša spektra dažādu zirnekļu ekoloģisko grupu. Lielākā daļa purvos ievāktu zirnekļu sugu bija higrofilas vai fotofilas, vai higrofilas-fotofilas. Šo grupu dominēšana pētītajos biotopos ir diezgan loģiska, jo visi pētītie purvi bija mitras, atklātas purvu teritorijas. Tomēr purva arahnofauna sastāvēja arī no dažādām citām zirnekļu ekoloģiskajām grupām, tostarp pat tādām grupām, kuras parasti neapdzīvo mitru un kaļķainu vidi, t.i., kserofilās un sfagnofilās sugas. Iemesls šādu sugu sastopamībai kaļķainajos zāļu purvos varētu būt saistīts ar to, ka zāļu purvi ietver daudz plašāku mikrobiotopu klāstu nekā citi purvu tipi. Zāļu purva virsmai bieži ir mainīgs mikroreljefs, kas sastāv no pauguriem, iepakām un baseiniem, un, tā kā pauguru virsotnes ir daudz sausākas nekā to apakšējā daļa, tās var kalpot kā piemēroti biotopi kserofilajām sugām. Arī citi pētnieki ir novērojuši, ka sausumu mīlošās zirnekļu sugas dažkārt var atrast uz paaugstinātām, sausām veģetācijas audzēm mitrās un purvainās vietās (Roberts 1996; Cattin et al. 2003). Tāpat arī sfagnofilo zirnekļu sugu klātbūtnē pētītajos purvos varētu būt skaidrojama ar

pauguru pieejamību. Parasti šajos purva pauguros dominē skābu vidi mīlošas augu sugas (īpaši *Sphagnum* sūnas), kas ir izvirzītas virs ūdens limeņa un tādējādi ir aizsargātas no kaļķainā gruntsūdens ietekmes (Rydin, Jeglum 2006). Līdz ar to sfagnofilās zirnekļu sugas, kas parasti dzīvo skābā vidē, īpaši sūnu purvos, un ir saistītas ar *Sphagnum* sūnu klātbūtni (piemēram, *Gnaphosa nigerima*, *Pardosa sphagnicola*, *Pirata piscatorius*), var būt sastopamas arī kaļķainajos zāļu purvos, jo *Sphagnum* sūnu pauguri var kalpot tām kā atsevišķi, diskreti mikrobiotopi. To apstiprina arī vairāki citi pētnieki, kuri ir atklājuši, ka zirnekļi var uzturēties pat ļoti mazos mikrobiotopos (Foelix 2011; Cobbold, MacMahon 2012).

Šajā pētījumā tika atklātas arī vairākas jaunas zirnekļu sugas Latvijas faunai. Jaunu sugu atklāšana galvenokārt skaidrojama ar nepietiekamiem pētījumiem kaļķainajos zāļu purvos, tāpēc šie biotopi būtu pētāmi arī turpmāk. Turpmākajos pētījumos būtu lietderīgi izmantot dažādas citas zirnekļu ievākšanas metodes (piemēram, vākšanu ar rokām, nokratīšanu no kokiem, sijāšanu, paraugu ņemšanu ar sūkšanas metodi utt.), lai piekļūtu pēc iespējas vairākiem mikrobiotopiem.

5.6. Zirnekļu telpiskās izplatības struktūra Apšuciema zāļu purvā (Paper V)

Šajā pētījumā tiek piedāvāta jauna pieeja zirnekļu izplatības kartēšanai purvos. Šai pieejai ir nepieciešama divu veidu datu kombinācija – *in-situ* dati un tālīzpētes dati, kurus apvienojot kopā, var precīzāk kartēt sugu izplatību. Lai izmantotu šo pieeju, ir nepieciešamas zināšanas par tālīzpēti, ĢIS un mašīnmācīšanos. Šis jaunās pieejas galvenais produkts ir sugu izplatības karte, kas parāda pētāmajai sugai piemērotākās vietas purva teritorijā.

Zirnekļu sugu izplatības kartēšana tika veikta viena konkrēta biotopa – Apšuciema zāļu purva – robežās, un zirnekļu sugām tika sagatavotas telpiskās izplatības kartes. Pētot sagatavotās sugu izplatības kartes, tika secināts, ka dažas zirnekļu sugas bija vairāk vai mazāk vienmērīgi izplatītas visā purva teritorijā un līdz ar to uzskatāmas par biotopu ģenerālistiem, savukārt dažas citas sugas tika konstatētas vairāk lokāli un līdz ar to uzskatāmas par biotopu speciālistiem. Turklāt šķiet, ka dažos gadījumos dažu sugu izplatības modeļus var būt veidojusi izvairīšanās no starpsugu konkurences. Piemēram, analizējot šo divu zirnekļu sugu – *Pirata hygrophilus* un *Zora spinimana* – izplatību, secināms, ka to izplatība purvā nepārklājas (8d, f attēls). Šķiet, ka šo zirnekļu sugu specifiskais telpiskais sadalījums ir pielāgošanās starpsugu konkurencei, t.i., stratēģija, kuras mērķis ir izvairīties no šādas konkurences (Foelix 2011). Šādā veidā šīs sugas var veiksmīgi izvairīties arī no savstarpējas plēsonības. Kopumā sagatavotās izplatības kartes šķiet noderīgas, lai pētītu vai nu atsevišķas zirnekļu sugas

(piemēram, populācijas izplatības modeļus), vai visu zirnekļu sabiedrību konkrētajā teritorijā.

Lai kartētu zirnekļu sugu izplatību purvā, bija svarīgi vispirms kartēt veģetācijas izplatību purva teritorijā. Kopumā precizitātes novērtējums uzrādīja daudzsološus rezultātus augstas izšķirtspējas ortofoto izmantošanā heterogēnas purva veģetācijas kartēšanai ar Random Forest algoritmu. Kopējā klasifikācijas precizitāte sasniedza gandrīz 97%, kas norāda, ka kopumā 97 procenti no atēla pikseliem tika klasificēti pareizi. Arī Kapa koeficients bija ļoti augsts – 0,95, kas norāda, ka iegūtā klasifikācija ir par 95% labāka nekā nejaušs rezultāts, un tas nozīmē ļoti labu klasifikācijas veikspēju. Tomēr tajā pašā laikā individuālās precizitātes bija diezgan mainīgas. Tika secināts, ka klasifikācijas precizitāte dažādās purva daļās atšķīrās, un tā bija ļoti atkarīga no veģetācijas tipa. Ļoti augsts precizitātes līmenis tika iegūts homogēnākās purva daļās, t.i., tajos veģetācijas tipos, kas sastāvēja vai nu no vienas augu sugas (veģetācijas tips Nr.1), vai arī tajās bija ne vairāk kā divas dominējošas augu sugas (veģetācijas tips Nr.4). Savukārt ne tik labi rezultāti tika iegūti heterogēnākās purvu teritorijās – tur, kur atradās veģetācijas tipi Nr.2 un Nr.3. Šie divi veģetācijas tipi bija floristiski daudzveidīgi (sastāvēja no dažādu augu sugu kopuma) un tiem bija diezgan līdzīgs floristiskais sastāvs, tāpēc tos bija diezgan grūti atdalīt vienu no otra. Tomēr, neskatoties uz to, ka šī pikselu sajaukšanās pazemināja abu klašu precizitāti, rezultāti joprojām bija ļoti labi, jo Ražotāja un Lietotāja precizitāte pārsvarā pārsniedza 85% (izņemot veģetācijas tipam Nr.3).

Atsevišķu zirnekļu un citu posmkāju sugu izplatības kartēšana ir svarīgs instruments dabas aizsardzībā (Samways et al. 2010). Šajā pētījumā izstrādātā metode piedāvā jaunu pieeju zirnekļu sugu telpiskās izplatības kartēšanai, un tai ir nepieciešami gan lauka dati, gan tālīzpētē iegūtā informācija. Rezultāti uzrādīja ļoti augstu klasifikācijas precizitāti (gandrīz 97%), vislabākos klasifikācijas rezultātus iegūstot ar floristiski nabadzīgākiem veģetācijas tipiem. Kopumā šajā pētījumā iegūtos labos klasifikācijas rezultātus var izskaidrot ar četriem galvenajiem iemesliem: (1) apmācības datu kvalitāte ir augsta un paraugu lielums ir atbilstošs; (2) izmantotais algoritms labi strādā konkrētajā teritorijā; (3) aerofoto telpiskā izšķirtspēja ir pietiekama; un (4) apmācību klases ir spektrāli atdalāmas (Lillesand et al., 2015).

Šobrīd šī izstrādātā metode ir aprobēta purva biotopā, kur tā darbojas labi, taču potenciāli tā varētu būt pielietojama arī citos sauszemes biotopos Latvijā. Tomēr jāatzīmē, ka, tā kā šī ir jauna pieeja, ko citi arahnologi vēl nav izmantojuši, tā būtu vēl vairāk jāpārbauda, pirms tiktu apsvērts metodes plašāks pielietojums. Bet kopumā šī pētījuma rezultāti ir diezgan daudzsološi, ņemot vērā, ka rezultātu precizitāte bija ļoti augsta.

6. SECINĀJUMI

1. Kopā visos trīs pētījuma gados tika ievākti 8967 zirnekļu indivīdi, kas piederēja pie 21 dzimtas un 149 sugām. Dominējošās zirnekļu sugas virsaugsnes stāvā bija *Antistea elegans*, *Bathypantes parvulus*, *Pardosa prativaga*, *Pirata tenuitarsis*, *Pirata uliginosus*, *Piratula hygrophilus*, *Piratula knorri*, *Piratula latitans*, *Trochosa terricola* un *Zora spinimana*, savukārt dominējošās sugas zālaugu stāvā bija *Dolomedes fimbriatus*, *Evarcha arcuata* un *Tibellus maritimus*.
2. Katrs biotopa stāvs bija taksonomiski ļoti atšķirīgs – starp virsaugsnes stāvu un zālaugu stāvu bija maz līdzības zirnekļu sugu un pat dzimtu sastāvā. Virsaugsnes stāvam un zālaugu stāvam kopīgas bija tikai 14 no 149 sugām. Acīmredzot lielākā daļa zirnekļu sugu un dzimtu ir labi pielāgojušās konkrētam biotopa stāvam.
3. Zirnekļu funkcionālo grupu proporcijas abos biotopa stāvos bija diezgan līdzīgas. Abos stāvos dominējošā pēc indivīdu skaita bija slēpnī sēdošo zirnekļu funkcionālā grupa, savukārt tiklu vērpēji dominēja abos stāvos pēc sugu skaita.
4. Kaļķaino zāļu purvu arahnofaunai bija raksturīgs augsts higrofilo sugu īpatsvars – šai grupai piederēja vairāk nekā puse no visām zirnekļu sugām. Fotofilās sugas bija otra lielākā grupa pētītajos purvos – 34% no visām zirnekļu sugām tika klasificētas kā fotofilas. Pētījumu laikā purvos tika konstatētas arī astoņas jaunas zirnekļu sugas Latvijas arahnofaunai.
5. Svarīgs zirnekļu sugu bagātības un daudzveidības noteicējs pētītajos purvos bija augu daudzveidība. Rezultāti liecināja, ka strukturāli daudzveidīgākā veģetācijā atrodams lielāks zirnekļu sugu skaits, ko varētu izskaidrot ar lielāku pieejamo nišu daudzveidību sarežģītākā veģetācijā.
6. Veģetācijas augstums bija faktors, kas negatīvi ietekmēja zirnekļu daudzveidību, kas, iespējams, ir saistīts ar pētīto purvu biotopu strukturālajām iezīmēm, jo augstāka veģetācija pozitīvi korelēja ar parastās niedres *Phragmites australis* klātbūtni. Šī augu suga veido ļoti viendabīgas audzes un tādējādi vienkāršo biotopa struktūru.
7. Zirnekļu sabiedrībām ir tendence purvā izvietoties atkarībā no biotopa veida, un šo izvietojumu galvenokārt nosaka augu daudzveidības gradients – zirnekļu sastāvs bija ļoti atšķirīgs starp purva daļām ar augstu augu daudzveidību un daļām ar zemu daudzveidību. Tādējādi šie rezultāti parāda, cik svarīgi ir saglabāt biotopā mozaikveida struktūru, jo dažādi veģetācijas tipi var nodrošināt dzīvotni ļoti dažādām zirnekļu sabiedrībām.

8. Šajā pētījumā izstrādātā zirnekļu izplatības kartēšanas metode šķietami labi darbojas purva biotopos. Secināms, ka izvēlētās aerofotogrāfijas telpiskā izšķirtspēja (25 cm), kā arī spektrālā izšķirtspēja (4 joslas) ir pietiekama, kā arī izvēlētais mašīnmācīšanās algoritms (Random Forest) ir piemērots zirnekļu biotopu (t.i., veģetācijas tipu) identifikācijai purvā, jo rezultāti uzrādīja ļoti augstu klasifikācijas precizitāti – gandrīz 97%.
9. Zirnekļu izplatības kartes parādīja, ka kopumā zirnekļiem pētītajā purvā – Apšuciemā – ir izšķirami pieci dažādi telpiskās izplatības veidi. Atsevišķas zirnekļu sugas bija vairāk vai mazāk vienmērīgi izplatītas visā purva teritorijā, savukārt citas sugas tika konstatētas vairāk lokāli.

PATEICĪBAS

Es vēlos izteikt sirsnīgu pateicību savam darba vadītājam Dr. biol. Voldemāram Spuņģim par nebeidzamo atbalstu, vadību, iedrošinājumu un padomiem, ko viņš sniedzis manā promocijas darba tapšanas laikā.

Tāpat vēlos pateikties visiem cilvēkiem, kuri sniedza nenovērtējamu palīdzību lauku darbos – Andrim Ziemeļim, Agnesei Žukovai, Annai Rozenbergai, Līgai Mihailovai un Undai Žimantei. Vēlos pateikties arī Inesei Cerai par zirnekļu identifikācijas pārbaudi un palīdzību sarežģītu zirnekļu īpatņu identificēšanā.

Šis pētījums tapis Latvijas Zinātnes padomes finansētā projekta (Nr. 09.1589) „*Dzīvnieku daudzveidību noteicošie faktori sauszemes ekosistēmās – dabisko un antropogēno faktoru mijiedarbība*” ietvaros. Darbs tapis pateicoties finansiālam atbalstam no Eiropas Sociālā fonda projekta (vienošanās Nr. 2009/0162/1DP/1.1.2.1.1/09/IPIA/VIAA/004) „*Atbalsts maģistra studiju programmu īstenošanai Latvijas Universitātē*”.



UNIVERSITY OF
LATVIA

FACULTY OF MEDICINE AND LIFE SCIENCES

Maija Štokmane

**DIVERSITY OF THE GROUND-
DWELLING AND GRASS-DWELLING
SPIDERS (ARACHNIDA: ARANEAE) AND
THE ECOLOGICAL FACTORS THAT
AFFECT IT IN THE COASTAL LOWLAND
CALCAREOUS FENS OF LATVIA**

SUMMARY OF DOCTORAL THESIS

Submitted for the degree of Doctor of Science (Ph.D.)
in Natural Sciences (in the field of Biology)
Subfield: Zoology

Riga 2025

The research was carried out at the University of Latvia, Faculty of Biology, Department of Zoology and Animal Ecology between May 2014 and June 2024.

Type of doctoral dissertation: A thematically unified set of scientific publications.

Scientific supervisor: Dr. biol. **Voldemārs Spuņģis**.

Official reviewers:

- 1) PhD biol., Assoc. Prof. **Marzena Stańska**, University of Siedlce;
- 2) PhD biol., Prof. **Indriķis Krams**, University of Latvia;
- 3) PhD biol. **Maksims Balalaikins**, University of Daugavpils.

The defence of the doctoral thesis will be held on May 13th, 2025 at 14:30, in an open session of Promotion Council at the Academic Centre of University of Latvia, Jelgavas Street 1, Riga.

The thesis is available at the Library of the University of Latvia, 4 Kalpaka Boulevard, Riga, and at the National Library of Latvia, Mūkusalas Street 3, Riga.

Chair of the Doctoral Committee: _____ / Guntis Brūmelis

Secretary of the Doctoral Committee: _____ / Ilze Elbere

© University of Latvia, 2025
© Maija Štokmane, 2025

ISBN 978-9934-36-386-3
ISBN 978-9934-36-387-0 (PDF)

ANNOTATION

Calcareous fens are considered to be among the most threatened ecosystems of Europe. At the same time, they are also one of the most diverse habitats, as they support an incredibly rich and diverse range of plant and animal species. However, in spite of their diversity, calcareous fens are still very poorly investigated, especially when speaking about fen invertebrates, including spiders. Since spiders are good bioindicators, it is worth to study their ecology in rare and threatened habitats.

The aim of the present study was to investigate the spider fauna and ecology, including spider species composition, diversity, spatial distribution and the factors that influence spiders in the calcareous fens of Latvia. The field study was carried out in the summer months of 2010, 2011 and 2012 at eight different calcareous fens of Latvia. The spider collection was performed by using pitfall trapping and/or sweep-netting.

The material analyzed comprised 8,967 adult spider individuals representing 21 families and 149 species. The results of our study indicated that spider species and families tend to be stratified across the vertical structure of the habitat – the spider composition in the ground stratum was very different from the one of the grass stratum. On the contrary, however, the spider foraging guild structure between the ground-layer and the grass-layer was rather similar – each of the two studied strata presented similar guilds in quite similar proportions. Also, our results showed that the vast majority of the abundant spider species that inhabit the calcareous fens are hygrophilous and/or photophilous. Furthermore, it was shown that the spider composition differed considerably between different fens and different fen parts, much of this variability being explained by the architectural properties of the habitat – a more diverse vegetation generally supported a higher number of spider species.

In the present study the author also demonstrates a novel and multi-disciplinary approach of mapping spider distribution in fen habitats, by using the remote sensing, GIS and machine learning techniques. The results seemed to be promising showing that it is possible to classify spider habitats (i.e., vegetation types) using a very high spatial resolution airborne imagery and machine learning algorithm Random Forest. Overall, this new approach could be potentially useful in the nature protection in Latvia since it might be applied in endangered spider and other arthropod species distribution monitoring.

Keywords: calcareous fens; spider fauna; spider ecology; spider diversity; ground-dwelling spiders; grass-dwelling spiders; spider vertical stratification; spider ecological groups; spider foraging guilds; vegetation structure; remote sensing; GIS; machine learning

TABLE OF CONTENTS

1. INTRODUCTION	50
1.1. Importance of the research	50
1.2. Scientific novelty of the research	50
1.3. Aim and tasks	50
1.4. Theses to be defended	51
1.5. Approbation of the results	51
Participation in local conferences	51
Participation in international conferences	52
List of publications	53
1.6. Structure of the thesis	53
2. THEORETICAL BASIS OF THE THESIS	55
2.1. Calcareous fen habitats	55
2.2. Spider ecology	56
2.3. Spider distribution and remote sensing	57
3. MATERIALS AND METHODS	59
3.1. Study sites (Papers I, II, III, IV, V)	59
3.2. Vegetation sampling (Papers I, II, III, IV, V)	59
3.3. Spider sampling (Papers I, II, III, IV, V)	60
3.4. Spider identification (Papers I, II, III, IV, V)	60
3.5. Field data analysis (Papers I, II, III)	61
3.6. Literature analysis (Paper IV)	62
3.7. Remotely-sensed data analysis (Paper V)	62
4. RESULTS	66
4.1. Ground-dwelling spider diversity in calcareous fens (Paper I)	66
4.2. Grass-dwelling spider diversity in calcareous fens (Paper II)	66
4.3. Diversity and vertical stratification of spiders in the Apšuciems fen (Paper III)	67
4.4. Ecological relationships between spiders and vegetation (Papers I, II, III)	70

4.5. An overview of the calcareous fen arachnofauna (Paper IV)	72
4.6. Spider spatial distribution in the Apšuciems fen (Paper V)	74
5. DISCUSSION	79
5.1. Ground- and grass-dwelling spider diversity in calcareous fens (Papers I, II, III)	79
5.2. Vertical stratification of spiders in the Apšuciems fen (Paper III)	80
5.3. The influence of habitat complexity on spiders (Papers I, II, III)	82
5.4. The influence of vegetation height on spiders (Papers II, III)	82
5.5. Characteristic features of the fen arachnofauna (Paper IV)	83
5.6. Spider spatial distribution patterns in the Apšuciems fen (Paper V)	84
6. CONCLUSIONS	87
ACKNOWLEDGEMENTS	89
REFERENCES	90

1. INTRODUCTION

1.1. Importance of the research

To this date, the spider fauna and ecology have been very poorly investigated in fen ecosystems, especially the calcareous ones. Besides, such studies are lacking not only in Latvia, but also in many other countries of the temperate zone of the Northern Hemisphere. Since calcareous fens are becoming increasingly rare in Europe, it is important to obtain as much data on fen-inhabiting species as possible.

Spiders are supposed to be excellent indicator organisms, and therefore they are thought to be very good tools for assessing the quality and conservation value of the particular habitat. This is especially important in the case of rare and endangered habitats, and calcareous fens are one of those habitats – they are very unique, very sensitive and very rare habitats in most of the countries in the European Union.

1.2. Scientific novelty of the research

In the present study we offer a new approach of mapping spider distribution within the boundaries of one particular calcareous fen habitat. In this approach we use the multivariate statistical methods which are extensively used by ecologists to examine patterns and structure in ecological communities (i.e., *in-situ* sampling, cluster analysis etc.) and we couple them with the geospatial technologies (i.e., remote sensing and geographic information system (GIS)) and the artificial intelligence techniques (i.e., machine learning) which are used by ecologists relatively rarely. Our developed approach requires a combination of two types of data – the *in-situ* data and the remote-sensing data, which, when combined together, can help to map the distribution of species more precisely. No study has yet, to the best of our knowledge, used such method to map spider (or any other arthropod) species distribution in any terrestrial habitat.

1.3. Aim and tasks

The main aim of the research was to document the species composition and diversity of ground-dwelling and grass-dwelling spiders in the calcareous fens of Latvia and to evaluate the potential influence of vegetation structure on spider diversity and community organization in the studied fens. The main tasks of the research were:

1. to document the spider fauna and diversity of the ground- and grass-dwelling spiders in the calcareous fens of Latvia;

2. to analyse the spider dominance structure at the family and species levels, as well as by foraging guilds in the studied fens;
3. to evaluate the influence of vegetation structure on spider diversity and community organization in the studied fens;
4. to map the spatial distribution of spider species within the Apšuciems fen.

1.4. Theses to be defended

- The spider species composition and dominance structure differ between different fens, as well as within the boundaries of the same fen.
- The spider species composition differs between the ground stratum and the grass stratum of the fen habitats.
- The spider abundance and diversity are positively influenced by the plant species richness and diversity in the calcareous fens.

1.5. Approbation of the results

The results of the study were presented in four local and 13 international conferences. The results of the thesis are described in five scientific publications, four of which have been peer-reviewed and published in journals that are indexed in the Scopus and Web of Science databases.

Participation in local conferences

1. **Štokmane M.**, Spuņģis V., Cera I. (2013) Ecology of grass-dwelling spiders (Araneae) in the calcareous fens of the Coastal Lowlands, Latvia. – The 71st Scientific Conference of the University of Latvia, February 1, 2013, Kronvalda Boulevard 4, Riga, Latvia.
2. **Štokmane M.**, Spuņģis V. (2014) Comparison of ecological requirements of ground-dwelling and grass-dwelling spiders in the Apšuciems fen. – The 72nd Scientific Conference of the University of Latvia, January 31, 2014, Kronvalda Boulevard 4, Riga, Latvia.
3. **Štokmane M.**, Spuņģis V., Cera I. (2016) An overview of the fen arachnofauna: the species composition, dominance structure and vertical stratification of spiders between the ground- and the grass-layer. – The 74th Scientific Conference of the University of Latvia, February 4, 2016, Jelgavas street 1, Riga, Latvia.
4. **Štokmane M.**, Spuņģis V., Ziemelis A. (2024) Spatial distribution modelling of spiders within mire habitats in Latvia by using the remote sensing and machine learning methods: a brand new approach. – The 82nd International Scientific Conference of the University of Latvia, January 31, 2024, Jelgavas street 1, Riga, Latvia.

Participation in international conferences

1. **Štokmane M. (2012)** Spider (Arachnida: Araneae) species richness, community structure and ecological factors influencing spider diversity in the calcareous fens of Latvia. – The 54th International Scientific Conference of Daugavpils University, April 18–20, 2012, Vienības street 13, Daugavpils, Latvia.
2. **Štokmane M., Spuņģis V., Cera I. (2013)** The effect of different biotic factors on ground-dwelling spiders (Araneae) in the calcareous fen Apšuciems. – The 55th International Scientific Conference of Daugavpils University, April 10–12, 2013, Vienības street 13, Daugavpils, Latvia.
3. **Štokmane M., Spuņģis V. (2014)** The epigeic spider fauna of the Apšuciems calcareous fen. – The 56th International Scientific Conference of Daugavpils University, April 9–11, 2014, Parādes street 1, Daugavpils, Latvia.
4. **Štokmane M. (2014)** Species richness and community structure of spiders (Araneae) in the calcareous fens of the Coastal Lowland of Latvia. – Arachnological seminar on evaluation of threatened species in Northern Europe, November 14, 2014, Henrikinkatu 2, Turku, Finland.
5. **Štokmane M., Spuņģis V. (2015)** Faunistic and ecological features of the spider communities (Arachnida: Araneae) of the calcareous fens of Latvia. – The 57th International Scientific Conference of Daugavpils University, April 16–17, 2015, Parādes street 1A, Daugavpils, Latvia.
6. Cera I., **Štokmane M. (2015)** Check list of mire spiders of Latvia. – The 29th European Congress of Arachnology, August 24–28, 2015, Brno, Czech Republic.
7. **Štokmane M. (2016)** Spatial distribution patterns of spiders within the Apšuciems calcareous fen – the role of vegetation. – The 58th International Scientific Conference of Daugavpils University, April 14–15, 2016, Parādes street 1A, Daugavpils, Latvia.
8. **Štokmane M. (2017)** Diversity of spider ecological groups within the calcareous fens of Latvia. – 9th International Conference on Biodiversity Research, April 26–28, 2017, Parādes street 1A, Daugavpils, Latvia.
9. **Štokmane M. (2018)** The spatial distribution of epigeic spiders and other ground-dwelling arthropods within the Apšuciems calcareous fen: a response to vegetation heterogeneity. – 31st European Congress of Arachnology, July 8–13, 2018, Konstantin Square 1–5, Vác, Hungary.
10. **Štokmane M., Ziemelis A. (2020)** Predictive spider species distribution modelling within the Apšuciems mire habitat, Latvia. – The 62nd International Scientific Conference of Daugavpils University, May 28–29, 2020, Parādes street 1A, Daugavpils, Latvia.
11. **Štokmane M., Ziemelis A. (2021)** The spatial modelling of distribution patterns and ecological relationships of the ground-dwelling and

- grass-dwelling spiders and other invertebrates within the Apšuciems mire of Latvia. – 13th International Scientific and Practical Conference “Environmental. Technologies. Resources”, June 17–18, 2021, Rezekne Academy of Technologies, Rezekne, Latvia.
12. **Štokmane M. (2023)** Spatial distribution modelling of insects and spiders within mire habitats in Latvia by using the remote sensing and machine learning techniques: a brand new approach. – 4th International Conference on Community Ecology, September 20–22, 2023, Via Beirut 2, Trieste, Italy.
 13. **Štokmane M., Spuņģis V. (2024)** Insect and spider distribution modelling by using remote sensing and machine learning methods: A case study in Apšuciems mire, Latvia. – First Annual FORTHEM conference: FORTHEM – For the Future, March 6–8, 2024, Online.

List of publications

- I Štokmane M., Spuņģis V., Cera I. (2013)** Spider (Arachnida: Araneae) species richness, community structure and ecological factors influencing spider diversity in the calcareous fens of Latvia. – Proceedings of the 54th International Scientific Conference of Daugavpils University: 45–55.
- II Štokmane M., Spuņģis V. (2014)** Diversity of grass-dwelling spiders (Arachnida: Araneae) in calcareous fens of the Coastal Lowland, Latvia. – Journal of Insect Conservation, 18: 757–769. [Scopus and Web of Science]
- III Štokmane M., Spuņģis V. (2016)** The influence of vegetation structure on spider species richness, diversity and community organization in the Apšuciems calcareous fen, Latvia. – Animal Biodiversity and Conservation, 39: 221–236. [Scopus and Web of Science]
- IV Štokmane M., Cera I. (2018)** Revision of the calcareous fen arachnofauna: habitat affinities of the fen-inhabiting spiders. – ZooKeys, 802: 67–108. [Scopus and Web of Science]
- V Štokmane M., Spuņģis V., Ziemelis A. (2024)** Remote sensing supports spatially explicit mapping of arthropod distributions in a heterogeneous mire habitat: A case study of the Apšuciems mire, Latvia. – Community Ecology, 25: 417–440. [Scopus and Web of Science]

1.6. Structure of the thesis

The thesis consists of a thematically united collection of publications. The main results of the study are presented in five scientific papers (further referred as Papers I–V). A very brief overview of the content of all the published articles is given in Table 1. The thesis contains 5 main sections: A literature review (i.e., the theoretical basis of the thesis), Methods, Results, Discussion, and Conclusions. The thesis consists of 39 pages and is supplemented with 5 tables and 8 figures.

Table 1. A brief overview of the content of each published paper.

Paper N ^o	The number of studied fens	Spider group(s) studied	The main aim of the study	Methods used in the study
I	5	Ground-dwelling (or epigeic) spiders	To study the ground-dwelling spider diversity in the calcareous fens of Latvia and to determine how the plant species diversity and the soil pH affect this group of spiders	<ul style="list-style-type: none"> • Calculation of diversity indices; • Correlation analysis; • Cluster analysis; • DCA ordination analysis.
II	8	Grass-dwelling spiders	To study the grass-dwelling spider diversity in the calcareous fens of Latvia and to determine how the vegetation influences this group of spiders	<ul style="list-style-type: none"> • Calculation of diversity indices; • Correlation analysis; • DCA ordination analysis.
III	1	Ground- and grass-dwelling spiders	To study the spider diversity in the Apšuciems calcareous fen and to compare the spider community structure in the ground layer and in the grass layer	<ul style="list-style-type: none"> • Calculation of diversity indices; • Regression analysis; • RDA ordination analysis.
IV	8	Ground- and grass-dwelling spiders	To summarize the information about the spider fauna of the calcareous fens of Latvia and to analyse which spider species and ecological groups are the most typical for this type of habitat	<ul style="list-style-type: none"> • Detailed analysis of scientific literature; • Compilation of species list of calcareous fen spiders; • Spider division into ecological groups and their description.
V	1	Ground- and grass-dwelling spiders	To map the spatial distribution of spiders in the Apšuciems fen and to prepare spider distribution maps	<ul style="list-style-type: none"> • Cluster analysis; • Indicator Species Analysis (IndVal); • Supervised classification of airborne image; • Interpolation method; • Spider distribution map preparation.

2. THEORETICAL BASIS OF THE THESIS

2.1. Calcareous fen habitats

Three peatland types, namely raised bogs, transition mires and fens, are distinguished on the basis of the source of water (Malawska et al. 2006; Bambe et al. 2008). Fens are minerotrophic peatlands which receive water and nutrients from groundwater and/or surface runoff (Pakalne, Kalnina 2005). All fens can be divided into three main groups: (1) poor fens (pH = 4–5.5; Ca concentration < 10 mg L⁻¹); (2) rich fens (pH = 5.5–7; Ca concentration 10–20 mg L⁻¹); and (3) extremely rich fens (pH = 7–8.5; Ca concentration > 20 mg L⁻¹) (Martini et al. 2006; Rydin, Jeglum 2006). Calcareous fens are extremely rich habitats which support a number of plant and animal species that are specially adapted to conditions of high pH and high calcium concentration – so-called “calcicoles” or calcium-loving species (Rydin, Jeglum 2006). Calcareous fens are considered to be among the most sensitive groundwater dependent habitats of the temperate zone (Johansen et al. 2011).

Calcareous fens are habitats with an outstanding conservation value because they support an incredibly rich and diverse range of plants and animals, including many endangered species (Schmidt et al. 2008; McBride et al. 2011). Besides, in calcareous fens we can find species that occur almost exclusively in this habitat type and cannot live elsewhere, for example, if we consider plants, we can mention the brown bog-rush *Schoenus ferrugineus*, the Davall's sedge *Carex davalliana*, the fly orchid *Ophrys insectifera*, the blunt-flowered rush *Juncus subnodulosus* and others (Bambe et al. 2008; Auniņš et al. 2013).

Fen ecosystems were previously common in temperate Europe (Van Diggelen et al. 2006). Nowadays, however, they are very rare because during the past few centuries they have suffered a strong decline in number and size due to anthropogenic pressure – many fens have been selectively drained and changed into low-productive grasslands (Šefferova et al. 2008). Moreover, large-scale impacts such as eutrophication, acidification, habitat fragmentation and climate change have resulted in the degradation of many fens (Saunders et al. 1991; Chapman et al. 2003). As a result, calcareous fens have become very rare in most of the countries in the European Union (Račinska 2002; Auniņš et al. 2013) and many organisms living in these habitats are nowadays considered threatened (Koponen 2003).

Because of their rarity, calcareous fens have a high conservation priority in the European Union – they belong to natural habitat types of community

interest listed in Annex I of the EU Habitats Directive (EC 1992). Calcareous fens are one of the rarest habitats also in Latvia – although there are no exact data available about the actual area of this habitat in the country, the approximate estimates show that the calcareous fens cover only about 0.01% of the total territory of Latvia (Auniņš et al. 2013). The largest calcareous fens are situated in the western part of Latvia, especially in the coastal lowland (Bambe et al. 2008; Auniņš et al. 2013).

2.2. Spider ecology

Spider fauna and ecology of the calcareous fens are very poorly known because studies on fen inhabiting spiders are almost completely lacking. There are only very few studies regarding fen spiders in Latvia (Cera et al. 2010) and its nearest neighboring countries – Estonia (Vilbaste 1980) and Poland (Kajak et al. 2000). Many more studies have been carried out on bog spiders – there are several studies from Latvia (Šternbergs 1991; Spunģis 2008), as well as from Estonia (Vilbaste 1980), Lithuania (Relys, Dapkus 2002; Biteniekytė, Relys 2006, 2008), Poland (Kupryjanowicz et al. 1998), Finland (Koponen 2002a,b) and other countries. Taking into account that there is a great ecological difference between bogs and fens which is reflected in both species composition and vegetation structure, it is clear that more studies are needed in fen habitats.

Spiders are found in almost all terrestrial environments except truly polar (Arctic and Antarctic) regions (Coleman et al. 2004) and they are among the most dominant insectivores in terrestrial ecosystems (Nyffeler, Benz 1987; Wise 1995) which inhabit a wide array of spatial and temporal niches (Kremen et al. 1993; Wise 1995). Also, spiders are one of the most diverse arthropod orders, with over 52,000 species (Platnick 2024).

Spiders are high-rank consumers of the food chain and among other carnivorous arthropods (e.g. centipedes and predacious ground beetles) comprise a major share of the invertebrate predators in most terrestrial ecosystems (Wise 1995). Spiders are playing an important role in the balance of nature because they occupy a strategic functional position in terrestrial food webs – they act as regulating agents in terrestrial arthropod communities and are important food source for higher organisms (Whitcomb 1974; Young, Edwards 1990; Nyffeler et al. 1994; Wise 1995; Oxbrough et al. 2005).

Spiders have a great potential to be good bioindicators (Pearce, Venier 2006), which means that by studying them, it is possible to assess the conservation value of the particular habitat (Churchill 1997; Mas et al. 2009). Overall, there are many reasons why spiders have been widely recommended as good indicator organisms: (1) they are widely distributed in high numbers and therefore provide data that are appropriate for statistical analyses (Foelix 2011); (2) they can be easily collected using standardised sampling methods (Wise 1995); (3) they are

taxonomically well known compared to other invertebrate groups, and can be identified without expensive equipment or techniques (Oxbrough et al. 2005); and (4) they are good predictors of overall invertebrate biodiversity since they appear to be linked to herbivore and detritivore food webs (Wise 1995; Willett 2001). Overall, spiders can be used as indicators of habitat quality, anthropogenic stress, ecological status of biotic communities, concentration of heavy metals in environment and in other cases (Maelfait, Hendrickx 1998; Buchholz 2010; Cera et al. 2010).

2.3. Spider distribution and remote sensing

One of the main goals of ecology is to understand the distribution of species (Andrewartha, Birch 1954). The knowledge of spatial diversity patterns is important for the development of effective biodiversity conservation strategies (Lamoreux et al. 2005; Ziesche, Roth 2008). Spiders and other arthropods are rapidly declining in recent decades, therefore it is important to study their distribution and seek to conserve them (Gullan, Cranston 2014). However, in order to design meaningful conservation strategies, consistent and reliable information on the species distribution is required (Lamoreux et al. 2005). Such data though are hard to collect through traditional field-based methods because they are laborious, time-consuming, expensive, and difficult to implement in inaccessible areas (Rhodes et al. 2015).

Nowadays, very popular method of ecological data collection is the remote sensing, which can partially replace and/or supplement the ground surveys (e.g., LaRue et al. 2017; Cavender-Bares et al. 2020). At the moment the great advantage is that the recent progress in remote sensing technologies has produced large, high-resolution datasets spanning spatial and temporal extents that were previously unavailable (Olden et al. 2008). At the same time, however, the capability of remote sensing techniques to map the distribution of spiders (and arthropods in general) is rather poorly studied. The current trend of studies on arthropods shows an emphasis on insects that are considered pests, while the use of remote sensing in broader aspects of studying arthropod, including spider, ecology and conservation is still very rare (Rhodes et al. 2022).

In general, there are two main approaches to the remote sensing of biodiversity – direct and indirect approaches. Direct ecological remote sensing involves direct observation of individual organisms or animal populations from airborne or satellite images (Turner et al. 2003). The direct approach has been successfully used to census a variety of large animals, especially different mammals (e.g., elephants, zebras, bears etc.) and birds (e.g., penguins, albatrosses, flamingos etc.). (Lillesand et al. 2015; Fretwell et al. 2017; Xue et al. 2017; LaRue, Stapleton 2018; Duporge et al. 2020). The direct approach, however, does not work for spiders, since spiders are normally very small animals and thus their

recognition in satellite or airborne imagery is practically impossible. Therefore, in this case we should use the indirect ecological remote sensing which involves the derivation of environmental parameters from remotely-sensed images as proxies for ecological phenomena (Turner et al. 2003). It has been shown that spiders are closely related to vegetation, and thus are restricted to discrete habitats (Hore, Uniyal 2010). Therefore, the vegetation can be used as a surrogate for spider species' distribution. The advantage in this case is that vegetation can be relatively easily identified remotely – since different plant species respond differently to light in the electromagnetic spectrum, it is possible to remotely distinguish between plants of different species (Cavender-Bares 2017). To more effectively discriminate various plant species, the appropriate spectral bands (or channels) should be chosen. Near-infrared band has been particularly recommended for plant species discrimination (Feilhauer et al. 2013). And once the vegetation is identified in the remotely-sensed data, this information can be combined with the data of spiders collected in the field (Leyequien et al. 2007).

It is not always easy, however, to put together ecological data and remotely-sensed data, because the ecological data are usually very complex. The ecological data, for example, can exhibit unusual distributions (e.g., multimodal), non-linearity, multiple missing values (i.e., many zeros), multicollinearity, high-dimensionality, dependence on the observations etc. (Fielding 1999; Crisci et al. 2012). Because of these reasons, the traditional statistical methods can be challenged to provide meaningful analyses of such data (Cutler et al. 2007). One way to solve this problem is to use the machine learning techniques which have been shown to be very promising in ecological data analysis (Olden et al. 2008; Duro et al. 2012; Duporge et al. 2020). Machine learning is a sub-discipline of artificial intelligence that develops dynamic algorithms capable of data-driven decisions, in contrast to models that follow static programming instructions (Thessen 2016). Machine learning has generally been shown to provide better classification performance for remote sensing classification in comparison to parametric techniques (Maxwell et al. 2018). The advantage of machine learning methods over the traditional statistical techniques is that they are capable of performing very well under complex, messy, real-world conditions which are very typical of real ecological systems (Olden et al. 2008; Thessen 2016; Humphries et al. 2018).

3. MATERIALS AND METHODS

3.1. Study sites (Papers I, II, III, IV, V)

The research was carried out in eight different calcareous fens of the coastal lowland of western Latvia (Figure 1): (1) Apšuciems fen; (2) fen of the lake Engure; (3) Platene fen; (4) fen of the lake Kaņieris; (5) fen in the marshy depression (called *vīga*) of Slītere; (6) fen in the meadow complex of Vītiņi; (7) Ķirba fen; and (8) Ječi fen. All these fens are located in protected areas which are also included in the *Natura 2000* network of European specially protected nature territories. Besides, two of the wetlands – lake Engure and lake Kaņieris – are Ramsar sites which means that these are wetlands of international importance, designated under the Ramsar Convention (Ramsar Convention 1971).

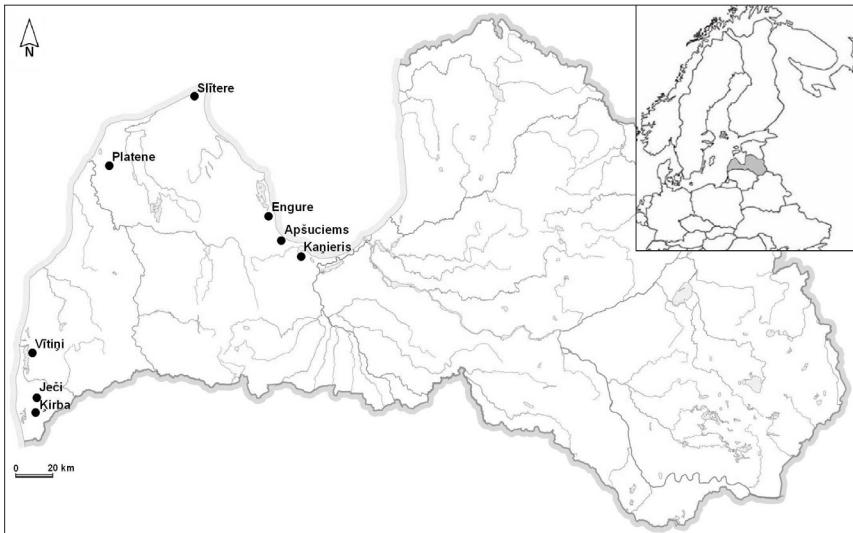


Figure 1. Map showing the locations of the sampled calcareous fens. All of the studied fens are located in the coastal lowland at the western part of Latvia.

3.2. Vegetation sampling (Papers I, II, III, IV, V)

In order to characterize the vegetation structure in the studied fens, a number of sampling plots were established within each fen. The sampling

plots in the fens were placed in the way to proportionally represent the diversity of microhabitats of the particular fen. The vegetation in each sampling plot was described by using quadrats with an area of 1 m² (Papers I, II) or ~80 m² (Papers III, V). In these quadrats the total number of vascular plant species was recorded and the percent cover of each plant species, bryophytes and bare ground with an accuracy of 5% was visually estimated.

Prior to data analysis, all vegetation cover values were transformed according to the Braun–Blanquet scale which gives numerical rankings to a range of percentages: (+) <1% percent cover; (1) 1–5%; (2) 6–25%; (3) 26–50%; (4) 51–75%; (5) 76–100% (Braun–Blanquet 1964). Vascular plants were identified to species level when possible, otherwise to genus. Bryophytes were considered as a group and were not identified to any taxonomic level. Vascular plant identification followed Pētersone and Brikmane (1980) and Mossberg and Stenberg (2003). The vegetation height was also recorded in each fen (Papers II, III) – it was measured as the height of the tallest plant (cm).

3.3. Spider sampling (Papers I, II, III, IV, V)

Two different collection methods were used in order to sample either ground-dwelling or grass-dwelling spiders. The ground-dwelling spiders were collected using pitfall traps which were plastic cups with a diameter of 7.5 cm and volume 250 mL. Each trap was filled with 100 mL of a solution of 90 mL of 10% formaline, 10 mL ethylene glycol and a few drops of detergent to reduce the surface tension of a solution. Traps were placed in the ground with the rim leveled to the surface. Trapping was done continuously – traps were kept open from 5th June until 3rd July 2010 (Paper I) and from 27th July until 22nd August 2012 (Paper III).

The grass-dwelling spiders were collected using a sweep net with a rim diameter of 30 cm. One sample consisted of 50 strokes of the sweep net. The sweep-netting was carried out on 16th and 17th July 2011 (Paper II) and on 26th and 27th July 2012 (Paper III).

3.4. Spider identification (Papers I, II, III, IV, V)

After collection, spiders were immediately preserved in 70% ethanol for later examination. In the laboratory all spiders were sorted, counted and identified using appropriate literature. A binocular microscope at 45× magnification was used to identify spiders. Wherever possible spiders were identified to species level; the unidentified specimens were recorded as morphospecies. Since spider species identifications are based primarily on genitalia, only adult specimens were identified to species, while most juveniles were identified to family only.

The identification keys of Locket and Millidge (1953), Roberts (1996) and Nentwig et al. (2012) were used, and the nomenclature and taxonomy of spiders are in accordance with the World Spider Catalog version 25.0 (Platnick 2024). All of the collected spider specimens are stored in 70% ethanol, labelled, and deposited in the Department of Zoology and Animal Ecology, Faculty of Biology, University of Latvia, Riga.

3.5. Field data analysis (Papers I, II, III)

The spider dominance structure was analyzed using the Engelmann's scale of dominance according to which eudominant species comprise >32% of the total abundance, while dominant, subdominant, recedent, subrecedent, and sporadic species comprise 10–32%, 3.2–10%, 1–3.2%, 0.32–1%, and less than 0.32%, respectively (Engelmann 1978).

For quantifying the plant and spider species diversity, different diversity indices were calculated: species richness (S), Shannon-Wiener diversity index (H), Simpson diversity index (D) and species evenness (E). Mathematical formulae for the calculation of the mentioned diversity indices can be found in Magurran (2004). All diversity indices were calculated using the PC-ORD 5.0 (McCune, Mefford 2006).

In order to determine how many plant communities can be distinguished within the Apšuciems fen, the hierarchical cluster analysis was used on the vegetation data obtained from the 57 sample plots. The cluster analysis was performed within the statistical environment R (R Core Team 2020). In the analysis the Euclidean distance and the Ward's linkage method were used. The result of the hierarchical clustering procedure was displayed graphically using a dendrogram. Based on a priori knowledge from fieldwork as well as by visually inspecting the dendrogram, it was concluded that the fen vegetation can be optimally divided into four groups (or four different plant communities). This division of four groups was used further for spatial analyses.

In order to test for relationships between different spider diversity parameters and different vegetation characteristics, Spearman's rank correlation analysis (Papers I, II) and simple linear regression analysis was used (Paper III). Before testing, data were checked for normality of distribution (using Kolmogorov–Smirnov test) and if necessary log-transformed prior to analyses. These analyses were conducted with the R software (R Core Team 2020).

The data were also interpreted using an ecological ordination techniques – a detrended correspondence analysis (DCA) (Papers I, II) and a redundancy analysis (RDA) (Paper III). These analyses were used in order to detect patterns in spider community organization in relation to vegetation structure. DCA was performed using the PC-ORD software (McCune, Mefford 2006)

but RDA was run by the R (R Core Team 2020) with the VEGAN package (Oksanen et al. 2009).

3.6. Literature analysis (Paper IV)

In order to find out what kind of spider species inhabit calcareous fens, a detailed literature survey was carried out and a short description on the habitat preferences for each of the collected spider species was prepared. The habitat affinities of the spider species were derived from many different literature sources, but mainly from Locket and Millidge (1951, 1953), Roberts (1996), Harvey et al. (2002a,b), Almquist (2005, 2006), Matveinen-Huju et al. (2006), Oxbrough et al. (2006), Nentwig et al. (2012) and Arachnologische Gesellschaft (2018). Based on the literature analysis, all the collected spider species were sorted into a number of ecological groups. These groups were distinguished mainly by taking into account the spider requirements for moisture and light, since these two abiotic factors are among the most important determinants characterizing the habitats of spiders (Entling et al. 2007). When taking into account the moisture preferences, the species were classified as either being hygrophilous (water-loving) or xerophilous (drought-loving), but when taking into account the light preferences, the species were classified as either being photophilous (sun-loving) or sciophilous (shade-loving). Species with a wide ecological amplitude (i.e., found in many different habitat types) were classified as being habitat generalists. Also, I compiled the full species list of all the spiders that were collected in all three years of investigation. This list is presented in the Appendix 1 of Paper IV.

In addition, I have summarized the information whether the detected spider species have been found within other European mires. I have chosen to include in the summary those mire studies in which the full spider species list has been published. Thus, I included the following studies: Cera et al. (2010) (calcareous fens of Latvia), Šternbergs (1991) (Baži bog of Latvia), Kajak et al. (2000) (fens of Poland), Kupryjanowicz et al. (1998) (bogs of Poland), Vilbaste (1980) (fens and bogs of Estonia), Koponen (2002a,b) (bogs of Northern Europe, including Sweden, Finland and northern Norway), Relys and Dapkus (2002) (bogs of Lithuania), and Relys et al. (2002) (bogs of Lithuania and Finland). This information is available as the presence-absence data in the Appendix 2 of Paper IV.

3.7. Remotely-sensed data analysis (Paper V)

The remote sensing analysis was performed only in the Apšuciem fen. All operations related with remotely-sensed data analysis were performed in the Quantum GIS (QGIS) which is a free, open-source GIS software package

created by the QGIS Development Team in 2002 (Flenniken et al. 2020). In order to perform remote classification of vegetation types within the Apšuciems mire, high-resolution remote sensing imagery data – infrared orthophoto of the study area – was used. The orthophoto was obtained from LVM GEO via the standard geospatial service – WMS/WMTS. The obtained image was acquired by the Latvian Geospatial Information Agency (LGIA) on 11th May 2016. The flying altitude of the aircraft was approximately 4,000 m above ground. The image had a very high spatial resolution – 0.25 m, and it was acquired by a digital large format aerial camera – Vexcel UltraCam Eagle Mark 1, which has a spectral panchromatic band (420–690 nm) and four multispectral bands: Red (600–690 nm), Green (500–600 nm), Blue (420–500 nm), and Near-Infrared or NIR (700–880 nm) (Vexcel 2011). In our study, the four-band multispectral image was used for the analysis.

By using the previously acquired airborne image, a supervised classification on the mire vegetation was performed. The input for the classification was derived from the cluster analysis which divided mire vegetation into four classes. Based on the clustering as well as on field observations, I manually delimited irregular polygon samples or so-called regions of interest (ROIs) for each of the four vegetation classes directly on the image. These ROIs were labelled as “Group 1”, “Group 2”, “Group 3” and “Group 4”, respectively. Additionally, two other ROI classes were created which represented vegetation types that were present in the mire but were not sampled in the field. These were labelled as “Forest” and “Unknown vegetation type”, respectively. Therefore, in total, six land cover classes were defined prior to the supervised classification procedure. All the data were split into training (80%) and validation (20%) datasets.

The supervised classification was performed using the machine learning algorithm Random Forest (RF). To find the optimal RF model for classification, a range of values were tested for two main parameters: $n\text{tree} = [100, 200, 300, 400, 500]$ and $m\text{try} = [1, 2, 3, 4, 5]$.

Once the classification procedure has been carried out, it was important to determine the quality of the information derived from remotely-sensed data. In the present study, two different approaches of image accuracy assessment – qualitative assessment and quantitative assessment – were used. Qualitative assessment included the visual examination of the vegetation type map that was produced by the classification. Meanwhile, the quantitative assessment of the results included the generation of a confusion (or error) matrix after the image classification was performed. The preparation of the confusion matrix is the most commonly used quantitative method of representing the degree of accuracy of a classification (Lillesand et al. 2015). In order to evaluate the accuracy of the produced vegetation type map, four metrics were calculated from the confusion matrix: (1) Overall Accuracy (OA); (2) User's Accuracy (UA); (3) Producer's Accuracy (PA); and (4) Kappa Coefficient (k).

The main aim of the remotely-sensed data analysis was to create a spatial distribution maps for each of the spider species found in the Apšuciems mire. The whole map preparation process is shown step-by-step in Figure 2. Overall, the process can be split into three main steps.

Step 1: Maps A→B→C. Firstly, I selected the training samples in the remotely-sensed image (Figure 2A) and performed the supervised classification to obtain the map that shows the vegetation type distribution throughout the whole mire (Figure 2B). The detailed description on the process on image classification is already provided before, therefore I will not repeat this information here. Next, based on the field data on collected spider species as well as on the cluster analysis, I calculated the habitat preferences for each of the collected spider species. In these calculations, I used the formula that calculates the fidelity (or frequency of occurrence) of the given species in each of the vegetation types:

$$\text{Fidelity} = N_{ix} / N_x$$

where:

N_{ix} – the number of samples in vegetation type x occupied by species i ;

N_x – the total number of samples in vegetation type x .

When the habitat preferences for each species were calculated, these data were integrated into the vegetation type map. As a result, I got a new map that shows the frequency of occurrence of the particular spider species in each vegetation type and thus this map provides the information about the most suitable vegetation types for the given species (Figure 2C).

Step 2: Maps D→E. Meanwhile, I also processed the field data about the collected spiders (Figure 2D). In order to graphically display these field data on the map, the spatial interpolation method was used. Interpolation translates the point data into the surface data and is usually applied for predicting the values of unknown locations, using the values in near neighbourhood (Bărbulescu 2016). In the present study, the procedure called the inverse-distance weighted (IDW) interpolation was used. The user input of the IDW procedure is the distance power parameter (p) and the number of nearest sample points used in the interpolation (n). The main factor affecting the accuracy of IDW interpolation is the value of the distance power value p (Setianto, Triandini 2013). A power value of 2 is the most commonly used in IDW applications and was the value selected also for the present study. Meanwhile, the parameter n was set as the maximum number of nearest points. The interpolation procedure was performed with SAGA (System for Automated Geoscientific Analyses) which is integrated into QGIS (Figure 2E).

Step 3: Map F. Once the previous steps of the map processing were carried out, the final map was created by combining two other maps – map C and map E. These two maps were combined with the help of the *Raster Calculator* in

4. RESULTS

4.1. Ground-dwelling spider diversity in calcareous fens (Paper I)

A total of 5,270 spider individuals belonging to 17 families and 102 species was collected with pitfall traps in five calcareous fens in 2010. The total number of adult spiders was 4,646. The number of species and specimens varied widely from fen to fen. Especially varying was the amount of specimens – it ranged from 474 (in Kaņieris) to 1,818 (in Platene). The spider diversity also differed among fens. Engure-2 had the most diverse spider assemblages based on Shannon diversity index, while the least diverse fen was Engure-1. Spider species were the most evenly distributed in Engure-2, but in Engure-1 the abundances of different species were the least similar based on the measure of evenness.

Each fen had its own unique spider species that were found only in this particular fen. Platene had the highest number of unique species of which the most abundant was *Erigone atra*. There were only 11 species that were found in all of the studied fens.

Within each fen there were different spider species that dominated. In Kaņieris there was one eudominant species (*Pirata uliginosus*) and one dominant species (*Centromerus* sp.); in Apšuciems there were not any eudominant species but was one dominant species (*Antistea elegans*); in Engure-1 there was one eudominant species (*Pirata latitans*), and no dominant species; in Engure-2 there were no eudominant species, but three dominant species (*Antistea elegans*, *Pardosa pullata*, *Pirata uliginosus*); and in Platene there was one eudominant (*Pardosa prativaga*), and two dominant species (*Pirata knorri*, *Pirata tenuitarsis*).

Spider families with the largest number of individuals were Lycosidae (3,173 individuals), Linyphiidae (526 individuals), Hahniidae (327 individuals), and Gnaphosidae (284 individuals). In turn, the most species rich families were Linyphiidae (32 different species), Lycosidae (20 different species), and Gnaphosidae (14 different species).

4.2. Grass-dwelling spider diversity in calcareous fens (Paper II)

A total of 760 spider specimens belonging to nine families and 20 species were collected with a sweep net in the eight calcareous fens in 2011. The total number of adult spiders was low (only 250 individuals), and there were a lot of juvenile spiders. When analyzing spider diversity, it was concluded that there are

very low values of the Shannon index but relatively high values of the Simpson index for spiders in the studied fens. It suggests that the grass-dwelling spider community is characterized by a few abundant and numerous rare species. Also, these diversity indices show that Apšuciems and Kaņieris are the most diverse fens in terms of spiders while the least diverse spider communities are found in Platene.

The most abundant spider species collected was *Dolomedes fimbriatus*, accounting for 32.2% of all adult spiders detected. The next most abundant spiders were *Tibellus maritimus* (31.0%), *Evarcha arcuata* (10.1%), *Marpissa radiata* (5.0%), *Pardosa sphagnicola* (5.0%) and *Xysticus ulmi* (3.9%). There were no species that was collected at all eight fens, but ten of the species were collected at only one fen.

In general, the most abundant spider families were Araneidae (126 specimens), Pisauridae (91 specimens), Philodromidae (80 specimens), and Salticidae (68 specimens), while the most speciose spider families were Linyphiidae (five different species) and Araneidae (four different species). All other families were represented by less than 40 individuals each.

4.3. Diversity and vertical stratification of spiders in the Apšuciems fen (Paper III)

A total number of 2,937 spider individuals, representing 80 species in 19 families was collected in Apšuciems fen in 2012. The total number of adult spiders was 1,735. Overall, 55 of all collected spider species were ground-dwellers, while 25 species were grass-dwellers. A mean Shannon index of 1.69 (± 0.06 standard error) was estimated for the ground-dwelling spiders, ranging from 0.50 to 2.25 among the 57 samples, while the grass-dwelling spider diversity was 0.85 (± 0.07) and ranged between 0.14 and 1.86. Species evenness for the ground-dwelling and grass-dwelling spiders was 0.87 (± 0.02) and 0.68 (± 0.04), respectively. In addition, a large number of sporadic spider species were observed in the fen. Among the ground-dwelling spiders, 35 sporadic species (63% of all ground-dwellers) were collected, while among grass-dwellers – seven, which corresponded to 28% of all the species in this stratum.

The vertical distribution patterns of spiders in the Apšuciems fen were analyzed both by taxonomic groups (i.e., species and families) and by ecological groups (i.e., foraging guilds). The most dominant species in the ground-layer and in the grass-layer are given in Table 2. No eudominant species were detected among the ground-dwelling spiders, but instead there was a relatively large number of dominant and subdominant species. Meanwhile, the situation in the grass-layer was rather different – there were one eudominant, one dominant and two subdominant species. Thus, species composition as well as spider dominance structure were evidently distinct in each of the two strata.

Table 2. The most abundant spider species collected in the ground-layer and in the grass-layer of the Apšuciems fen in 2012. The Engelmann's scale of dominance is used (Engelmann 1978).

Dominance class	Ground-layer	Grass-layer
Eudominant species (>32%)	–	<i>Dolomedes fimbriatus</i> (Pisauridae)
Dominant species (10–32%)	<i>Trochosa terricola</i> (Lycosidae), <i>Antistea elegans</i> (Hahniidae), <i>Piratula hygrophilus</i> (Lycosidae), <i>Zora spinimana</i> (Zoridae), <i>Hygrolycosa rubrofasciata</i> (Lycosidae)	<i>Evarcha arcuata</i> (Salticidae)
Subdominant species (3.2–10%)	<i>Pirata tenuitarsis</i> (Lycosidae), <i>Piratula knorri</i> (Lycosidae), <i>Pardosa sphagnicola</i> (Lycosidae), <i>Pardosa fulvipes</i> (Lycosidae)	<i>Oxyopes ramosus</i> (Oxyopidae), <i>Heliophanus cupreus</i> (Salticidae)
Recedent species (1–3.2%)	<i>Pirata uliginosus</i> (Lycosidae), <i>Allomengea vidua</i> (Linyphiidae), <i>Phrurolithus festinus</i> (Corinnidae), <i>Bathypantes gracilis</i> (Linyphiidae), <i>Pardosa lugubris</i> (Lycosidae), <i>Bathypantes parvulus</i> (Linyphiidae), <i>Euryopis flavomaculata</i> (Theridiidae)	<i>Pisaura mirabilis</i> (Pisauridae), <i>Synageles venator</i> (Salticidae), <i>Xysticus ulmi</i> (Thomisidae), <i>Singahamata</i> (Araneidae), <i>Neoscona adianta</i> (Araneidae)
Subrecedent species (0.32–1%)	<i>Walckenaeria alticeps</i> (Linyphiidae), <i>Leptorchestes berolinensis</i> (Salticidae), <i>Oedothorax</i> sp. (Linyphiidae), <i>Erigone arctica</i> (Linyphiidae)	<i>Tibellus maritimus</i> (Philodromidae), <i>Tetragnatha nigrata</i> (Tetragnathidae), <i>Clubiona germanica</i> (Clubionidae), <i>Tibellus oblongus</i> (Philodromidae), <i>Marpissa radiata</i> (Salticidae), <i>Araneus diadematus</i> (Araneidae), <i>Araniella cucurbitina</i> (Araneidae), <i>Araneus quadratus</i> (Araneidae), <i>Cheiracanthium punctorium</i> (Miturgidae)
Sporadic species (<0.32%)	The remaining 35 species	The remaining seven species

Large differences in dominance at the spider family level between the ground and the grass layers were also observed (Figures 3a, b). The most abundant family in the ground-layer was Lycosidae, which contributed to 60.8% of all the ground-dwelling spiders, while in the grass-layer the most abundant family

was Pisauridae, with 59.9% of all the grass-dwelling spiders. These two families clearly dominated numerically, despite the fact that the family Pisauridae was represented almost solely by *Dolomedes fimbriatus*, while the family Lycosidae – by 13 different species. In turn, the most speciose spider families in the ground-layer were Linyphiidae (34.5% of all ground-dwellers) and Lycosidae (23.6%) but in the grass-layer – Araneidae (28.0% of all grass-dwellers).

Based on the spider foraging technique, spiders were grouped into three foraging guilds: (1) web spinners (detected spider families: Theridiidae, Araneidae, Agelenidae, Linyphiidae, Tetragnathidae and Hahniidae); (2) sit-and-wait ambushers (Lycosidae, Thomisidae and Pisauridae); and (3) active hunters (Gnaphosidae, Clubionidae, Miturgidae, Philodromidae, Salticidae, Oxyopidae, Zoridae, Liocranidae and Corinnidae). Overall, the analysis of guild composition showed that the spider guild structure in both layers was quite similar, with the sit-and-wait ambushers being the most numerically dominant guild in both strata, while the web spinners – the most species-rich guild in both strata (Figures 3c, d).

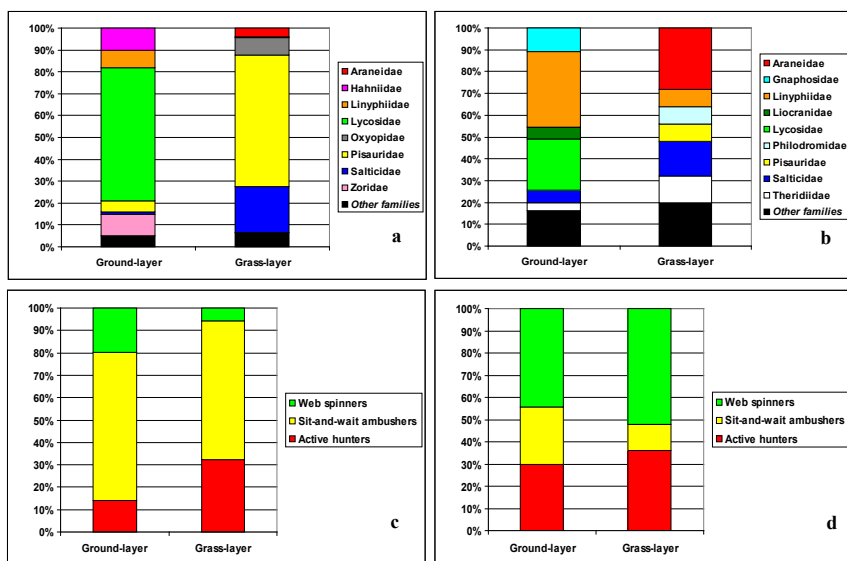


Figure 3. The dominance structure of spider families and foraging guilds by the number of individuals and by the number of species in the ground-layer and in the grass-layer of the Apšuciems fen; (a) the most abundant spider families; (b) the most species-rich spider families; (c) the most abundant spider foraging guilds; (d) the most species-rich spider foraging guilds.

4.4. Ecological relationships between spiders and vegetation (Papers I, II, III)

The regression analysis showed that spider abundance, species richness and diversity were significantly positively influenced by the plant species richness and plant diversity in the fen (Table 3). Overall, the structural parameters of the vegetation were more influential on the grass-dwelling spiders – the analyses revealed that plant species richness accounted for 21.7% and 18.1% of the total variation in grass-dwelling spider species richness and abundance, respectively. Meanwhile, a relatively small fraction of the total variance of the ground-dwelling spiders was explained by the vegetation characteristics.

The vegetation height is another component of habitat quality. However, in contrast to the positive relation between spiders and plant diversity, the vegetation height was a factor that negatively affected spider numbers (Table 3). The total species richness and diversity of grass-dwellers decreased significantly with increasing height of the vegetation. By performing a correlation analysis between vegetation height and different plant species, it was shown that taller vegetation was significantly positively associated with the presence of the common reed *Phragmites australis* (in 2011: $r_s = 0.680$; p -value < 0.01; in 2012: $r_s = 0.354$; p -value < 0.01).

Table 3. Linear regression analysis describing the relationships between the ground-dwelling and the grass-dwelling spiders and the studied vegetation characteristics (n = 57). Statistical significance: * – 0.05; ** – 0.01; *** – 0.001.

Predictor (x)		Response (y)	R ²	p-value	Regression equation
Plant species richness	Ground-dwelling spiders	Spider abundance	0.07438	0.040*	$y = 8.7995 + 0.8041x$
		Species richness	0.08362	0.029*	$y = 4.5857 + 0.2632x$
		Species diversity	0.1376	0.004**	$y = 1.09513 + 0.05695x$
Plant diversity		Spider abundance	0.02047	0.288	$y = 13.035 + 2.895x$
		Species richness	0.03291	0.177	$y = 5.7055 + 1.1333x$
		Species diversity	0.08383	0.029*	$y = 1.2514 + 0.3051x$
Vegetation height		Spider abundance	0.001644	0.765	$y = 17.179 + 0.714x$
		Species richness	0.01304	0.398	$y = 7.3452 - 0.6209x$
		Species diversity	0.04632	0.108	$y = 1.69339 - 0.19733x$
Plant species richness	Grass-dwelling spiders	Spider abundance	0.1812	0.001***	$y = -3.5705 + 1.5505x$
		Species richness	0.2168	0.0003***	$y = 0.60042 + 0.07585x$
		Species diversity	0.1216	0.008**	$y = 0.14846 + 0.06674x$
Plant diversity		Spider abundance	0.06134	0.063	$y = 3.721 + 6.191x$
		Species richness	0.1331	0.005**	$y = 0.8061 + 0.4080x$
		Species diversity	0.06776	0.051*	$y = 0.354 + 0.342x$
Vegetation height		Spider abundance	0.01234	0.411	$y = 12.660 - 2.416x$
		Species richness	0.07256	0.043*	$y = 1.39722 - 0.26212x$
		Species diversity	0.06756	0.051*	$y = 0.85085 - 0.29715x$

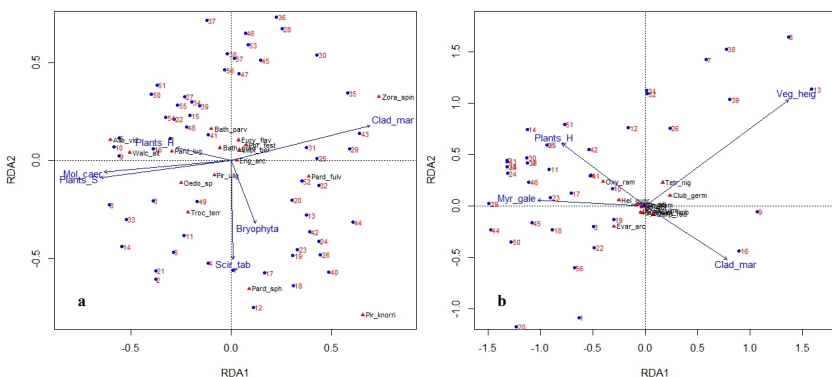


Figure 4. RDA ordination diagrams showing spider community organization according to vegetation structure, scaling 2. Circles represent sampling plots, triangles represent species. Only species with ≥ 4 individuals were included into the analysis, and only the most significant vegetation variables (displayed as arrows) are shown; (a) ordination plot for the ground-dwelling spider assemblages; (b) ordination plot for the grass-dwelling spider assemblages. Abbreviations: Bryophyta – bryophytes; Clad_mar – *Cladium mariscus*; Mol_caer – *Molinia caerulea*; Myr_gale – *Myrica gale*; Scir_tab – *Scirpus tabernaemontani*; Plants_H – plant diversity (Shannon diversity index); Plants_S – plant species richness; Veg_heig – vegetation height. The ground-dwelling spider species: Allo_vid – *Allomengea vidua*; Anti_eleg – *Antistea elegans*; Bath_grac – *Bathyphantes gracilis*; Bath_parv – *Bathyphantes parvulus*; Erig_arc – *Erigone arctica*; Eury_flav – *Euryopis flavomaculata*; Hygr_rub – *Hygrolycosa rubrofasciata*; Lept_ber – *Leptorchestes berolinensis*; Oedo_sp – *Oedothorax* sp.; Pard_fulv – *Pardosa fulvipes*; Pard_lug – *Pardosa lugubris*; Pard_sph – *Pardosa sphagnicola*; Phr_fest – *Phrurolithus festivus*; Pir_hygr – *Piratula hygrophilus*; Pir_knorri – *Piratula knorri*; Pir_ten – *Pirata tenuitarsis*; Pir_ulig – *Pirata uliginosus*; Troc_terr – *Trochosa terricola*; Walc_alt – *Walckenaeria alticeps*; Zora_spin – *Zora spinimana*. The grass-dwelling spider species: Club_germ – *Clubiona germanica*; Dol_fimb – *Dolomedes fimbriatus*; Evar_arc – *Evarcha arcuata*; Hel_cupr – *Heliophanus cupreus*; Marp_rad – *Marpissa radiata*; Neo_adi – *Neoscona adianta*; Oxy_ram – *Oxyopes ramosus*; Pis_mir – *Pisaura mirabilis*; Sin_ham – *Singa hamata*; Syn_ven – *Synageles venator*; Tetr_nig – *Tetragnatha nigrita*; Tib_mar – *Tibellus maritimus*; Tib_obl – *Tibellus oblongus*; Xys_ulmi – *Xysticus ulmi*.

The redundancy analysis (RDA) of the ground-dwelling spider assemblages produced a significant ordination ($p = 0.001$ after 999 permutations; Figure 4a). The numerical output of the RDA showed that the first two canonical axes explained together 33.8% of the total variance of the data; the first axis explained 19.8%. The Axis 1 was strongly correlated with a plant species richness gradient, where plots rich in different plant species were plotted on the left, while those in which there were a low number of plant species and a large cover of swamp sawgrass *Cladium mariscus* – on the right. The Axis 2 was associated with the presence/absence of soft-stem bulrush *Scirpus tabernaemontani* and bryophytes, where plots with high coverage of *S. tabernaemontani* and mosses were situated in the lower part of the graph, but those with low coverage – in

the upper part. Furthermore, it was shown that while some of the ground-dwelling spider species showed a clear preference for particular habitat type, others were situated somewhere in the middle of the ordination space.

RDA for the grass-dwelling spider assemblages also produced a significant ordination ($p = 0.003$ after 999 permutations; Figure 4b). The first two axes explained together 42.6% of the total variance, with the first axis alone explaining 39.0%. Similarly, the first axis separated the different plots along a plant diversity gradient. In addition, the vegetation height was a factor that displayed a very long arrow, showing its high importance in structuring grass-dwelling spider assemblages. Finally, if we look at individual grass-dwelling spider species, it can be seen that the vast majority of them are distributed at the central part of the ordination diagram.

4.5. An overview of the calcareous fen arachnofauna (Paper IV)

Overall, in the three study years a total number of 8,967 spider individuals (6631 adults and 2336 juveniles) were collected, representing 134 species and 15 morphospecies in 21 families. Most of the species (87 spp.) were collected only in a single year, while only five species were detected in all three study years (*Dolomedes fimbriatus*, *Evarcha arcuata*, *Tibellus maritimus*, *Xysticus ulmi* and *Kaestneria pullata*). Altogether eight spider species found during this investigation were registered as new species for the araneofauna of Latvia – *Cheiracanthium punctorium* (Eutichuridae), *Gnaphosa lapponum* (Gnaphosidae), *G. nigerrima* (Gnaphosidae), *Bathyphantes parvulus* (Linyphiidae), *Centromerus semiater* (Linyphiidae), *Microlinyphia impigra* (Linyphiidae), *Pirata tenuitarsis* (Lycosidae), and *Leptorchestes berolinensis* (Salticidae). The dominant spider species in each year and in each fen are given in Table 4. One of the most abundant and most frequently recorded species was *Dolomedes fimbriatus*, which occurred in the vast majority of the studied calcareous fens. Overall, however, there were rather large differences in spider species composition between fens, between study years, as well as between pitfall samples and the sweep-net samples.

By using relevant information from the literature, a short description of each of the collected spider species have been prepared. Also, all the collected spider species were sorted into ecological groups according to their habitat requirements. This classification was based mainly on spider requirements for moisture (hygrophilous/xerophilous species) and light (photophilous/sciophilous species). For some of the spider species we distinguished also sub-groups. In some cases, however, it was difficult to classify a spider species into a particular ecological group(-s), because the information in the literature is sometimes contradictory.

Table 4. The most dominant spider species in each year and in each studied fen.

Study year	2010	2011	2012	
Sampling method	Pitfall trapping	Sweep netting	Sweep netting	Pitfall trapping
Apšuciems	<i>Antistea elegans</i> <i>Bathypantes parvulus</i>	<i>Evarcha arcuata</i> <i>Tibellus maritimus</i> <i>Dolomedes fimbriatus</i>	<i>Dolomedes fimbriatus</i> <i>Evarcha arcuata</i>	<i>Trochosa terricola</i> <i>Antistea elegans</i> <i>Piratula hygrophilus</i> <i>Zora spinimana</i>
Kaņieris	<i>Pirata uliginosus</i>	<i>Dolomedes fimbriatus</i> <i>Tibellus maritimus</i> <i>Evarcha arcuata</i>		
Engure (1)	<i>Pardosa prativaga</i> <i>Piratula latitans</i> <i>Pirata tenuitarsis</i> <i>Piratula hygrophilus</i>	<i>Tibellus maritimus</i> <i>Dolomedes fimbriatus</i>		
Engure (2)	<i>Antistea elegans</i> <i>Pirata uliginosus</i>			
Platene	<i>Pardosa prativaga</i> <i>Piratula knorri</i>	<i>Tibellus maritimus</i> <i>Dolomedes fimbriatus</i>		
Ķirba		<i>Dolomedes fimbriatus</i> <i>Tibellus maritimus</i>		
Ječi		<i>Tibellus maritimus</i> <i>Dolomedes fimbriatus</i>		

The spider ecological group composition in the studied calcareous fens and the number of spider species and individuals within each group is given in Figure 5. The most species-rich and the most abundant ecological group was hygrophilous species – more than a half of all spider species and individuals collected in the present study could be classified as hygrophilous (if including also hygrophilous-photophilous and hygrophilous-sciophilous species). Photophilous species (including photophilous-hygrophilous and photophilous-xerophilous) was another large group in the studied fens – overall, 46 of our collected spider species (34% of all spiders) and 3088 individuals (48%) could be classified as photophilous. The rest of the ecological groups – xerophilous, sciophilous, and habitat generalists – were represented by a rather low number of species and individuals.

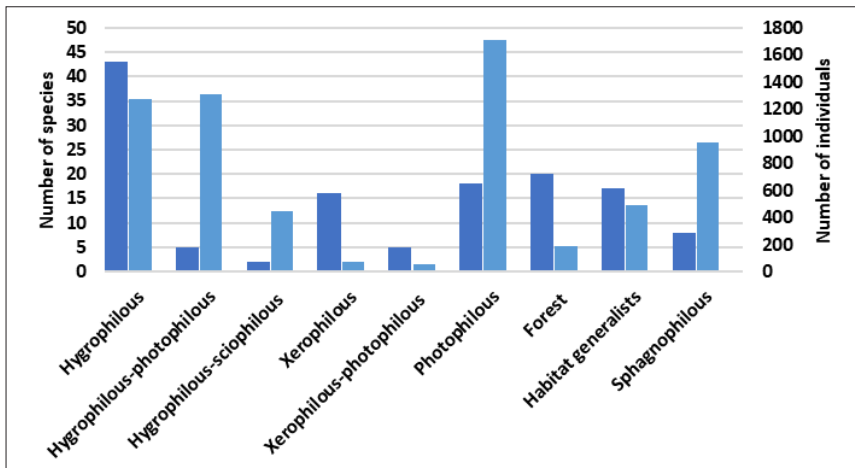


Figure 5. The proportional spider ecological group composition in the calcareous fens of Latvia by the number of species (dark blue columns) and by the number of individuals (light blue columns).

4.6. Spider spatial distribution in the Apšuciems fen (Paper V)

Spider distribution was mapped based on the information on mire vegetation. We defined vegetation types (or plant communities) by using the cluster analysis which showed that overall four different vegetation types might be distinguished within the studied mire (Figure 6). Each of these vegetation types differed by: (1) the total number of plant species; (2) the plant species composition; and (3) the percentage cover of each of the plant species.

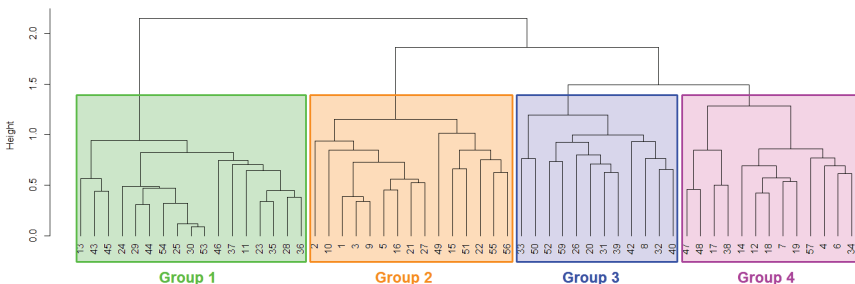


Figure 6. The dendrogram of the hierarchical cluster analysis showing that the mire vegetation might be divided into four different groups (57 sample plots). Each group is colored in a different color. The setup of the cluster analysis was: (1) Distance measure: Euclidean; and (2) Group linkage method: Ward's method.

Based on the results of the cluster analysis, a supervised classification on the mire vegetation was performed. The classification results showed that the best classification outcome was obtained with the Random Forest model that had the following tuning parameters: *ntree* = 300; and *mtry* = 3. The classification generated two output products: (1) a thematic map showing the vegetation type distribution in the mire (Figure 7); and (2) a table of statistics (i.e., confusion matrix) showing the classification accuracy for each of the vegetation types (Table 5).

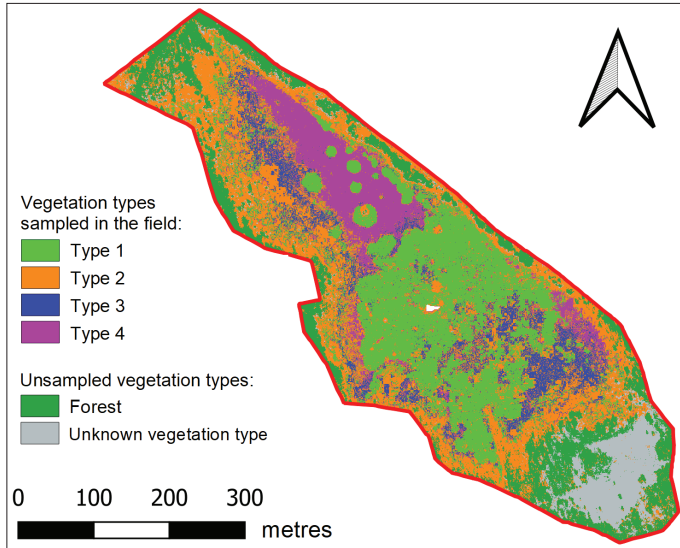


Figure 7. Map showing the spatial localization of distinguished vegetation types ($n = 4+2$) within the Apšuciems mire. The map was produced by the supervised classification (algorithm used: Random Forest). The vegetation types 1–4 are in accordance with the cluster analysis and have the same colors.

The visual examination of the produced thematic map was carried out to assess the quality of vegetation type identification. In general, the map corresponded quite well with the real distribution of the vegetation types within the mire. At the same time, however, the classification accuracy varied between different parts of the mire. A very high level of accuracy was obtained with vegetation type № 1 and vegetation type № 4. Also, the visual interpretation of the map suggested the high accuracy of those vegetation types that were not sampled in the field – the forested area that is located around the mire and also the unknown/unidentified vegetation type that is situated at the southeastern part of the mire.

The results were also analysed quantitatively. Four different classification accuracy indices were used to evaluate the performance of the RF classifier: Overall Accuracy (OA), User's Accuracy (UA), Producer's Accuracy (PA) and Kappa Coefficient (*k*). The obtained values of these indices are summarized in a confusion matrix (Table 5). The classification achieved an OA of almost 97% over the entire mire territory. If speaking about individual accuracies, the confusion matrix showed similar results as the visual assessment of the map – that vegetation types N^o 1 and N^o 4 was almost perfectly recognized in the map. In contrast, the major confusion or misclassification occurred between vegetation types N^o 2 and N^o 3, since vegetation type N^o 2 was misclassified as vegetation type N^o 1 or N^o 3, as well as vegetation type N^o 3 was misclassified as vegetation type N^o 2. The vegetation types other than these two (N^o 2 and N^o 3) had a separation accuracy of at least 95%, which is very high. The *k* for this classification dataset was 0.95 which is also very high.

Figure 8 shows the mapped spatial distribution pattern of six spider species within the Apšuciems fen area. The probability of occurrence of the species is shown on the map with black color – the darker the area in the map, the place is more suitable for the species and thus the probability that the species is present here is higher. Along with the species distribution maps, the value called “Distribution index” was also generated for each of the species. The numerical value of the “Distribution index” varied greatly from species to species, and it was observed that the smaller the maximal value of the index, the more the given species is dispersed throughout the mire area, and vice versa – the larger

Table 5. Confusion matrix and classification accuracies of the Random Forest image classification using the most accurate classification result (*n_{tree}* = 300; and *m_{try}* = 3). The classification was based on the four-band multispectral image (R G B + NIR) with a resolution of 0.25 m.

Vegetation types		Reference data (ground truth)						User's Accuracy	
		Veg. type 1	Veg. type 2	Veg. type 3	Veg. type 4	Forest	Unknown		TOTAL
Prediction	Veg. type 1	3231	149	18	0	0	0	3398	95%
	Veg. type 2	33	1692	105	5	37	8	1880	90%
	Veg. type 3	6	83	267	0	0	0	356	75%
	Veg. type 4	1	16	2	2361	0	0	2380	99%
	Forest	0	42	0	0	3627	1	3670	99%
	Unknown	0	13	0	0	0	3348	3361	100%
	TOTAL	3271	1995	392	2366	3664	3357	15045	
Producer's Accuracy		99%	85%	68%	100%	99%	100%	Overall Accuracy: 96.5% Kappa Coefficient: 0.95	

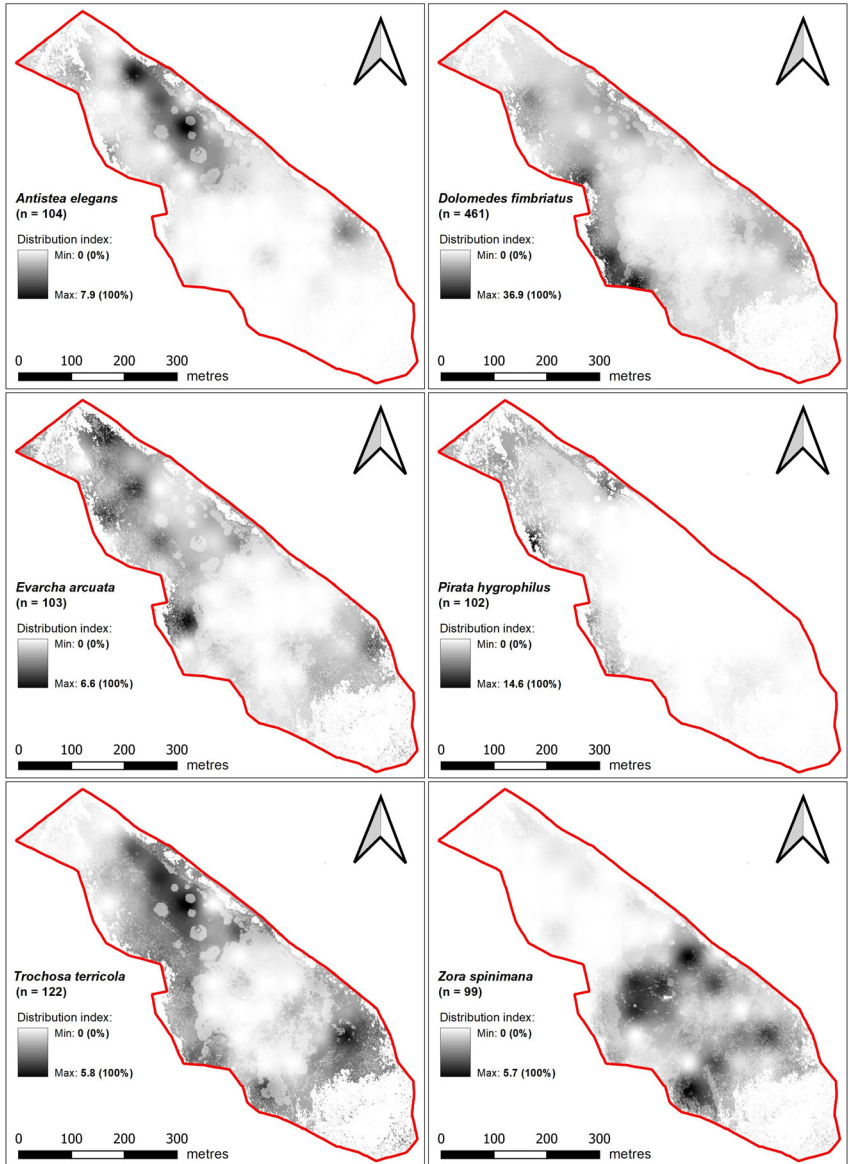


Figure 8. The mapped distributions along with the “Distribution indices” of six spider species (in alphabetical order) inhabiting Apšuciems mire. Darker areas represent higher probability while lighter areas represent lower probability that species occurs

the maximal value of the index, the species occurs in a smaller and more concentrated territory. According to distribution maps, there were no distinct “hotspots” of spider diversity within the mire territory, since different spider species had quite different patterns of spatial distribution in the studied habitat. Overall, however, it was possible to distinguish five main types of distribution patterns of the spider species in the given territory: (1) Species preferring the central part of the mire (i.e., were less abundant in the mire margins); (2) Species preferring the mire margins (i.e., were less abundant towards the mire centre); (3) Species avoiding the mire centre (i.e., abundant only in the mire margins and practically absent from the mire centre); (4) Species having no clear preference (i.e., occurring more or less throughout the mire, including the mire centre and margins); and (5) Species found very locally (i.e., favouring one particular spot in the mire).

5. DISCUSSION

5.1. Ground- and grass-dwelling spider diversity in calcareous fens (Papers I, II, III)

The obtained values of the Shannon index showed that spider diversity varied greatly among different fens, as well as between different parts of the same fen. The reason for this variability might be related to the fact that the plant species diversity also varied considerably between studied fens. Moreover, the plant diversity also varied within the same fen – if speaking about the Apšuciems fen, then it can be concluded that this fen is a visually very heterogeneous habitat that consists of a mosaic of different types of microhabitats where those extremely poor vegetation patches (mainly consisting of swamp sawgrass *Cladium mariscus*) are patchily distributed within very rich vegetation. Numerous studies have demonstrated that higher plant species richness and diversity usually results in a higher diversity of spiders (Langellotto, Denno 2004; Tews et al. 2004).

The Shannon index also indicated that the ground-dwelling spider diversity in the studied fens was much higher than that of the grass-dwellers. Well, since the Shannon diversity index combines evaluations of both species richness and evenness, then such a low values of the Shannon index for the grass-dwelling spiders could be due to the considerable lower species richness of this group of spiders and/or the lower values of the evenness index. The evenness of the grass-dwelling spiders was low mainly because of the absolute dominance of a single species in the grass-layer – *Dolomedes fimbriatus*. Swampy areas are a typical habitat for *D. fimbriatus* (Roberts 1996), and since it is a large spider (body length of a female can reach 20 mm), it may have a competitive advantage over other spiders that inhabit the same habitat stratum (Harwood et al. 2001). Besides, the differences in body size promotes intraguild predation with the larger spider species often being the intraguild predator (Patrick et al. 2012). Thus, the large body size of *D. fimbriatus* as well as the suitable conditions for this species in the fen could be the main reasons why this species has such a high abundance in the studied habitat. On the contrary, in the ground stratum the individuals were more evenly distributed among the different species. Most of the dominant ground-dwelling species belonged to family Lycosidae, with the top-scorers being *Trochosa terricola*, *Piratula hygrophilus* and *Hygrolycosa rubrofasciata*. Other researchers that have studied spiders in wetland habitats, have also discovered that Lycosidae family usually dominates in this type of habitat (Koponen 2003; Cummins 2007). This might be explained by the fact

that lycosids are also often associated with water (Foelix 2011). However, it has been argued that the prevalence of lycosids in the samples is probably because of the collecting method (pitfall traps) employed. Pitfall traps are expected to differentially capture spiders with different activity, with the highly active groups (e.g., lycosids) being caught disproportionately more than the others (Cummins 2007). It has been shown that lycosids almost always dominate in the studies where the pitfall trapping has been used, and no matter in what kind of habitat the study has been carried out (e.g., Corey et al. 1998; Kowal, Cartar 2012).

5.2. Vertical stratification of spiders in the Apšuciems fen (Paper III)

We sampled two different habitat strata for spiders – the ground-layer and the grass-layer – and compared the family, species and guild composition of spiders between these both strata. It was found that each strata was taxonomically very different – there was a low species and even family overlap between the ground stratum and the grass stratum. In total, the ground- and the grass-layer shared only eight out of 80 spider species. These results are in line with the findings of many other authors who have studied the vertical distribution of spiders and also discovered that spiders tend to be stratified in the habitat (e.g., Stenchly et al. 2012; Pinzon et al. 2013). Moreover, studies indicate that spiders show species-level stratification not only in forested habitats (Brown 2008; Pinzon et al. 2013) but also in open habitats (Kim et al. 1989; Pekár 2005), despite the fact that these habitat types differ considerably in their vertical stratification – while forest habitats offer many different vertical strata for spiders (i.e. the litter layer, understory, upper canopy, overstory), non-forest habitats exhibit little vertical stratification (Basset et al. 2003). Apparently, different spider species/families are well adapted to living in a particular habitat layer. Horváth et al. (2009), for example, discovered that large majority of diurnal spiders that hunt on flowers and other upper parts of the plant cannot exist in the lower strata. On the contrary, the majority of small-sized spiders (e.g., linyphiids) usually live close to the ground (Foelix 2011). Such preferences for a certain stratum, however, is not surprising, since different strata can provide very different microhabitats for spiders, i.e. each habitat stratum has its characteristic microclimatic conditions, differential availability of appropriate substrate for foraging or web-building, and a different spectrum of prey animals (Abraham 1983; Foelix 2011). Studies have demonstrated that spiders are extremely sensitive to the mentioned factors, and thus this might be the reason why distinctive spider assemblages can establish between vertical strata (Oguri et al. 2014).

According to the way spiders catch their prey, I divided all detected spider families into three different functional groups or guilds: web spinners,

sit-and-wait ambushers and active hunters. The results showed that in spite of the great differences in family and species composition between the ground- and the grass-layers, the proportions of spider functional groups in both habitat layers were rather similar – within both strata the sit-and-wait ambushers was the dominant spider guild by the number of individuals, while the web spinners dominated in both layers by the number of species. We need to stress, however, that these results could be somewhat different if we had used some of the other of the existing spider guild classifications. Generally, spiders can be grouped into specific functional groups in many ways – for example, the division can be based on spider foraging strategy, habitat preferences, circadian activity or prey range (Post, Riechert 1977). As a result, the number of recognized guilds is very variable – while some authors distinguish only two (Uetz 1977) or three (Nyffeler 1982) spider foraging guilds, others subdivide spiders into five (Young, Edwards 1990), seven (Canard 1990), eight (Riechert, Lockley 1984; Uetz et al. 1999) or even 11 (Post, Riechert 1977) different foraging guilds. The clearest distinction, however, is between the web builders and wandering spiders (Uetz 1977; Wise 1995). These two spider guilds are ecologically very different – web builders are sedentary spiders that construct webs and thus feed mainly on moving prey, whereas wandering spiders are non-web-building predators that display a more mobile foraging strategy and thus feed on both moving and motionless prey (Nyffeler 1999; Cobbold, MacMahon 2012). I also decided to use this basic and most stable division of spider guilds in the present study, however, I split the wandering spiders into sit-and-wait ambushers and active hunters. This decision was based on the fact that the foraging strategy of sit-and-wait ambushers lies somewhere in the middle between the two basic guilds – similarly to active hunters, the sit-and-wait ambushers hunt without using webs, whereas similarly to web builders, they do not actively pursue prey but wait for it to come to them (Wise 1995). In any case, the results show that each habitat stratum is inhabited by several different guilds and not by a single guild. Such behavior is likely to be an adaptation to avoid competitive interactions, because since the “foraging guild” is defined as a group of species utilizing the same class of resources in a similar way, then species belonging to the same guild are most likely to be competitors (Polis, McCormick 1986; Uetz et al. 1999). This statement was proved by Spiller (1984) and Herberstein (1998) who studied web-building spiders and observed that mutually competing web builders construct their webs at different heights when occurring syntopically, while this is not observed when one of the competitors is removed. Similarly, Enders (1974) has stated that different orb-weaving spiders can co-exist in the same habitat only if they build their webs at different heights (Marc, Canard 1997).

5.3. The influence of habitat complexity on spiders (Papers I, II, III)

The analyses revealed a strong association between spiders and the fen vegetation. These results are in accordance with many previous studies that showed the great importance of physical structure and heterogeneity of the environment to spider distribution (Curtis, Bignal 1980; Hatley, MacMahon 1980; Robinson 1981). In our study, the spider abundance and species richness were positively associated with the plant species richness and plant diversity in fens. Many other researchers have also observed that greater habitat complexity results in a higher abundance and diversity of spiders, because structurally more diverse habitats allow a greater niche diversification and coexistence of more spider species (Rypstra 1986; Langellotto, Denno 2004). Complex vegetation is beneficial for spiders in many ways. For example, one of the factors that explains the spider distribution in the habitat is microclimate (Tolbert 1979), and since it is known that microclimate often correlates with the architecture of plants (Hore, Uniyal 2010), then there will be a greater variety of different microclimates if the habitat is more complex (Buchholz 2009). Moreover, the structural complexity within the habitat also provides a greater diversity of sites which can be used by spiders for resting, basking, finding food, sexual display, oviposition or overwintering, as well as it provides more web attachment points (for web spinners) and an additional refuge from intraguild predators (Lawton 1983; Halaj et al. 1998).

The patterns in spider species composition across the Apšuciems fen were also described using a redundancy analysis (RDA). The RDA showed that spider assemblages have a tendency to arrange in the ordination space according to habitat type. The differentiation of both the ground- and the grass-layer spider assemblage structure was determined mainly by the plant diversity gradient – spider composition was highly dissimilar between the fen places with low plant species diversity and those places with high plant diversity. It corroborates the findings of many other authors who have also found that the type of the vegetation has a great influence on the composition of spider assemblages, with different plant communities harbouring different associations of spiders (Buchholz 2010; Torma et al. 2014). Thus, these results indicate that it is very important to maintain a variety of habitat types within the focal habitat in order to enhance the spider biodiversity.

5.4. The influence of vegetation height on spiders (Papers II, III)

A very important factor that determined the structure of the grass-dwelling spider assemblages was shown to be the vegetation height. We think that this outcome may be related to the differing biology of spider species, since different

species need specific vegetation heights. For instance, many of our collected grass-dwelling spiders (e.g., *Evarcha arcuata*, *Oxyopes ramosus*, *Pachygnatha clercki*, *Sibianor aurocinctus*) are usually associated with low vegetation (Locket, Millidge 1951, 1953; Roberts 1996; Harvey et al. 2002a,b), while, for example, *Araneus diadematus*, who spins large orb webs, needs tall vegetation (Harvey et al. 2002b).

Meanwhile, however, the results indicated that spider species richness and diversity were negatively correlated with the vegetation height. This observation is apparently inconsistent with the findings of other authors who have shown that the number of spider species, as well as the spider diversity usually increase by the height of the herbaceous vegetation because higher vegetation is usually vertically more structured (e.g., Dennis et al. 2001; Harris et al. 2003; Horváth et al. 2009). We think that one reason for this discrepancy could be related to the structural features of our studied fen habitats – the correlation analysis showed that those fen places which were associated with taller vegetation, were also associated with a high cover of the common reed *Phragmites australis*. The analysis revealed that this plant species negatively influenced spiders. *P. australis* is a typical expansive plant species which spreads very rapidly and forms monodominant stands, thereby simplifying the vegetation structure of the habitat (Auniņš et al. 2013). As a result, due to the lack of architectural diversity, spider species richness and diversity might also be low. Besides, *P. australis* also creates shading and thus the proportion of the photophilous spider species (e.g., *Pirata uliginosus*, *Bathyphantes parvulus*) can decrease (Štambuk, Erben 2002). In their study, Buchholz and Schröder (2013) also discovered that spider assemblages of *P. australis* belts were less diverse than those of all other habitat types. They wrote that these outcomes can be explained either by a lower number of available niches which results from very homogeneous reed belts or it can be related to temporal flooding which was very common in reed belts. *P. australis* might have a high importance for spiders only during the winter because reed beds have been reported to be substantially important overwintering places for spiders (Pühringer 1979).

5.5. Characteristic features of the fen arachnofauna (Paper IV)

The arachnofauna of the studied calcareous fens consisted of a wide spectrum of different spider ecological groups. The vast majority of the spider species found in the fens were hygrophilous or photophilous or hygrophilous-photophilous. The dominance of these groups in the studied habitats is quite logical since all our studied fens were moist, sun-exposed mire territories. Nevertheless, the fen arachnofauna consisted also of different other spider ecological groups, including even some groups which do not normally inhabit

wet and alkaline environments, i.e., xerophilous and sphagnophilous species. The reason of the presence of such species within calcareous fens might be related with the fact that fens encompass a much broader range of microhabitat variation than other mire types. Fen surface often has a variable microrelief that consists of hummocks, hollows and pools, and since the tops of the hummocks are much drier than their lower part, they may serve as suitable habitat patches for the xerophilous species. Other researchers have also observed that drought-loving spider species can occasionally be found on raised, dry patches of vegetation within otherwise wet and marshy sites (Roberts 1996; Cattin et al. 2003). Similarly, the presence of sphagnophilous spider species within the studied mires might also be explained by the availability of hummocks. Usually these fen hummocks are dominated by acid-loving plant species (especially *Sphagnum* mosses) which are raised above the water level and thus protected from the influence of the alkaline groundwater (Rydin, Jeglum 2006). Consequently, the sphagnophilous spider species, which normally live in acid environments, especially bogs, and are related with *Sphagnum* mosses (e.g., *Gnaphosa nigerrima*, *Pardosa sphagnicola*, *Pirata piscatorius*), might also be supported in calcareous fens, since the *Sphagnum*-dominated hummocks may serve as discrete habitat patches for them. These findings are supported by several other researchers who have also discovered that spiders can persist in very small microhabitats (Foelix 2011; Cobbold, MacMahon 2012).

In the present study we have also sampled several new spider species for the fauna of Latvia. Recording new species could mainly be explained by insufficient studies in calcareous fens, therefore we suggest that these habitats should be investigated further. In the future studies it would be worthwhile to use a combination of different other spider collection methods (e.g., hand collecting, beating, sieving, suction sampling, etc.) so that a greater variety of microhabitats is accessed.

5.6. Spider spatial distribution patterns in the Apšuciems fen (Paper V)

In the present study we offer a new approach of mapping spider distribution within the boundaries of one particular habitat – Apšuciems fen. This approach requires a combination of two types of data – *in-situ* data and remote-sensing data, which, when combined together, can help to map the distribution of species more precisely. To use this approach, the knowledge of remote sensing, GIS, and machine learning are needed. The main product of this new approach is a species distribution map that shows the locations of the most suitable places for the studied species in the habitat.

By studying the generated species distribution maps, it was concluded that some spider species were more or less evenly distributed throughout the mire

territory and thus can be considered habitat generalists, while some other species were found more locally and thus can be considered habitat specialists. Also, it seems that in some cases the distribution patterns of some species may have been shaped by interspecific competitive exclusion. For instance, if we analyse the distributions of these two spider species – *Pirata hygrophilus* and *Zora spinimana* – then it can be concluded that their distribution in the mire do not overlap (Figure 8d, f). This specific spatial distribution of these spider species seems to be an adaptation to interspecies competition – that is, a strategy that aims to avoid such competition (Foelix 2011). Also, in such a way these species can successfully avoid mutual predation. Overall, the prepared distribution maps seem to be useful to study either a single spider species (e.g., patterns of population distribution) or the whole spider community within the focal territory.

In order to map spider species distribution within the mire, it was crucial to firstly map the distribution of vegetation in the mire habitat. Overall, the accuracy assessment showed promising results in the use of high resolution airborne image for mapping heterogeneous mire vegetation with the Random Forest algorithm. The classification achieved an overall accuracy of nearly 97% over the entire study area, which indicates that overall, 97 percent of the pixels in the image were classified correctly. The Kappa Coefficient was also very high – 0.95, which can be thought of as an indication that an observed classification is 95% better than one resulting from chance, and this implies a very good classification performance. At the same time, however, the individual accuracies was quite variable. It could be concluded that the classification accuracy somewhat varied between different parts of the mire, and it strongly depended on the type of the vegetation. A very high level of accuracy was obtained in more homogeneous parts of the mire, i.e. in those vegetation types which consisted of either a single plant species (vegetation type N° 1) or had no more than two dominant plant species (vegetation type N° 4). On the other hand, not so good results were obtained in more heterogeneous mire areas where the vegetation types N° 2 and N° 3 were located. These two vegetation types were floristically diverse (consisted of a mixture of different plant species) and they had rather similar floristic composition, therefore they were quite difficult to separate from each other. However, despite that this intermixing of pixels lowered down the accuracy of both the classes, the results were still very good as the Producer's and User's Accuracies were mainly above 85% (except for the vegetation type N° 3).

Mapping the distribution of individual spider and other arthropod species is an important tool in conservation assessment (Samways et al. 2010). Our developed approach offers a new method of mapping spatial distribution of individual spider species, and it requires the use of information collected at the field level, as well as from the remote sensor. Overall, we conclude from

this study, that both the spatial resolution (25 cm), as well as the spectral resolution (4 bands) of the chosen aerial imagery are sufficient and the chosen machine learning algorithm (Random Forest) is suitable for the vegetation type identification in the mire, since the results showed a very high classification accuracy (nearly 97%) with the best classification results being obtained with the floristically poorer vegetation types. Currently, our developed method has been approbated in a mire habitat where it seems to work well, but it could potentially be applicable in some other terrestrial habitats in Latvia as well. It should be noted, however, that since this is a novel approach that has not been utilize by other arachnologists (i.e., scientists who study spiders), then this approach needs to be tested more before wider application can be considered. But generally, the results of this study are quite promising, since the accuracy of the results was so high.

6. CONCLUSIONS

1. A total of 8,967 spider individuals belonging to 21 families and 149 species was collected in all three study years. The most dominant spider species in the ground-layer were *Antistea elegans*, *Bathypantes parvulus*, *Pardosa prativaga*, *Pirata tenuitarsis*, *Pirata uliginosus*, *Piratula hygrophilus*, *Piratula knorri*, *Piratula latitans*, *Trochosa terricola*, and *Zora spinimana*, while in the grass-layer the main dominants were *Dolomedes fimbriatus*, *Evarcha arcuata*, and *Tibellus maritimus*.
2. Each habitat strata was taxonomically very different – the spider assemblages of the ground-layer and the grass-layer were characterized by little similarity in species and even family composition. The ground- and the grass-layer shared only 14 out of 149 spider species. Apparently, the majority of spider species and families are well adapted for a specific habitat stratum.
3. The proportions of spider foraging guilds in both habitat layers were rather similar. Within both strata the sit-and-wait ambushers was the dominant spider guild by the number of individuals, while the web spinners dominated in both layers by the number of species.
4. The calcareous fen arachnofauna was characterized by a high proportion of hygrophilous species – more than a half of all spider species belonged to this group. Photophilous species was the second largest group in the studied fens – 34% of all spider species were classified as photophilous. Also, eight spider species found during the investigation were registered as new species for the araneofauna of Latvia.
5. An important determinant of spider species richness and diversity in the studied fens was plant diversity. The data indicated that structurally more diverse vegetation supports a higher number of spider species, which could be explained by a greater variety of available niches within a more complex vegetation.
6. The vegetation height was a factor that negatively affected spider diversity, which perhaps is related with the structural features of the studied fen habitats since taller vegetation was positively associated with the presence of the common reed *Phragmites australis*. This plant species can form very homogeneous stands and thus can simplify the habitat structure.
7. Spider assemblages have a tendency to arrange in the fen according to habitat type, and this arrangement is determined mainly by the plant diversity gradient – spider composition was highly dissimilar between fen parts with high plant diversity and those parts with low diversity. Thus, these results emphasize the importance of maintaining a mosaic-like pattern in

the habitat, since different vegetation patches can provide habitat for different spider assemblages.

8. Our developed spider distribution mapping method seems to work well in fen habitats. We concluded that the spatial resolution (25 cm), as well as the spectral resolution (4 bands) of the chosen aerial imagery are sufficient and the chosen machine learning algorithm (Random Forest) is suitable for the spider habitat (i.e., vegetation type) identification in the mire, since the results showed a very high classification accuracy – nearly 97%.
9. The spider distribution maps showed that, in general, five different types of distribution can be distinguished for spiders in the studied fen – Apšuciems. Certain spider species were more or less evenly distributed over the entire area of the fen, while other species were found more locally.

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to extend my heartfelt gratitude and sincere appreciation to my supervisor, Dr. biol. Voldemārs Spunģis for the endless support, guidance, encouragement and advice he has provided throughout my time as a Ph.D. student.

Also, I would like to thank all the people who provided invaluable help with the fieldwork – Andris Ziemelis, Agnese Žukova, Anna Rozenberga, Līga Mihailova and Unda Žimante. I also wish to thank Inese Cera for checking spider identifications and for the help with the identification of difficult spider specimens.

The present study was supported by the project (No. 09.1589) funded by the Latvian Council of Science “*Factors limiting diversity of animals in terrestrial ecosystems – interaction of natural and anthropogenic factors*”, as well as by the European Social Fund project (agreement No. 2009/0162/1DP/1.1.2.1.1/09/IPIA/VIAA/004) “*Support for the implementation of master studies at University of Latvia*”.

LITERATŪRA / REFERENCES

- Abraham B. J. 1983. Spatial and temporal patterns in a sagebrush steppe spider community (Arachnida: Araneae). – *Journal of Arachnology*, 11: 31–50.
- Almquist S. 2005. Swedish Araneae, Part 1. Families Atypidae to Hahniidae. – *Insect Systematics & Evolution* 62: 1–284.
- Almquist S. 2006. Swedish Araneae, Part 2. Families Dictynidae to Salticidae. *Insect Systematics & Evolution* 63: 285–603.
- Andrewartha H. G., Birch L. C. 1954. *Distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Arachnologische Gesellschaft. 2018. *Atlas of the European Arachnids*. Available online at: <https://atlas.arages.de> (Accessed on 17 August 2018).
- Auniņš A., Auniņa L., Bambi B., Enģeļe L., Ikauniece S., Kabucis I., Laime B., Lārmanis V., Rēriha I., Rove I., Rūsiņa S., Kretalova R. S., Strāķe S. 2013. *European Union protected habitats in Latvia: Interpretation manual*. Latvian Fund for Nature, Riga.
- Bambi B., Baroniņa V., Indriksons A., Kalniņa L., Ūuze J., Nusbaums J., Pakalne M., Petriņš A., Pilāte D., Pilāts V., Priede A., Rēriha I., Salmiņa L., Spunģis V., Suško U. 2008. *Mire Conservation and Management in Especially Protected Nature Areas in Latvia*. Latvian Fund for Nature, Riga.
- Bărbulescu A. 2016. *Studies on Time Series Applications in Environmental Sciences*. Springer, Switzerland.
- Basset Y., Hammond P. M., Barrios H., Holloway J. D., Miller S. E. 2003. Vertical stratification of arthropod assemblages. In: Basset Y., Novotný V., Miller S. E., Kitching R. L. (eds) *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*, pp. 17–27. Cambridge University Press, Cambridge.
- Biteniekytė M., Rėlys V. 2006. Investigation of activity and vertical distribution of spiders in *Sphagnum* tussocks of peat bogs. – *Biologija*, 1: 77–82.
- Biteniekytė M., Rėlys V. 2008. Epigeic spider communities of a peat bog and adjacent habitats. – *Revista Ibérica de Aracnologia*, 15: 81–87.
- Bonte D., De Meester N., Matthysen E. 2011. Selective integration advantages when transience is costly: immigration behaviour in an agrobiont spider. – *Animal Behaviour*, 81: 837–841.
- Braun–Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer-Verlag, Vienna.
- Brown E. 2008. Vertical Distribution of Spiders (Araneae) on a Tropical Island. – *Independent Study Project (ISP) Collection*, Paper 562: 1–30.
- Buchholz S. 2009. Community structure of spiders in coastal habitats of a Mediterranean delta region (Nestos Delta, NE Greece). – *Animal Biodiversity and Conservation*, 32: 101–115.
- Buchholz S. 2010. Ground spider assemblages as indicators for habitat structure in inland sand ecosystems. – *Biodiversity and Conservation*, 19: 2565–2595.
- Buchholz S., Schröder M. 2013. Diversity and ecology of spider assemblages of a Mediterranean wetland complex. – *Journal of Arachnology*, 41: 364–373.

- Canard A. 1990. Heathland spider communities, a functional group study. – *Acta Zoologica Fennica*, 190: 45–50.
- Cattin M.-F., Blandenier G., Banašek-Richter C., Bersier L.-F. 2003. The impact of mowing as a management strategy for wet meadows on spider (Araneae) communities. – *Biological Conservation*, 113: 179–188.
- Cavender-Bares J., Gamon J. A., Hobbie S. E., Madritch M. D., Meireles J. E., Schweiger A. K., Townsend P. A. 2017. Harnessing plant spectra to integrate the biodiversity sciences across biological and spatial scales. – *American Journal of Botany*, 104 (7): 966–969.
- Cavender-Bares J., Gamon J. A., Townsend P. A. 2020. *Remote Sensing of Plant Biodiversity*. SpringerOpen, London.
- Cera I., Spunġis V., Melecis V. 2010. Occurrence of grass-dwelling spiders in habitats of Lake Engure Nature Park. – *Environmental and Experimental Biology*, 8: 59–69.
- Chapman S., Buttler A., Francez A. J., Laggoun-Défarge F., Vasander H., Schloter M., Combe J., Grosvernier P., Harms H., Epron D., Gilbert D., Mitchell E. 2003. Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance: a conflict between economy and ecology. – *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1: 525–532.
- Churchill T. B. 1997. Spiders as ecological indicators: an overview for Australia. – *Memoirs of the Museum of Victoria*, 56: 331–337.
- Cobbold S. M., MacMahon J. A. 2012. Guild mobility affects spider diversity: Links between foraging behavior and sensitivity to adjacent vegetation structure. – *Basic and Applied Ecology*, 13: 597–605.
- Coleman D. C., Crossley D. A., Hendrix P. F. 2004. *Fundamentals of soil ecology*. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- Corey D. T., Stout I. J., Edwards G. B. 1998. Ground Surface Spider Fauna in Florida Sandhill Communities. – *Journal of Arachnology*, 26: 303–316.
- Crisci C., Ghattas B., Perera G. 2012. A review of supervised machine learning algorithms and their applications to ecological data. – *Ecological Modelling*, 240, 113–122.
- Cummins L. G. 2007. Spiders in Paint Creek, a local wetland: initial findings in family composition and distribution. – *Senior Honors Theses*, 137: 1–19.
- Curtis D. J., Bignal E. M. 1980. Variations in peat bog spider communities related to environmental heterogeneity. In: Gruber J. (ed). *Proceedings of the 8th International Congress of Arachnology*, pp. 81–86. Verlag H. Egermann, Vienna.
- Cutler D. R., Edwards T. C., Beard K. H., Cutler A., Hess K. T., Gibson J., Lawler J. J. 2007. Random forests for classification in ecology. – *Ecology*, 88 (11): 2783–2792.
- Dennis P., Young M. R., Bentley C. 2001. The effects of varied grazing management on epigeal spiders, harvestmen and pseudoscorpions of *Nardus stricta* grassland in upland Scotland. – *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 86: 39–57.
- Duporge I., Isupova O., Reece S., Macdonald D. W., Wang T. 2020. Using very-high-resolution satellite imagery and deep learning to detect and count African elephants in heterogeneous landscapes. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 7 (3): 369–381.
- Duro D., Franklin S., Dubé M. 2012. A comparison of pixel-based and object-based image analysis with selected machine learning algorithms for the classification of agricultural landscapes using SPOT-5 HRG imagery. – *Remote Sensing of Environment*, 118: 259–272.

- EC 1992. European Community Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Official Journal of the European Communities*, No L 206/7, Brussels.
- Enders F. 1974. Vertical stratification in orb-web spiders and a consideration of other methods of coexistence. – *Ecology*, 55: 317–328.
- Engelmann H. D. 1978. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. – *Pedobiologia*, 18: 378–380.
- Entling W., Schmidt M.H., Bacher S., Brandl R., Nentwig W. 2007. Niche properties of Central European spiders: shading, moisture and the evolution of the habitat niche. – *Global Ecology and Biogeography*, 16: 440–448.
- Feilhauer H., Thonfeld F., Faude U., He K. S., Rocchini D., Schmidtlein S. 2013. Assessing floristic composition with multispectral sensors – a comparison based on monotemporal and multiseasonal field spectra. – *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 21: 218–229.
- Fetykó K. 2008. Preliminary Arachnological Research Data from Tur River Natural Reservation Site. – *Biharean Biologist*, 2: 77–90.
- Fielding A. H. 1999. *Machine Learning Methods for Ecological Applications*. Springer Science, New York.
- Flenniken J. M., Stuglik S., Iannone B. V. 2020. Quantum GIS (QGIS): An introduction to a free alternative to more costly GIS platforms. – *The School of Forest, Fisheries, and Geomatics Sciences at the University of Florida*, 2020 (2): 1–7.
- Foelix R. 2011. *Biology of spiders*. Oxford University Press, New York.
- Fretwell P. T., Scofield P., Phillips R. A. 2017. Using super-high resolution satellite imagery to census threatened albatrosses. – *Ibis*, 159 (3): 481–490.
- Gullan P. J., Cranston P. S. 2014. *The Insects: An Outline of Entomology*. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Greenstone M. H. 1984. Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability. – *Oecologia*, 62: 299–304.
- Halaj J., Ross D. W., Moldenke A. R. 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies. – *Journal of Arachnology*, 26: 203–220.
- Harris R., York A., Beattie A. J. 2003. Impacts of grazing and burning on spider assemblages in dry eucalypt forests of north-eastern New South Wales, Australia. – *Australian Journal of Ecology*, 28: 526–538.
- Harvey P. R., Nellist D. R., Telfer M. G. 2002a. *Provisional atlas of British spiders (Arachnida, Araneae)*. Volume 1. Biological Records Centre, Centre for Ecology and Hydrology, Huntingdon.
- Harvey P. R., Nellist D. R., Telfer M. G. 2002b. *Provisional atlas of British spiders (Arachnida, Araneae)*. Volume 2. Biological Records Centre, Centre for Ecology and Hydrology, Huntingdon.
- Harwood J. D., Sunderland K. D., Symondson W. O. C. 2001. Living where the food is: web location by linyphiid spiders in relation to prey availability in winter wheat. – *Journal of Applied Ecology*, 38: 88–99.
- Hatley C. L., Macmahon J. A. 1980. Spider community organization: Seasonal variation and the role of vegetation architecture. – *Environmental Entomology*, 9: 632–639.

- Herberstein M. E. 1998. Web placement in sympatric linyphiid spiders (Arachnida, Araneae): individual foraging decisions reveal inter-specific competition. – *Acta Oecologica*, 19: 67–71.
- Hore U., Uniyal V. P. 2010. Influence of space, vegetation structure, and microclimate on spider (Araneae) species composition in Terai Conservation Area, India. In: Nentwig W., Entling M., Kropf C. (eds), *European Arachnology 2008. Proceedings of the 24th European Congress of Arachnology, Bern, 25–29 August 2008*, pp. 71–77. Natural History Museum, Bern.
- Horváth R., Magura T., Szinetár C., Tóthmérész B. 2009. Spiders are not less diverse in small and isolated grasslands, but less diverse in overgrazed grasslands: A field study (East Hungary, Nyírség). – *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 130: 16–22.
- Hsieh Y., Lin Y., Tso I. 2003. Ground spider diversity in the Kenting uplifted coral reef forest, Taiwan: a comparison between habitats receiving various disturbances. – *Biodiversity and Conservation*, 12: 2173–2194.
- Humphries G. R. W., Magness D. R., Huettmann F. 2018. *Machine Learning for Ecology and Sustainable Natural Resource Management*. Springer, Switzerland.
- Johansen O. M., Pedersen M. L., Jensen J. B. 2011. Effect of groundwater abstraction on fen ecosystems. – *Journal of Hydrology*, 402: 357–366.
- Kajak A., Kupryjanowicz J., Petrov P. 2000. Long term changes in spider (Araneae) communities in natural and drained fens in the Biebrza River Valley. – *Ekologia*, 19: 55–64.
- Kim H. S., Lee Y. I., Choi K. M., Lee H. P. 1989. Vertical distribution of spiders and planthoppers on rice plants. – *Research Reports of the Rural Development Administration, Crop Protection*, 31: 36–39.
- Koponen S. 2002a. Spider fauna of peat bogs in southwestern Finland. In: Toft S., Scharff N. (eds), *European Arachnology 2000. Proceedings of the 19th European Colloquium of Arachnology, Aarhus 17–22 July 2000*, pp. 267–271. Aarhus University Press, Århus.
- Koponen S. 2002b. Ground-Living Spiders in Bogs in Northern Europe. – *Journal of Arachnology*, 30: 262–267.
- Koponen S. 2003. Ground-living spider communities (Araneae) on boreal and hemiboreal peatbogs. – *The Finnish Environment*, 485: 212–215.
- Kowal V. A., Cartar R. V. 2012. Edge effects of three anthropogenic disturbances on spider communities in Alberta's boreal forest. – *Journal of Insect Conservation*, 16: 613–627.
- Kremen C., Colwell R. K., Erwin T. L., Murphy D. D., Noss R. F., Sanjayan M. A. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. – *Conservation Biology*, 7: 796–808.
- Kupryjanowicz J., Hajdamowicz I., Stankiewicz A., Starega W. 1998. Spiders of some raised peat bogs in Poland. – *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*: 267–272.
- Lamoreux J. F., Morrison J. C., Ricketts T. H., Olson D. M., Dinerstein E., McKnight M. W., Shugart H. H. 2005. Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. – *Nature*, 440: 212–214.
- Langellotto G. A., Denno R. F. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: A meta-analytical synthesis. – *Oecologia*, 139: 1–10.

- LaRue M. A., Stapleton S., Anderson M. 2017. Feasibility of using high-resolution satellite imagery to assess vertebrate wildlife populations. – *Conservation Biology*, 31 (1): 213–220.
- LaRue M. A., Stapleton S. 2018. Estimating the abundance of polar bears on Wrangel Island during late summer using high-resolution satellite imagery: a pilot study. – *Polar Biology*, 41 (12): 2621–2626.
- Lawton J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. – *Annual Review of Entomology*, 28: 23–39.
- Leyequien E., Verrelst J., Slot M., Schaepman-Strub G., Heitkönig I. M. A., Skidmore A. 2007. Capturing the fugitive: Applying remote sensing to terrestrial animal distribution and diversity. – *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 9 (2): 1–20.
- Lillesand T. M., Kiefer R. W., Chipman J. W. 2015. *Remote Sensing and Image Interpretation*. John Wiley & Sons: New Jersey.
- Locket G. H., Millidge A. F. 1951. *British Spiders*. Volume 1. Metchim and Son Ltd, London.
- Locket G. H., Millidge A. F. 1953. *British Spiders*. Volume 2. Metchim and Son Ltd, London.
- Maelfait J. P., Hendrickx F. 1998. Spiders as bio-indicators of anthropogenic stress in natural and semi-natural habitats in Flanders (Belgium): some recent developments. – *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*. British Arachnological Society, Cambridge.
- Magurran A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Malawska M., Ekonomiuik A., Wilkomirski B. 2006. Chemical characteristics of some peatlands in southern Poland. – *Mires and Peat*, 1: 1–14.
- Marc P., Canard A. 1997. Maintaining spider biodiversity in agroecosystems as a tool in pest control. – *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 62: 229–235.
- Martini I. P., Cortizas A. M., Chesw W. 2006. *Peatlands: evolution and records of environmental and climate changes*. Elsevier, Oxford.
- Mas E. D., Chust G., Pretus J. L., Ribera C. 2009. Spatial modelling of spider biodiversity: matters of scale. – *Biodiversity and Conservation*, 18: 1945–1962.
- Matveinen-Huju K., Niemela J., Rita H., O'Hara R. B. 2006. Retention-tree groups in clear-cuts: do they constitute 'life-boats' for spiders and carabids? – *Forest Ecology and Management*, 230: 119–135.
- Maxwell A. E., Warner T. A., Fang F. 2018. Implementation of machine-learning classification in remote sensing: an applied review. – *International Journal of Remote Sensing*, 39 (9): 2784–2817.
- McBride A., Diack I., Droy N., Hamill B., Jones P., Schutten J., Skinner A., Street M. 2011. *The Fen Management Handbook*. Scottish Natural Heritage, Perth.
- McCune B., Mefford M. J. 2006. *PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data*. Version 5.0. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- Mossberg B., Stenberg L. 2003. *Den nya Nordiska floran*. 2nd edition. Wahlström & Widstrand, Stockholm.
- Nentwig W., Blick T., Gloor D., Hänggi A., Kropf C. 2012. *Spiders of Europe*. Available online at: <http://www.araneae.unibe.ch> (Accessed on 24 January 2016).

- Nyffeler M. 1982. Field studies on the ecological role of spiders as insect predators in agroecosystems (abandoned grassland, meadows, and cereal fields). *PhD dissertation*. Swiss Federal Institute of Technology, Zurich.
- Nyffeler M. 1999. Prey selection of spiders in the field. – *Journal of Arachnology*, 27: 317–324.
- Nyffeler M., Sterling W. L., Dean D. A. 1994. How spiders make a living. – *Environmental Entomology*, 23: 1357–1367.
- Nyffeler M., Benz G. 1987. Spiders in natural pest control: A review. – *Journal of Applied Entomology*, 103: 321–339.
- Oguri H., Yoshida T., Nakamura A., Soga M., Hijii N. 2014. Vertical stratification of spider assemblages in two conifer plantations in central Japan. – *Journal of Arachnology*, 42: 34–43.
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Wagner H. 2009. *VEGAN: Community Ecology package. R Package*. Available online at: <http://www.cran.r-project.org> (Accessed on 26 March 2016).
- Olden J. D., Lawler J. J., Poff N. L. 2008. Machine learning methods without tears: A primer for ecologists. *Quarterly Review of Biology*, 83 (2): 171–193.
- Oxbrough A. G., Gittings T., O'Halloran J., Giller P. S., Smith G. F. 2005. Structural indicators of spider communities across the forest plantation cycle. – *Forest Ecology and Management*, 212: 171–183.
- Oxbrough A. G., Gittings T., O'Halloran J., Giller P. S., Kelly T.C. 2006. The initial effects of afforestation on the ground-dwelling spider fauna of Irish peatlands and grasslands. – *Forest Ecology and Management*, 237: 478–491.
- Pakalne M., Kalnina L. 2005. Mire ecosystems in Latvia. – *Stafija 85, Zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue Serie*, 35: 147–174.
- Patrick L. B., Kershner M. W., Fraser L. H. 2012. Epigeal spider responses to fertilization and plant litter: testing biodiversity theory at the ground level. – *Journal of Arachnology*, 40: 309–324.
- Pearce J. L., Venier L. A. 2006. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. – *Ecological Indicators*, 6: 780–793.
- Pekár S. 2005. Horizontal and vertical distribution of spiders (Araneae) in sunflowers. – *Journal of Arachnology*, 33: 197–204.
- Pētersone A., Brikmane K. 1980. *Key to the plants of Latvian SSR*. Zvaigzne, Riga.
- Pinzon J., Spence J. R., Langor D. W. 2013. Diversity, species richness, and abundance of spiders (Araneae) in different strata of boreal white spruce stands. – *Canadian Entomologist*, 145: 61–76.
- Platnick N. I. 2024. *The world spider catalog*. Version 25. American Museum of Natural History, New York. Available online at: <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog> (Accessed on 7 February 2024).
- Polis G. A., McCormick S. J. 1986. Scorpions, spiders and solifugids: predation and compensation among distantly related taxa. – *Oecologia*, 71: 111–116.
- Post W. M., Riechert S. E. 1977. Initial investigation into the structure of spider communities. – *Journal of Animal Ecology*, 46: 729–749.
- Pühringer G. 1979. Productivity of spiders living in the reed belt of lake “Neusiedler See” (Austria, Burgenland). – *Zoologisches Jahrbuch (Systematik)*, 106: 500–528.

- R Core Team. 2020. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available online at <https://www.r-project.org> (Accessed on 14 September 2022).
- Račinskā I. 2002. *Rokasgrāmata īpaši aizsargājamo dabas teritoriju dabas aizsādības plānu izstrādātājiem*. Ulma, Rīga.
- Ramsar Convention. 1971. *Convention on Wetlands of International Importance especially as Waterfowl Habitat*. United Nations Treaty Series, Ramsar.
- Relys V., Koponen S., Dapkus D. 2002. Annual differences and species turnover in peat bog spider communities. – *Journal of Arachnology*, 30: 416–424.
- Relys V., Dapkus D. 2002. Similarities between epigeic spider communities in a peatbog and surrounding pine forest: a study from southern Lithuania. In: Toft S., Scharff N. (eds), *European Arachnology 2000. Proceedings of the 19th European Colloquium of Arachnology*, Aarhus 17–22 July 2000, pp. 207–214. Aarhus University Press, Århus.
- Rhodes C. J., Henrys P., Siriwardena G. M., Whittingham M. J., Norton L. R. 2015. The relative value of field survey and remote-sensing for biodiversity assessment. – *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 772–781.
- Rhodes M. W., Bennie J. J., Spalding A., French-Constant R. H., Maclean I. M. D. 2022. Recent advances in the remote sensing of insects. – *Biological Reviews*, 97: 343–360.
- Riechert S. E., Lockley T. 1984. Spiders as biological control agents. – *Annual Review of Entomology*, 29: 299–320.
- Rypstra A. L. 1986. Web spiders in temperate and tropical forests: relative abundance and environmental correlates. – *American Midland Naturalist*, 115: 42–51.
- Roberts M. J. 1996. *Spiders of Britain and Northern Europe*. Collins, London.
- Robinson J. V. 1981. The effect of architectural variation in habitat on a spider community: An experimental field study. – *Ecology*, 62: 73–80.
- Rydin H., Jeglum J. 2006. *The biology of peatlands*. Oxford University Press, Oxford.
- Samways M. J., McGeoch M. A., New T. R. 2010. *Insect Conservation: A Handbook of Approaches and Methods*. Oxford University Press, Oxford.
- Saunders D. A., Hobbs R. J., Margules C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. – *Conservation Biology*, 5: 18–32.
- Schmidt M. H., Rocker S., Hanafi J., Gigon A. 2008. Rotational fallows as overwintering habitat for grassland arthropods: the case of spiders in fen meadows. – *Biodiversity and Conservation*, 17: 3003–3012.
- Spiller D. A. 1984. Competition between two spider species: experimental field study. – *Ecology*, 65: 909–919.
- Spuņģis V. 2008. *Fauna and ecology of terrestrial invertebrates in raised bogs in Latvia*. Latvijas Entomoloģijas biedrība, Rīga.
- Stenchly K., Clough Y., Tscharrantke T. 2012. Spider species richness in cocoa agroforestry systems, comparing vertical strata, local management and distance to forest. – *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 149: 189–194.
- Šefferova S. V., Šeffer J., Janak M. 2008. *Management of Natura 2000 habitats: 7230 Alkaline fens*. Daphne – Institute of Applied Ecology, Bratislava.
- Štambuk A., Erben R. 2002. Wolf spiders (Araneae: Lycosidae) on the overgrowing peat bog in Dubravica (north-western Croatia). – *Arachnologische Mitteilungen*, 24: 19–34.
- Šternbergs M. 1991. Slīteres Valsts rezervāta Bažu purva vīgas zemsedzes zirnekļi. – *Mežsaimniecība un mežrūpniecība*, 141: 37–43.

- Tews J., Brose U., Grimm V., Tielbörger K., Wichmann M. C., Schwager M., Jeltsch F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. – *Journal of Biogeography*, 31: 79–92.
- Thessen A. E. 2016. Adoption of machine learning techniques in ecology and earth science. – *One Ecosystem*, 1: e8621.
- Tolbert W. W. 1979. Thermal stress of the orb-weaving spider *Argiope trifasciata* (Araneae). – *Oikos*, 32: 386–392.
- Torma A., Gallé R., Bozsó M. 2014. Effects of habitat and landscape characteristics on the arthropod assemblages (Araneae, Orthoptera, Heteroptera) of sand grassland remnants in Southern Hungary. – *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 196: 42–50.
- Turnbull A. L. 1960. The spider population of a stand of oak (*Quercus robur* L.) in Wytham Wood, Berks., England. – *Canadian Entomologist*, 92: 110–124.
- Turner W., Spector S., Gardiner N., Fladeland M., Sterling E., Steininger M. 2003. Remote sensing for biodiversity science and conservation. – *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 306–314.
- Uetz G. W. 1977. Coexistence in a guild of wandering spiders. – *Journal of Animal Ecology*, 46: 531–541.
- Uetz G. W., Halaj J., Cady A. B. 1999. Guild structure of spiders in major crops. – *Journal of Arachnology*, 27: 270–280.
- Van Diggelen R., Middleton B., Bakker J., Grootjans A., Wassen M. 2006. Fens and floodplains of the temperate zone: present status, threats, conservation and restoration. – *Applied Vegetation Science*, 9: 157–162.
- Vexcel 2011. UltraCamEagle - Technical Specifications. Microsoft Corporation, United States.
- Vilbaste A. 1980. The spider fauna of Estonian mires. – *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised, Koide Biologia*, 29: 313–327.
- Whitcomb W. H. 1974. Natural populations of entomophagous arthropods and their effect on the agroecosystem. In: Maxwell F. G., Harris F. A. (eds). Proceedings of the summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases, pp. 150–169. University Press of Mississippi, Jackson.
- Willett T. R. 2001. Spiders and other arthropods as indicators in old-growth versus logged redwood stands. – *Restoration Ecology*, 9: 410–420.
- Wise D. H. 1995. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Xue Y., Wang T., Skidmore A. K. 2017. Automatic Counting of Large Mammals from Very-high Resolution Panchromatic Satellite Imagery. – *Remote Sensing*, 9 (9): 878.
- Young O. P., Edwards G. B. 1990. Spiders in United States field crops and their potential effect on crop pests. – *Journal of Arachnology*, 18: 1–27.
- Ziesche T. M., Roth M. 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat? – *Forest Ecology and Management*, 255 (3–4): 738–752.

