

TARTU ÜLIKOOL  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND  
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Ingrid Renate Randmäe

**KLIIMAMUUTUSTE MÕJU LOODUSLIKELE MESILASTELE**

Bakalaureusetöö

12 EAP

Juhendaja: Virve Sõber

Tartu 2020

## **Kliimamuutuste mõju looduslikele mesilastele**

Üha kasvav arv uuringuid näitab, et kliimamuutus on oluline tegur tolmeldajate, sh looduslike mesilaste arvukuse vähenemisega. Mesilased on olulised õistaimede paljunemises, ökosüsteemide toimimises, ning põllumajanduses vajalike tolmeldamisteenuste pakkumises. Selle töö eesmärgiks on anda kirjanduse põhjal ülevaade kliimamuutuste mõjust looduslikele mesilastele, millised omadused suurendavad kliimamuutuste poolt tekitatud mõju, kuidas kajastub mõju looduslikele mesilastele Eestis ja kuidas tolmeldajate kadu võib põllumajandust mõjutada. Töö tulemusena selgus, et põhilisteks kliimamuutustega seotud teguriteks, mis looduslike mesilasi mõjutavad, on CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni tõus, põudade ja kuumalainete sagenemine ja fenoloogilise sünkroonsuse muutumine taimede ja mesilaste vahel. Leitud mõjud on peamiselt negatiivsed, vähendades mesilaste toiduresse ja sobivaid elupaiku ja mõjudes halvasti nende tervisele. Eestis elavaid mesilasi mõjutab tulevikus peamiselt kliimamuutustest tingitud elupaikade kadu. Kliimamuutustest tingitud mõjud looduslikele mesilastele esinevad juba praegu ja lähevad kliimamuutuste süvenedes ainult tugevamaks. Teha on vaja täiendavaid uuringuid kliimamuutuste ja teisi mesilasi ohustavate tegurite koosmõjude kohta, samuti on vaja leida sobivaid leevendavaid meetmeid kliimamuutustest tingitud mõjude vähendamiseks.

Märksõnad: kliimamuutus, looduslikud mesilased, kimalased, ökosüsteemiteenused, tolmeldamine

## **The effect of climate change on wild bees**

An increasing number of studies shows that climate change is a major factor in the decline of pollinators, including wild bees. Bees are important for the reproduction of plants, the functioning of ecosystems, and the provision of pollination services in agriculture. The aim of this work is to provide an overview, based on literature, of the impact of climate change on wild bees, which characteristics increase the impact of climate change, how does the impact reflect on wild bees in Estonia, and how the loss of pollinators might affect agriculture. The results revealed that the main factors related to climate change that affect wild bees are an increase in the concentration of CO<sub>2</sub>, increasing numbers of droughts and heat waves, and changes in the phenological synchronicity between plants and bees. The effects found are mainly negative, reducing bees' food resources and suitable habitats and adversely affecting their health. Wild bees living in Estonia will be affected mainly by habitat loss caused by climate change. The effects of climate change on wild bees are already present and will only intensify as climate change progresses. Further research on the combined effects of climate change and other threats to bees as well as appropriate mitigation measures are needed to reduce the effects.

Keywords: climate change, wild bees, bumble bees, ecosystem services, pollination.

# Sisukord

Sissejuhatus .....	4
Metoodika .....	5
1. Tolmeldajad ja neid ohustavad tegurid.....	6
1.1 Tolmeldamine .....	6
1.2 Looduslikud mesilased .....	7
1.2.1 Kimalased.....	7
1.2.2 Erakmesilased.....	8
1.3 Looduslike mesilaste olulisus .....	10
1.4 Looduslike mesilasi ohustavad tegurid.....	10
1.4.1 Elupaikade kadu ja degradeerumine .....	11
1.4.2 Pestitsiidid .....	12
1.4.3 Patogeenid .....	13
1.4.4 Invasiivsed liigid .....	13
1.4.5 Kliimamuutus .....	14
2. Kliimamuutuste mõju looduslikele mesilastele.....	15
2.1 Kliimamuutus.....	15
2.2 Kliimamuutuste mõju looduslikele mesilastele .....	16
2.1 CO <sub>2</sub> tõus.....	16
2.2 Põud ja kuumalained.....	17
2.3 Mõju fenoloogilisele sünkroonsusele .....	18
2.4 Tolmeldajate kadumise mõju põllumajandusele.....	20
2.5 Kliimamuutuste ja teiste mesilasi mõjutavate tegurite koosmõjud .....	21
3. Kliimamuutuste mõju Eesti looduslikele mesilastele.....	23
4. Arutelu .....	25
Kokkuvõte .....	28
Tänuavaldus.....	31
Lisad .....	32
Kasutatud kirjandus .....	40
Lihtlitsents .....	48

## Sissejuhatus

Kliimamuutus on tõenäoliselt üks suurimaid inimtekkelisi häiretegeureid, mis on mõjutanud ja mõjutab ka tänapäeval ökosüsteeme. Üha kasvav arv uuringuid on näidanud, et kliimamuutus häirib paljude liikide elutegevust (Walther et al. 2002, Parmesan 2006). Tänu kasvavatele tõenditele on hakanud teaduslik huvi kliimasoojenemise ökoloogiliste ja evolutsiooniliste mõjude vastu kasvama (Hegland et al. 2009).

Kliimamuutust peetakse oluliseks teguriks seoses tolmeldajate, eriti looduslike mesilaste arvukuse vähenemisega. Tolmeldajad on olulised ökosüsteemide sujuvaks toimimiseks ja nende suurim väärtus nii inimestele kui ka loodusele seisneb tolmeldamisteenuste pakkumises. Nimelt tagavad mesilased olulise osa toidust (mahult), mida inimesed igapäevaselt tarbivad ja looduses on neid vaja lausa 80-95% taimede suguliseks paljunemiseks (Delaplane & Mayer 2000). Põllumajanduses on tolmeldajate rahaliseks väärtuseks hinnatud ~153 triljonit eurot aastas (Gallai et al. 2009) ja tolmeldajate kaotuse tagajärjel kaotaksid põllumajandussektoris tööd miljonid inimesed (Klein et al. 2007), samuti oleks sellel negatiivne mõju ka riikide majandusele ja selle tulemusel tõuseksid põllumajandussaaduste maailmaturu hinnad (Grünewald 2010).

Tolmeldajate elurikkus on olnud ülemaailmselt pidevas languses juba pikemat aega, mida on viimastel aastakümnetel hakatud laialdaselt teadvustama (Diaz-Forero et al. 2013). Põhjuseid selleks on mitmeid: sobivate elupaikade kadu ja degradeerumine, liigne pestitsiidide kasutamine, erinevad patogeenid ja invasiivsed liigid, samuti ka kliimamuutustest tingitud mõju.

Käesoleva tööga antakse ülevaade järgmistest küsimustest: (1) millised kliimamuutuste aspektid ja millisel moel looduslike mesilasi, eeskätt kimalasi, enim mõjutavad, (2) kuidas väljendub kliimamuutuste mõju looduslikele mesilastele Eestis, ning (3) kuidas võib tolmeldajate kadu mõjutada põllumajandust.

## Metoodika

Käesoleva töö puhul on uurimismeetodina kasutatud kirjanduse süstemaatilist ülevaadet. Vastamaks töö esimesele uurimisküsimusele, otsisin sobivat teaduskirjandust peamiselt *Web of Science*'i andmebaasist, kasutades sobivate artiklite leidmiseks erinevaid otsingutermineid ja nende kombinatsioone. Kõige rohkem vasteid andis terminite „*climate change*“ ja „*bumble bee OR bumblebee*“ otsing 176 tulemusega ja terminite „*climate change*“ ja „*wild bee*“ kombinatsiooni otsing andis 111 tulemust. Nendest kattus 25 artiklit.

Teise küsimuse puhul kasutasin *Google Search*'i eestikeelsete allikate otsimiseks. Otsingus kasutasin märksõnu „kimalased“, „mesilased“, „looduslikud mesilased“, „tolmeldajad“, „kliimamuutus“, „kliimasoojenemine“, „kuumalained“, „põud“ ja „fenoloogia“, kombineerides need märksõnaga „Eesti“, et saada sobivaid tulemusi.

Kolmanda uurimisküsimuse puhul otsisin samuti *Web of Science*'i andmebaasist sobivat kirjandust. Otsingus kasutasin termineid „*pollination services*“, „*agriculture*“, „*vulnerability*“, samuti kasutasin ka esimese ja teise uurimisküsimuse käigus leitud infot.

Otsingutulemusel saadud artiklite sobivust antud töösse kaasamiseks hinnati kõigepealt pealkirja ja *abstract*'ide tasemel, kui need tundusid uurimisküsimusi käsitlevat, siis loeti põhiteksti. Kaasatud artiklid sisaldasid erinevate kliimamuutuste aspektide (nt fenoloogia muutus, põud, kuumalained) mõju looduslike mesilaste levikule, arvukusele, kevadisele ärkamisajale, talvitumis- ja pesitsemisedukusele, toiduressurssidele ja toidu kvaliteedile ja mitmekesisusele. Et saada parem ülevaade looduslike mesilaste elust koos kliimamuutuste poolt tekitatud mõjudega, tehti eraldi otsinguid nende leviku, ärkamisaja, talvitumis- ja pesitsemisedukuse ja toidu kohta, kasutades selleks kas *Web of Science*'i andmebaasi või *Google Scholarit*. Töösse ei kaasatud teadusartikleid või neid artiklite tulemusi, mis käsitlesid kliimamuutuste mõju kodumesilasele (*Apis mellifera*). Valitud artiklite põhjal kirjutati kvalitatiivne ülevaade. Kokku kaasati 44 teadusartiklit. Kõik otsingu tulemusel leitud ja kasutusele võetud allikad on välja toodud lisas 1 olevas tabelis.

# 1. Tolmeldajad ja neid ohustavad tegurid

## 1.1 Tolmeldamine

Tolmlemine on õistaimede sugulise paljunemise viis, kus viljade tekkeks peab toimuma viljastumine. Taimede tolmeldamine tagab nende geneetilise mitmekesisuse ning suurendab ka paljude põllukultuuride saagikust, parandades samal ajal ka saagi kvaliteeti (Klein et al. 2007, Garratt et al. 2014). Kui viljastumine kahe taime vahel on edukas, saab seemne tekkimine alata. Seemneid tekib seda rohkem, mida rohkem õietolmu graanuleid on taimele tolmeldaja poolt toodud ja seemnete rohkus omakorda stimuleerib ümbritsevat munasarjakude arenema nii, et näiteks rohkemate seemnetega õun on suurem kui vähemate seemnetega õun. Sellisel viisil parandab põhjalik tolmeldamine nii viljasaaki kui ka viljade suurust (Delaplane & Mayer 2000).

Tolmlemine võib olla nii abiootiline kui ka biootiline. Abiootilisel tolmllemisel toimub protsess näiteks tuule või vee abil, biootilise tolmllemise puhul aga aitavad sellele kaasa loomorganismid. Rohkem kui 100 000 erinevat loomaliiki mängivad olulist rolli maailma 250 000 õistaimede tolmeldamisel ning 80% nendest taimedest tolmeldatakse elusorganismide poolt (Abrol 2012). Kuigi osa tolmeldajatest on erinevad selgroogsed loomad, näiteks nahkhiired (käsitiivalised, *Chiroptera*), linnud (*Aves*) ja isegi gekod (soomuselised, *Squamata*), moodustavad siiski kõige olulisema osa tolmeldajatest putukad (*Insecta*) (Ingram et al. 1998). Tähtsaimad tolmeldajad nende seast on kiletiivalised (*Hymenoptera*), nt kimalased (*Bombus* spp., *Apidae*), erakmesilased (*Anthophila*) ja meemesilased (*Apis mellifera*) ning kahetiivalised (*Diptera*), kellest kõige tähtsam tolmeldajate sugukond on sirelased (*Syrphidae*) (Larson et al. 2001).

## 1.2 Looduslikud mesilased

### 1.2.1 Kimalased

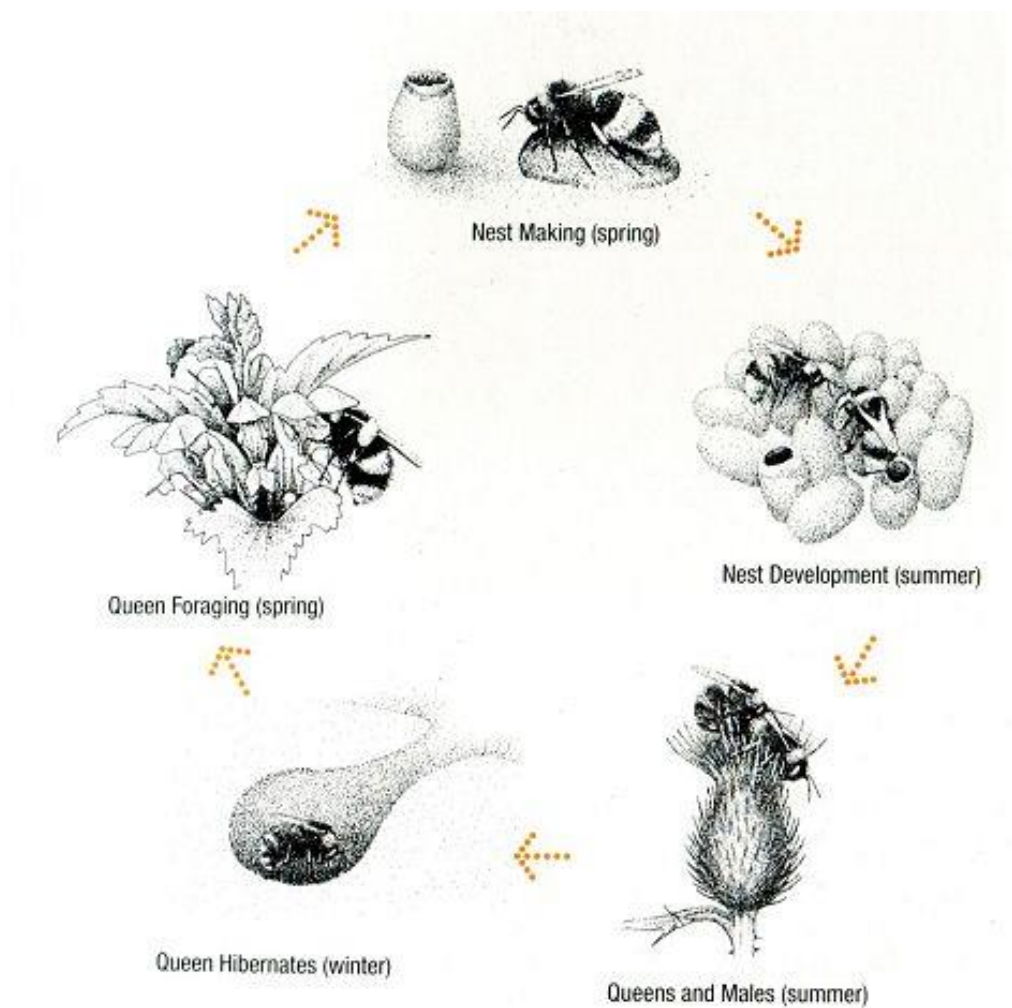
Kimalased (*Bombus*) on kiletiivaliste (*Hymenoptera*) seltsi mesilaslaste (*Apidae*) sugukonda kuuluv putukate perekond. Nad on lihtsasti äratuntavad oma suuruse, karvasuse ja triibulise mustri järgi, mis koosneb tavaliselt mustast ja kollasest värvusest, kuid esineb ka punaseid, oranže või valgeid triipe (Hatfield et al. 2012). Kimalasi on maailmas üle 250 liigi, Euroopas leidub neist 66 liiki (Viik & Mänd 2012). Kimalased võib jagada kaheks: päriskimalased ning kägukimalased, kes on päriskimalaste pesaparasiidid. Eestist on leitud 21 liiki päriskimalasi ja 7 liiki kägukimalasi (Viik & Mänd 2012).

Kimalased mängivad meie keskkonna tervislikuna hoidmisel olulist rolli tolmeldades looduslikel aladel lilli ja aidates põllumajandusettevõtetel edukaid saake anda (Hatfield et al. 2012). Eriti tähtsal kohal on kimalased Euroopas ja põhjalaiuskraadidel, sest tänu oma suurusele ja karvkattele on kimalased võimelised sooritama korjelende nii kehvades ilmastikutingimustes kui ka hämaruses (Goulson et al. 2008).

Kimalased on sotsiaalsed putukad, kes elavad 50-500 liikmelistes peredes (Hatfield et al. 2012). Kolooniad on ainult üheaastase elutsükliga, mis tähendab, et kõik kevadel ja suvel ilmunud isendid hukuvad hooaja lõpus ning talve elavad üle ainult uued kuningannad ehk paaritunud emakimalased, kes hakkavad järgmine kevad uut kolooniat üles ehitama (Baer & Schmid-Hempel 2003) Talvitumine algab tavaliselt juulist või augustist ning talvitatakse kas maapõues, puuõõnsustes, kivikuhjade all, pisinäriiliste mahajäetud pesades, vanas emapesas (Hatfield et al. 2012, Viik & Mänd 2012).

Kimalaste elutsükkel (joonis 1) algab kevadeti, kui kuningannad talveunest ärkavad ja uut pesakohta otsima hakkavad. Sellel perioodil on väga oluline varakevadine toit, mida emakimalased saavad eelkõige pajudelt ja paiselehtedelt (Viik & Mänd 2012). Kimalased toituvad nektarist ja õietolmust, millest nad teevad pesas „mesilaste leiba“ ehk suira, mis on neile oluline proteiiniallikas (Loper et al. 1980). Peale piisavat toitumist otsib emakimalane sobiva pesapaiga, milleks võib olla mõni endine hiireurg, lindude pesakastid, mädanenud kändud või kividevahelised praod ning muneb sinna pärast pesa ette valmistamist oma munad (Hatfield et al. 2012). Esialgu hoolitseb kõige eest emakimalane ise, aga järglaste arvu kasvades jääb lõpuks tema ainukeseks ülesandeks munemine; kärgede ehitamise, järglaste eest hoolitsemise, pesa valvamise ning toidu kogumise võtavad enda peale töölised, kes on samuti emased, kuid kuningannast palju väiksemad. Isakimalased ilmuvad alles

kesksuve paiku ja nende ainukeseks ülesandeks on emaste viljastamine (Baer & Schmid-Hempel 2003, Viik & Mänd 2012). Suve lõpul hukuvad kõik koloonia isendid peale viljastatud emakimalaste ja kogu tsükkel algab uuesti.



Joonis 1. Kimalase elutsükkel. Pilt võetud autorite Oliver E. Prýs-Jones ja Sarah Alexandra Corbet raamatust „Bumblebees“.

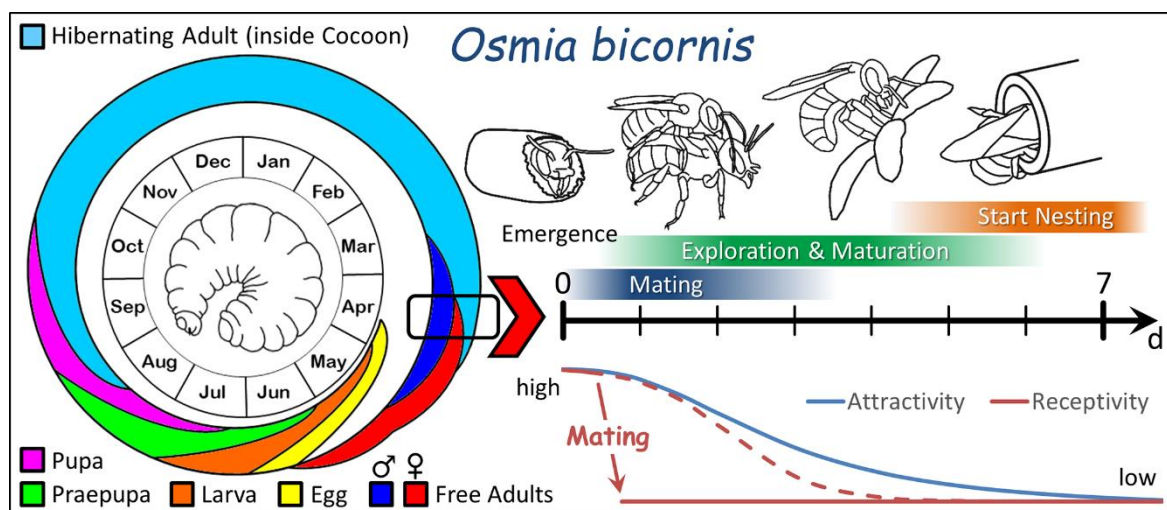
### 1.2.2 Erakmesilased

Eestis olulisteks looduslikeks tolmeldajaks olevatel erakmesilastel on väga lihtne elutsükkel (joonis 2), kus täiskasvanud mesilased ärkavad talveunest, teevad korjelende, paarituvad ja hoolitsevad oma järglaste eest, ja seda kõike paari nädala jooksul (Delaplane & Mayer 2000). Teistest mesilastest erinevad erakmesilased sellega, et emamesilane teeb pesa ja hoolitseb oma järglaste eest üksi, ilma teiste mesilaste abita (Michener 2007). Tavaliselt jõuavad erakmesilased moodustada ainult üks või kaks põlvkonda aastas (Delaplane & Mayer 2000), ning võivad tihti surra ka enne oma järglaste küpseks saamist (Michener 2007).



Oma lihtsa ja lühikese elutsükli tõttu on erakmesilased erinevalt kimalastest tavaliselt spetsialiseerunud taimedele, mis õitsevad nende lühikese lennuperioodi ajal. Selline spetsialiseerumine võib kasuks tulla ka põllumeestele juhul, kui erakmesilaste lennuaeg ühtib kultuuri õitsemise ajaga (Delaplane & Mayer 2000). Samuti on nad põllumeestele kasulikud sellega, et oma lühikese eluea tõttu on nad võrreldes teiste tolmeldajatega põhjalikumad, töötades sageli pikemaid tunde, külastades päeva jooksul rohkem õisi ja on valmis töötama ka kehvades ilmastikutingimustes (Delaplane & Mayer 2000).

Erakmesilastel on sarnaselt kimalastega elupaigakohtade nõudlus liigiti erinev, pesa ehitatakse näiteks pillirookatustesse, puuõõnsustesse või pinnasesse (Delaplane & Mayer 2000). Kuna lennukaugus on erakmesilastel tavaliselt ainult mõnisada meetrit (Gathmann & Tschamntke 2002), peavad nad leidma sobivad pesitsuskohad võimalikult lähedale oma toitumispaikadele (Le Féon et al. 2013). Kõige positiivsemat mõju erakmesilaste arvukusele avaldab poollooduslike koosluste hulk maastikus ning hekkide äärealad pakuvad samuti sobivaid toitumis- ja pesitsuspaiku ja on oma mikrokliima tõttu ka sobivaks talvitumiskohaks (Le Féon et al. 2013). Erakmesilasi leidub Eestis umbes 250 liiki. (Karise & Mänd 2017).



Joonis 2. Erakmesilase elutsükkel liigi *Osmia bicornis* näitel.

Pilt võetud <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215925.g007>.

### 1.3 Looduslike mesilaste olulisus

Tolmeldajad on looduslikus süsteemis hädavajalikud nii ökosüsteemide sujuvaks toimimiseks kui ka oluliste ökosüsteemiteenuste täitmiseks (Winfree 2013). Nad tagavad inimestele usaldusväärsed ja mitmekesisist seemne- ja puuviljavaru ning hoiavad ülal looduslikku taimestikku, mis toetab bioloogilist mitmekesisust ja erinevaid ökosüsteemifunktsioone (Potts et al. 2016). Kui tolmeldajate arvukus peaks drastiliselt muutuma, võib see omakorda viia taimeliikide paralleelse vähenemiseni (Biesmeijer et al. 2006).

Tolmeldajate suurim väärtus inimestele tuleneb nende põllumajanduse tolmeldamisteenustest, mille majanduslikuks väärtuseks on hinnatud ~153 triljonit eurot, mis on 9.5% kogu toodetud inimitoidu koguväärtusest (Gallai et al. 2009). Tervelt 35% globaalsest põllukultuuride toodangust on sõltuv kõigist tolmeldajatest (Klein et al. 2007) ja mesilased ainuüksi tolmeldavad kahte kolmandikku sellest ja seega vastutavad otseselt või kaudselt umbes ühe kolmandiku meie tarbitud toidu ja joogi eest (Delaplane & Mayer 2000). Euroopas kasvatatavatest põllukultuuridest vajavad tolmeldajaid aga lausa 84% (Williams 1994) ning nende väärtuseks hinnatakse ~22 miljardit eurot (Gallai et al. 2009). Et mõista paremini tolmeldajate väärtust, tuleks inimestel lihtsalt ette kujutada elu ilma toitudeta, mille olemasolu praegu peetakse iseenesestmõistetavaks, näiteks õunad, marjad, kurgid ja arbuus (Delaplane & Mayer 2000).

Põllumajandusest väljaspool on tolmeldajad samuti olulise tähtsusega. Tervelt 80-95% looduslikest taimedest vajavad samuti loomorganismide poolt tolmeldamist (Ollerton et al. 2011). Kuna paljud metsloomad on sõltuvad looduslike taimede poolt pakutavast taimestikust, viljadest ja pähklitest, on küllaldane tolmeldamine oluline paljude taimtoiduliste lindude, imetajate ja muude loomade ning neist toituvate röövlomade ellujäämiseks (Carreck & Williams 1998).

### 1.4 Looduslikke mesilasi ohustavad tegurid

Tolmeldajate, eriti just mesilaste arvukuse langust on viimastel aastakümnetel hakatud laialdaselt teadvustama (Diaz-Forero et al. 2013). Tõendeid sellest on dokumenteeritud nii ülemaailmselt kui ka mitmetes Euroopa riikides (Mänd et al. 2002, Kells & Goulson 2003, Williams & Osborne 2009, Potts et al. 2010). *IUCN*'i (*International Union for Conservation of Nature* – Rahvusvaheline Looduse ja Loodusvarade Kaitse Ühing) 2015. aasta

raporti (Nieto et al. 2014) andmete põhjal on 9.2% kõikidest Euroopa looduslike mesilaste liikidest väljasuremisohus ja 5.2% neist on ohulähedased.

Looduslikud mesilased on ülemaailmse bioloogilise mitmekesisuse eluliselt oluline komponent, mängides võtmerolli mitte ainult põllukultuuride, vaid ka loodusliku ja poolloodusliku taimestiku mitmekesisuse toetamisel (Sepp et al. 2004, Rundlöf et al. 2008, Potts et al. 2010, Goulson et al. 2011). Ometi on nende arvukuse langus seotud just peamiselt põllumajanduse intensiivistumisega, mida iseloomustab kangete väetiste ja pestitsiidide kasutamine ja looduslike lilleressursside vähenemine (Carvell 2002, Mänd et al. 2002, Ahrné et al. 2009). Mitmed uuringud Lõuna-Suurbritannias leidsid, et kimalaste arvukus ja liigirikkus on intensiivselt haritud maadel üldiselt madalam, kui avatud poollooduslikes kooslustes (Williams 1988).

#### 1.4.1 Elupaikade kadu ja degradeerumine

Lillerikaste elupaikade kadumine ja degradeerumine ning nende asendumine ulatuslike põllumaade ja monokultuuridega on tolmeldajate vähenemise üks peamisi põhjuseid (Goulson & Nicholls 2016). Nii põllumajanduse intensiivistumine kui ka linnastumine on hävitanud ja killustanud paljud looduslikud elupaigad, millest tolmeldajad sõltuvad toidu ja pesapaikade leidmiseks (Kleijn & Raemakers 2008).

Odavate kunstväetiste ja kiiresti kasvavate rohusortide väljatöötamise tõttu on vähenenud ka looduslikud rohumaad, mis on asendunud monokultuuridega mida karjatatakse või lõigatakse silo tegemiseks (Goulson 2009). Monokultuurid aga ei paku enamikele mesilasliikidele sobilikke pesitsuspaiku ega ka piisavalt mitmekülseid toiduallikaid (Goulson & Nicholls 2016).

Mesilaste kooslustele avaldab mõju ka pidev linnastumine (Goulson et al. 2002, Osborne et al. 2007). Järjest suuremaid alasid kaetakse asfaldi, betooni ja hoonetega ning kõike seda tihti looduslike või poollooduslike alade arvelt (Gaston et al. 2005). Linnastumise mõju leevendab aga paljudes riikides parkide, teeäärsete rohelusribade ja äärelinnas asuvate aedade rohkus, kus leidub tavaliselt suur variatsioon erinevaid taimeliike, mis toodavad piisavas koguses nektarit ja õietolmu (McFrederick & LeBuhn 2006, Williams & Osborne 2009, Ahrné et al. 2009).

#### 1.4.2 Pestitsiidid

Kaasaegne intensiivne põllumajandus hõlmab endas tihti erinevate tolmeldajaid kahjustavate pestitsiidide kasutamist. Pestitsiidide (sh insektitsiidide, akaritsiidide, fungitsiidide, molluskitsiidide ja herbitsiidide) oht tolmeldajatele tuleneb toksilisuse ja kokkupuutetaseme kombinatsioonist (Potts et al. 2016) ning nende mõju varieerub sõltuvalt liigist, keemilistest ühenditest ja maatüübist ja -kasutusest ning teistest teguritest (Godfray et al. 2014). Maastikuskaalal tehtud uuringud näitavad, et looduslike mesilaste liigirikkus on madalam seal, kus pestitsiidide hulk ja kokkupuute oht on kõrge (Brittain et al. 2010).

Põllumajanduses kasutatavad insektitsiidid mõjutavad erinevaid tolmeldajaid, olles surmavad ja põhjustades olulisi muutusi nende käitumismustrites. Mürkidega võidakse kokku puutuda saastunud lilli külastades, otsesel kokkupuutel mürgiga selle kasutuse ajal või saastunud õietolmu ja nektarit korjates (Karise et al. 2007). Kuigi taimekaitsevahendite kasutamist proovitakse vältida kultuuride õitsemisajal, on paljud mesilasliigid aktiivsed põllukultuuride ümbruses ka enne ja pärast kultuuri õitseaega ning võivad ka pesitseda otse kultuuride keskel, suurendades nende kokkupuute võimalust surmava koguse pestitsiididega (Tuell & Isaacs 2010).

Kõige suurem roll mesilaste kadumises on grupil insektitsiididel nimega neonikotinoimid (Jeschke & Nauen 2008, Grünewald 2010, Goulson 2013). Neonikotinoimid on putukate kesknärvisüsteemi ründavad neurotoksiinid, mis põhjustavad ülestimulatsiooni, halvatust ja surma ja võivad püsida põllukultuuride lähedal olevatel looduslikel taimedel ka aastaid peale kultuuride tõrjevahendiga töötlemist (Goulson & Nicholls 2016). Kokkupuude neokotinoimididega võib kahjustada mesilaste ajutegevust ja mõjutada negatiivselt korjelendude sooritust ja mesilaste poolt saadavat üldist tolmeldamisteenust (Vanbergen et al. 2013, Godfray et al. 2014).

Kuigi 2018. aastal keelustas Euroopa Liit kolme kõige ohtlikuma neonikotinoidi (imidaklopridi, klotianidiini ja tiametoksaami) kasutamise täielikult (Butler 2018), võib pestitsiidide keelustamine kaasa tuua uute preparaatide kasutuselevõtu, mis võivad olla veelgi mürgisemad. Seetõttu pole ette näha, et pestitsiidide kasutamisest tulenev negatiivne mõju võiks kahaneda, välja arvatud juhul, kui kasutatavaid koguseid piiratakse või seatakse muid piiranguid vältimaks olukorda, kus kahjulikud pestitsiidid asendatakse sama kahjulike või veel kahjulikematega (Siviter et al. 2018).

### 1.4.3 Patogeenid

Paljud kahjurid levivad looduslike mesilaste ja kodumesilaste ja võimalik, et ka teiste tolmeldajate vahel (Cameron et al. 2011). Kui välja arvata kõige levinumad parasiidid kimalaste seas, on looduslike mesilaste parasiitide ja patogeenide kohta väga vähe teada. Seente, bakterite ja viiruste mõjust mesilastele on tehtud ainult üksikuid uurimusi, mistõttu on meil nende tähtsusest mesilaste elus väga vähe aimu (Goulson 2009).

Kõige rohkem on uuritud kahte algloomat *Crithidia bombi* ja *Nosema bombi*. Patogeenid levivad kokkupuutel nakatunud isendi väljaheidetega (Schmid-Hempel & Schmid-Hempel 1993, Rutrecht & Brown 2008) ja mõlema patogeeni puhul levitab nakatunud isend patogeeni enda koloonia seas, kuid läbi saastunud lillede võivad nakatuda ka teiste kolooniate isendid. Nakatumine *C. bombiga* vähendab oluliselt emamesilaste koloonia loomise võimet, koloonia suurust ja üldist kohasust (Brown et al. 2003), *N. bombiga* nakatumine vähendab samuti koloonia kohasust, samuti pärsib patogeeni paljunemisvõimeliste isendite produtseerimist (Otti & Schmid-Hempel 2008).

Ümaruss *Sphaerularia bombi* ja parasiitlik alveolaat *Apicystis bombi* (hõimkond *Apicomplexa*) on samuti paremini uuritud kimalaste parasiidid. Nakatumine *S. bombiga* mõjutab emakimalase hormoonide tootmist, mille tõttu muutuvad nad steriilseks ja ei hakka kevadel pesakohta otsima, vaid otsivad sobivaid talvitumiskohti, levitades nii parasiiti (Van Der Laan & Poinar 1972). Mesilasemad nakatunud *A. bombiga* surevad peale nakatumist ega jõua selle tõttu kolooniat alustada (Brown & Rutrecht 2008). Kuigi kindlad tõendid puuduvad, arvatakse, et karukimalane (*Bombus terrestris*), kes on Lõuna-Ameerika invasiivliik, tõi endaga kaasa *A. bombi*, põhjustades Argentiinas *Bombus dahlbomii* arvukuse järsu languse (Cameron & Sadd 2020).

### 1.4.4 Invasiivsed liigid

Võõrliigid, mis muutuvad invasiivseks, on olulised keskkonnamuutuste põhjustajad ja kuigi selliste liikide otsesest mõju mesilastele ei ole väga palju uuritud, on olemasolevad uuringud olnud väga erinevate tulemustega. Näiteks võivad invasiivsed taimeliigid olla positiivse mõjuga, rikastades lilleressursse mesilaste jaoks, täiustades nii kohalike liikide elupaigakvaliteeti (Grünwald 2010), samas võib neil olla negatiivne efekt, pakkudes konkurentsi kohalike taimede tolmeldamisele ja vähendades neid külastavate mesilaste arvu, või ei pruugi neil mesilastele mingit mõju olla (Stout & Morales 2009).

Negatiivset mõju võivad aga tekitada juhuslikult või põllumajanduseesmärkidel tutvustatud võõrtolmeldajate liigid, häirides looduslike mesilaste kogukondi, konkureerides nendega ressursside üle või levitades kahjureid ja haigusi (Vanbergen et al. 2013). Hiljutised uuringud on näidanud, et näiteks kodumesilastel (*Apis mellifera*) võib olla negatiivne mõju kimalastele. Walther-Hellwig et al. (2006) uuring leidis, et lühikese keelega kimalased vältisid korjelendude tegemist kodumesilaste tarude läheduses ja põldkimalased (*Bombus pascuorum*) muutsid oma korjelendude tegemise aega hilisemaks ja ei külastanud enam oma eelistatud toidutaime. Thomson (2006) viis kodumesilaste kolooniad loodusesse ja leidis samuti, et tarude lähedus vähendas kimalase *Bombus occidentalis* korjelende ja reproduktiivset võimekust. On leitud ka tõendeid, et kodumesilased levitavad *C. bombit* lillede kaudu (Ruiz-González & Brown 2006) ja looduslike mesilaste kolooniatest on leitud ka deformeerunud tiibade viirust (DWV – *deformed wing virus*), mis üldiselt esineb vaid kodumesilastel (Goulson 2009).

#### 1.4.5 Kliimamuutus

Kliimamuutus on samuti üks kimalasi ohustav mõjutegur, millest kirjutan järgmistes peatükkides põhjalikumalt. Kliimamuutus võib mõjutada kimalasi nii otseselt kui ka kaudselt, avaldades mõju taimedele, millest nad toituvad või kahjustades nende võimalikke pesitsuspaiku (Williams & Osborne 2009). Samuti võib kliimamuutus häirida taimede ja kimalaste vahelist sünkroonsust, millel võib olla tõsisemaid tagajärgi kimalaste kooslustele (Grünwald 2010).

## 2. Kliimamuutuste mõju looduslikele mesilastele

### 2.1 Kliimamuutus

Kliimamuutus viitab muutustele kliimas, mida saab kindlaks teha selle omaduste ja/või varieeruvuse muutuste kaudu ning mis jäävad püsima pikemaks ajaks, tavaliselt kümneteks aastateks või kauem. Muutused kliimas võivad olla tingitud Maa endogeensetest protsessidest või välistest jõududest, näiteks päikesetsüklite muutusest, vulkaanipursetest ja püsivast inimtekkelisest muutusest atmosfääri koostises või maakasutuses (IPCC 2013).

Järjest kasvav arv uuringuid näitab, et kliimamuutus võib olla üks suurimaid inimtekkelisi häiretegureid, mis tänapäeval ökosüsteemidele mõju on avaldanud (Walther et al. 2002, Parmesan 2006). Tänu kasvavatele tõenditele, et kasvuhoonegaaside heitkoguste, fossiilkütuste inimkasutuse ja globaalsete muutuste vahel on tihe seos (IPCC 2007), on teaduslik huvi hakanud kliimasoojenemise ökoloogiliste ja evolutsiooniliste mõjude vastu kasvama (Hegland et al. 2009).

Inimtekkeliste kasvuhoonegaaside heitkogused on suurenenud alates tööstusajastueelsest perioodist, ajendatud suuresti nii majanduslikust kui ka rahvastiku kasvust, ja on nüüd suuremad kui kunagi varem. Fossiilkütuste kasutus ja maakasutuse muutus on põhjustanud ülemaailmse tõusu süsinikdioksiidi kontsentratsioonis, metaani ja diämmastikoksiidi tõusu on aga põhjustanud peamiselt põllumajandus (IPCC 2014). Praegune heitgaaside kontsentratsioon atmosfääris on selline, mida pole vähemalt viimase 800 000 aasta jooksul enne nähtud. Selliste inimtekkeliste tegurite mõju on märgatud kogu kliimasüsteemis ja on äärmiselt tõenäoline, et need on olnud kliimasoojenemise domineerivad põhjustajad alates 20. sajandi keskpaigast (IPCC 2014).

Valitsustevahelise kliimamuutuse nõukogu (IPCC – *Intergovernmental Panel on Climate Change*) 2014. aasta aruande järgi on viimased 30. aastat olnud järjest soojemad, kui ükski kümnend 1850. aastast saati. Vahemikus 1995-2006 on kõik aastad peale ühe olnud kõrgeima globaalse pinnatemperatuurirekordiga. IPCC poolt esitatud kliimamuutuste stsenaariumite kohaselt muutub paljude liikide hooajaline aktiivsus ja levila pärast 2050. aastat, häirides elutsükleid ja liikidevahelisi interaktsioone ja selle kaudu ka koosluste liigilist koosseisu (Schweiger et al. 2008).

Ökosüsteemide bioloogilise mitmekesisuse haavatavust kliimamuutuste suhtes defineeritakse kui kolme järgmise punkti kombinatsiooni: 1) mil määral kliimaatiline keskkond on muutunud või võib muutuda võrreldes tingimustega, mille all nad arenesid; 2) ökosüsteemiprotsesside tundlikkus nende kliimaelementide suhtes, mis muutuvad; 3) mil määral suudab süsteem säilitada oma struktuuri, kompositsiooni ja funktsiooni sellise muutuse korral (IPCC 2014). Liigid reageerivad kliimamuutustele kas kohanemise teel, liikudes ebasoodsatest tingimustest soodsatesse või esmalt lokaalselt ja hiljem globaalselt välja surses (Dawson et al. 2011).

## 2.2 Kliimamuutuste mõju looduslikele mesilastele

### 2.1 CO<sub>2</sub> tõus

CO<sub>2</sub> kumulatiivsed heitkogused määravad suuresti globaalse pinnasoojenemise keskmise temperatuurimuutuse 21. sajandi lõpuks ja sealt edasi. Tööstusajastueelsel perioodil oli süsinikdioksiidi kontsentratsiooni tase atmosfääris 280 miljondikosa ja on praeguseks tõusnud 390 miljondikosa peale. Prognoositakse, et kui kiirus, millega fossiilkütuseid põletatakse ei lõppe, võib see 21. sajandi lõpuks tõusta lausa 600 miljondikosani. Selle tulemusel tõuseks aastaks 2100 temperatuur 1.7-6°C (IPCC 2014). Siiski varieeruvad kasvuhooaegade heitkoguste prognoosid väga tugevalt, olles sõltuvad nii sotsiaalmajanduslikust arengust kui ka kliimapoliitikast (IPCC 2014). Kuidas võib aga mõjutada kliimamuutusega kaasnev aina suurenev CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni tõus looduslikke mesilasi ja nende suhteid taimedega?

On näidatud, et kõrgendatud CO<sub>2</sub> tase võib mõjutada tolmeldamise üldist toimimist, muutes taimede morfoloogiat, fenoloogiat ja nektari tootmist ja koostist (Rusterholz & Erhardt 1998). Mõned sellistest muutustest on tingitud CO<sub>2</sub> taseme tõusuga kaasnevast kõrgeenenud temperatuurist (nt fenoloogia muutus, mida käsitlen täpsemalt alapeatükis 2.3), kuid CO<sub>2</sub> tõus võib mõjutada taimi, ja läbi taimede mesilasi, ka teistel viisidel. Näiteks CO<sub>2</sub> tõusust tingitud muutused nektari atraktiivsuses erinevate liikide vahel võivad olla tõsiste tagajärgedega taimede kohasusele, mis sõltub paljuski tolmeldajate mitmekesisusest ja rohkusest (Hoehn et al. 2008) ning mõjutab ka otseselt mesilaste toidulaua mitmekesisust. Hoover et al. (2012) poolt tehtud uurimuses leiti, et nii süsinikdioksiidi kui ka lämmastiku koguse suurendamine vähendas kõrvitsataimede (*Cucurbita maxima*) nektaris olevat glükoosi ja fruktoosi kontsentratsiooni, vähendades seeläbi ka taimede atraktiivsust



kimalastele, kes eelistavad tihti just neid taimi, mille nektaris domineerivad suhkrud (Hoover et al. 2012).

Kõrgem CO<sub>2</sub> tase põhjustab ka madalamat valkude ja aminohapete taset taimedes (Ehleringer 2002), mis tähendab, et praegusest kõrgema CO<sub>2</sub> tasemega kasvatatud taimede toiteväärtus on väiksem (Pincebourde et al. 2017). Õietolm on aga kõigi mesilasliikide ainus valgullikas ja täidab ka vastsete arenguks vajalike lipiidide, steroolide, vitamiinide ja mineraalide hulga (Ziska et al. 2016). Hea toiteväärtusega õietolm suurendab munade tootmist ja vastsete kaalu, õietolmu rakendamise tõhusust ja nektari korjamist (Tasei & Aupinel 2008, Vanderplanck et al. 2014, Moerman et al. 2016). Valgukontsentratsiooni vähenemine õietolmus võib potentsiaalselt mesilaste tervist ja ellujäämist negatiivselt mõjutada, eriti kuna mesilased ei näi olevat võimelised eristama vähese valgukogusega taimi suurema valgukogusega taimedest (Ziska et al. 2016).

Samas peab selliseid uurimusi tehes arvestama, et nektari ja õietolmu maht ja koostis võib taimeliigiti väga tugevalt varieeruda: mõned liigid reageerivad CO<sub>2</sub> tõusule positiivselt, mõned negatiivselt ja osade liikide nektari ja õietolmu kogus ja koostis ei muutu üldse (Erhardt et al. 2005). Vaja on täiendavaid uuringuid võimalikult paljude taimeliikide kohta, millest looduslikud mesilased toituvad, et saada parem ülevaade, kui suurel määral CO<sub>2</sub> tõus nektari ja õietolmu toiteväärtust tegelikult mõjutab.

## 2.2 Põud ja kuumalained

Kõigi IPCC koostatud heitkoguste stsenaariumite korral tõuseb Maa pinnatemperatuur 21. sajandi jooksul oluliselt. On väga tõenäoline, et sellest tulenevalt muutuvad kuumalained ja põuad intensiivsemaks, hakkavad tihedamini esinema ja kestavad kauem (IPCC 2014). Maailma Meteoroloogiaorganisatsiooni (WMO – *World Meteorological Organization*) järgi toimub kuumalaine siis, kui päeva keskmine temperatuur ületab keskmise maksimumtemperatuuri 5°C võrra vähemalt viiel järjestikusel päeval. Põuda iseloomustab WMO järgi aga oodatust või tavalisest madalam sademete hulk, mis hooaja või pikema perioodi vältel on inimtegevuse ja keskkonnaga seotud vajaduste rahuldamiseks ebapiisav.

Karmide põudade sagenemine on üks olulisemaid ohutegureid, mis tolmeldajaid mõjutavad (Brown et al. 2016), vähendades taimede ellujäämist, õitsemist ja nektari tootmist (Phillips et al. 2018), mille tulemuseks on lilledest sõltuvate mesilaste toiduressursside vähenemine. Vee piiratud kättesaadavus vähendab taimede võimet piisavas

koguses toitaineid omastada, mis omakorda vähendab õite moodustamiseks vajalike ressursside hulka, mis viib väiksemate lilleõite moodustumiseni ja vähendab õite arvu taime kohta (Burkle & Runyon 2016). Phillips et al. (2018) leidsid oma uurimuse käigus samuti, et lubjarikastel niitudel vähendas põud ressursside kättesaadavust tolmeldajatele, vähendades õite arvu taime kohta või vähendades nektarit sisaldavate õite arvu. Väiksemad õied või vähenenud arv õisi ja teised taimede atraktiivsust mõjutavad tegurid aga vähendavad mesilaste interaktsioone selliste taimedega, kahandades sellega nende toiduallikate rohkest ja mitmekesisust (Burkle & Runyon 2016).

Rasmont & Iserbyt (2012) leidsid, et eelnevate uuringute käigus külustatud piirkondades oli pärast kuumalaineid oluliselt vähem kimalasi, kui nendes piirkondades enne oli olnud. Nimelt võivad kimalased kuumuse tõttu hukkuda, kui temperatuur tõuseb üle surmava lävendi, mis kimalaste jaoks on ~53°C (Oyen & Dillon 2018). Õhutemperatuur üldiselt nii kõrgeks ei tõuse, küll aga võivad kuumalained tappa ka ilma mesilastele surmavalt mõjuvat temperatuurilävendit ületamata, kui selline kuumus püsib pikema perioodi jooksul (Hallman & Denlinger 1998). Martinet et al. (2015) viisid läbi uuringu, mille käigus testiti, kui kaua viis erinevat liiki kimalast 40°C kuumuse käes teadvusel püsisid enne stuuporisse (väliste stiimulite mittetajumine) langemist. Peale stuuporisse langust turgutati kimalasi, kuid siiski surid pea 50% kõikidest kimalastest peale maakimalase (*Bombus lucorum*), kelle ellujäämisprotsent oli ainult 26%. Maakimalane on üle Euroopa laialt levinud ning pidas kõrgendatud temperatuurile enne stuuporisse langust vastu ainult 5-6 tundi, mis kinnitab, et kuumalained võivad väga lihtsalt mesilastele surmavaks muutuda (Martinet et al. 2015).

Kõrge temperatuuri talumatuse tõttu hukkuvad kimalased ka oma levila lõunaosades ning kuigi nad eelistavad jahedamat kliimat, ei ole nad veel hakanud põhja poole liikuma (Kerr et al. 2015). Selle tõttu on aga nende levila oluliselt vähenenud. Viimase 30. aasta jooksul on Euroopa ja Põhja-Ameerika lõunapoolsed levilapiirid nihkunud lausa 300 km põhja suunas ilma, et toimuks vastav levila laienemine põhjapiiril (Kerr et al. 2015). Sellise tempoga võivad aga kimalaste populatsioonid kiiresti paljudest kohtadest kaduda.

### 2.3 Mõju fenoloogilisele sünkroonsusele

Erinevate bioloogiliste sündmuste fenoloogia jälgimine üle maailma on võimaldanud tuvastada paljude taime- ja loomaliikide kevadiste sündmuste edasiliikumist varasemaks (õitsemine, pungade puhkemine, lennuaeg, migratsioon, talveunest

ärkamine) (IPBES 2016). Mitmete selliste ökoloogiliste protsesside fenoloogiat reguleerib temperatuur, mistõttu võivad need muutuda tundlikuks kliimamuutuste suhtes. Samuti kohastuvad paljud organismid temperatuurimuutusega muutes oma aktiivsust ja ainevahetust, soodustades inimtekkelisel temperatuuritõusul mõjutada nii taimede kui ka tolmeldajate fenoloogiat (Hegland et al. 2009).

Suurt tähelepanu on hakatud pöörama sellele, kuidas kasvuhoonegaasi CO<sub>2</sub> tõusust tingitud kliima soojenemine mõjutab taimede õitsemisaja ja kimalaste aktiivsuse ajalist kattuvust: kui tõusev temperatuur ei mõjuta taimede ja mesilaste fenoloogiaid sarnaselt, võivad tekkida ajalised või fenoloogilised lahknevused. Mutualistlikud suhted taime ja mesilase vahel, kus alustatakse aktiivsuseperioodi erinevate looduslike märguannete ajal, võivad eriti haavatavad olla (Forrest 2015). Taimed, mis hakkavad õitsema enne või peale seda, kui kimalased aktiivsed on, ei pruugi paljuneda nii suurel määral, kui nende abiga võimalik oleks. Sarnaselt võib see mõjuda ka kimalasliikidele, kes alustavad lendamisperioodi enne või peale seda, kui taimed õitsema on hakanud, jäädes nii ilma olulisest toiduallikast (Bartomeus et al. 2011).

Memmott et al. (2007) simuleerisid oma uurimuses globaalse soojenemise mõju taimede ja tolmeldajate võrgustikule. Nad leidsid, et korjelennul külastatavate taimede arv väheneb ja sõltuvalt rakendatud fenoloogilistest nihetest kannatab 17-50% kõigist tolmeldajaliikidest ajalise ebakõla tõttu toiduvarude katkemise all. Simulatsiooni põhjal jäävad kõige tõenäolisemalt toiduta spetsialiseerunud tolmeldajad, kuid ka generalistid võivad kogeda olulist toiduallikate langust fenoloogilise nihke tõttu (Hegland et al. 2009). Ekstreemsetel juhtudel võib selline sünkroonsuse muutus viia ka osade taime- ja tolmeldajaliikide väljasuremiseni (IPBES 2016).

Miller-Struttman et al. (2015) leidsid, et kahel Alpides elaval kimalasliigil (*B. balteadus* ja *B. sylvicola*) on 40. aasta jooksul keele pikkus vähenenud, kuid samal ajal esinevate taimede õied püsisid muutumatutena. Soojemate suvede ja sellest tuleneva kuiva mulla tõttu vähenenud lilleressursside tõttu on pikema keelega kimalaste kohasuse eelised kahanenud, põhjustades lühikese keelega kimalaste kiiret evolutsioonilist arengut (Miller-Struttman et al. 2015). Seda toetab ka Bartomeus et al. (2011) uuring, kus leiti, et Põhja-Ameerikas on 10 loodusliku mesilasliigi (valim sisaldas nii õõnsustes kui ka maapinnas pesitsevaid sotsiaalseid ja erakmesilasi) fenoloogia viimase 130. aastaga ~10 päeva varasemaks muutunud, samas ei olnud seda võimalik eristada samal ajal paralleelselt toimuvast taimede fenoloogia muutusest. See tulemus viitab, et toitumiselt generalistidest mesilasliigid, mida

Bartomeus et al. uurisid, suudavad siiski sammu pidada taimede õitsemisajaga (IPBES 2016).

Kuigi järjest suurenev arv vaatlus- ja eksperimentaaluuringuid esitavad rohkelt tõendeid, et kliimasoojenemine on olnud kevade varasema alguse aluseks ja seda eriti põhjapoolkeral (IPCC 2014), ei ole selliste nihete mõju liikidevahelistele suhetele veel lõplikult kindlaks tehtud ja vajab edasist uurimist (Bartomeus et al. 2011, IPBES 2016). Olemasolevad andmed näitavad, et ajaline ebakõla taimede ja mesilaste vahel ei ole võimatu, kuid hetkel esineb veel siiski harva. Tulevikus veelgi kõrgenev temperatuur võib seda aga muuta ja fenoloogilist ebakõla süvendada.

## 2.4 Tolmeldajate kadumise mõju põllumajandusele

Põllumajandus pakub tööd rohkem kui 1.4 miljardile inimesele, moodustades umbes kolmandiku maailma majanduslikult aktiivsest tööjõust (Altieri 2002). Loomtolmlemine mõjutab globaalset põllumajandust oluliselt ning tihti on loomtolmeldatud kultuurid kõrgema müügihinnaga, kui ise- või tuultolmlevad kultuurid (Potts et al. 2016). 2009. aasta turuhindade ja tootluse põhjal suurendavad biotilised tolmeldamisteenused globaalset saagikust 236-534 miljardi euro võrra aastas (Potts et al. 2016).

Putuktolmlemine on mitmete kultiveeritud põllukultuuride jaoks kriitilise tähtsusega ja soodustab ka taimede paljunemist. Paljud enim kasvatatud ja väärtuslikud kultuurid nagu kakao, mandlid ja kohv on kõik putuktolmlevad taimed (Klein et al. 2007) ja nende kasvatamine pakub tööd ja sissetulekut miljonitele inimestele. Osade hinnangute järgi on tolmeldajad (peamiselt mesilased) võimelised suurendama 1330 troopilise põllukultuuri tootlikkust ~70% võrra, 264 Euroopas kultiveeritud põllukultuuri tootlikkust 85% võrra (Williams 1994) ja maailma 87 juhtiva kultuuri tootlikkust 70% võrra (Klein et al. 2007). Arvestades, et suurenev saagikus on sõltuv tolmeldajatest, on tehtud aretamisprogramme, et muuta osad kultuurid tolmeldajatest vähem sõltuvaks (IPBES 2016).

Tolmeldajate täielik kadumine vähendaks oluliselt põllukultuuride tootmise majanduslikku väärtust. Näiteks stimulantkultuuride (kohv, tee, kakao) tolmeldamisest tulenev majanduslik väärtus langeks 39%, pähklite majanduslik väärtus langeks aga 31% (Gallai et al. 2009). Mõnes piirkonnas, nt Lääne-Aafrikas, kus toodeti 2005. aastal 56% kogu maailma stimulantkultuuridest, võib haavatavuse määr (ingl. k. *vulnerability* – tõenäolise majandusliku kahjustumise määr ebasoodsate mõjurite tõttu) ulatuda lausa 90% (Gallai et

al. 2009). Järelikult ei ole tõhusal tolmeldamisel mõju ainult ökosüsteemidele, vaid ka sellest mõjutatud riikide majandusele ja põllumajandussaaduste maailmaturu hindadele (Grünewald 2010).

Mesilaste arvukuse vähenemine või täielik kadu kliimasoojenemise tõttu langetaks märgatavalt paljude tolmeldajatest sõltuvate põllukultuuride saagikust. Kultuure, mis sõltuvad otseselt mesilaste tolmeldamisest, on palju: õunad, mustikad, kirsid, jõhvikad, viinamarjad, vaarikad, mustsõstrad, maasikad, tomatid, kurgid, kõrvitsad, arbuusid, kohv, tee, kakao, mandlid ja paljud teised. Mesilaste täielikust kadumisest põhjustatud otsene tootmisdefitsiit tuleks aga korvata, laiendades ülemaailmset põllumajanduse pindala 30-40% võrra (Aizen & Harder 2009). Järelikult, isegi kui mesilaste võimalik kadu ei pruugi toidu tootmist oluliselt mõjutada, võib see kaasa tuua suuri keskkonnakulusid, hävitades põllumaade kasuks looduslikke ja poollooduslikke elupaiku (IPBES 2016).

## 2.5 Kliimamuutuste ja teiste mesilasi mõjutavate tegurite koosmõjud

Tolmeldajate vähenemiseks ei ole enamasti ühte kindlat põhjust, kuid eespool käsitletud tegurite koosmõju tagajärjel on paljude kimalaste liigid oluliselt vähenenud ning populatsioonid muutunud killustatuks ja üksteisest eraldatuks (Goulson 2009). Halb ühendus elupaigajäänukite vahel ning elupaikade kadu ja degradeerumine võib veelgi pärssida liikide rännet kliimamuutuste eest põgenemiseks (Warren et al. 2001, Williams & Osborne 2009). Selliste muutuste tõttu võib mesilaste liigirikkus drastiliselt väheneda ja suureneb ka väljasuremise oht selliste liikide seas, kes ei ole levikuks ega kohanemiseks võimelised ja domineerima võivad hakata mobiilsed generalistid (generalist – erinevatelt taimedelt kogutud nektarist ja õietolmust toituv mesilane) (Vanbergen et al. 2013).

Muutused ülemaailmses kliimas võivad mõjutada ka erinevate patogeenide ja parasiitide levikut. Kui praegu on paljude patogeenide levikualad piiratud, hoides ära kokkupuuteid mittekohalike mesilasliikidega, siis võimalik kliimamuutustest põhjustatud mesilasliikide ränne soodustab suure tõenäosusega kokkupuuteid varem tundmatute patogeenidega, mille tagajärjel võivad need hakata koloniseerima uusi alasid, mis muutuva kliima tõttu neile nüüd sobivateks elupaikadeks on saanud (Grünewald 2010, Vanbergen et al. 2013).

Muutused tolmeldajate toiduresurssides kaasaegsetel tehismaastikel ja põllumajanduse intensiivistumise võivad viia ka indiviidide alatoitumiseni ja kolooniate stressini. Kahjustatud immuunsüsteem aga vähendab organismi võimet lagundada toidus leiduvaid

erinevaid mürke, muutes mesilased oluliselt haavatavamaks pestitsiidide suhtes ja suurendab ka tõenäosust nakatuda erinevate patogeenidega (Vanbergen et al. 2013, Potts et al. 2016).

Kliimamuutuste ja teiste mesilasi ohustavate tegurite koosmõjud on väga olulised, kuid kahjuks on selliseid koosmõjusid käsitlevate teadustööde arv väike. Näiteks on suhteliselt vähe teada kliimamuutuste ja pestitsiidide koosmõjude kohta, samuti pole palju teada, kuidas kliimamuutused võivad mõjutada invasiivliikide levikut ja nende mõju omakorda looduslikele mesilastele. Saamaks aru, kuidas täpselt kliimamuutuste mõju koos teiste ohuteguritega mesilastele mõju avaldavad, on vaja, et need erinevad tegurid esineksid samaaegselt (Memmott et al. 2007).

### 3. Kliimamuutuste mõju Eesti looduslikele mesilastele

Eesti on üks viiest riigist, mida peetakse kliimamuutustest tingitud keskkonnamõjude suhtes kõige vähem haavatavaks (Paun et al. 2018), kuid ka siin on kliimamuutuste mõju juba siiski tunda. Viimase 50. aasta jooksul on Eesti keskmine õhutemperatuur tõusnud aastas ~0,03 kraadi ning 2100. aasta lõpuks võib tõusta ~4.3°C (Luhamaa et al. 2014). Selline temperatuuritõus võib hakata tulevikus mõjutama Eestis elavaid looduslikke mesilasi ja eriti kimalasi, kellest kirjutan siin pikemalt. Teiste Eestis elavate looduslike mesilaste kohta materjale väga ei leidu, mistõttu neist ka siin ei kõnele.

Taimede ja kimalaste vahelist fenoloogilist ebakõla ei ole Eestis veel uuritud, kuid viimase ~50. aasta jooksul on taimede vegetatsiooniperiood nihkunud 12 päeva võrra varasemaks (Viru 2014), soodustades fenoloogilise ebakõla tekkimist tulevikus. Samuti kasvavad Eesti Meteoroloogiajaamade mõõtmistulemuste andmetel maksimumtemperatuurid ning koos nendega ka kuumalainete esinemise tihedus ja kestvus (Õispuu 2018), mis võivad kimalaste tervist kahjustada.

Eestis elavatest kimalastest on praegu määratud ohustatuks viis liiki, millest neli (sorokimalane (*B. soroensis*), niidukimalane (*B. pratorum*), schrencki kimalane (*B. schrencki*) ja ristikukimalane (*B. distinguendus*)) on IUCNi kriteeriumite järgi Eestis ohulähedased (NT – *Near Threatened*) ja üks liik (nõmmekimalane (*B. jonellus*)) ohualdis (VU – *Vulnerable*). Kuus kõige sagedamini esinevat kimalasliiki Eestis on samade kriteeriumite põhjal hinnatud kui soodsas seisundis olevad liigid (LC – *Least Concern*). Nendeks liikideks on aedkimalane (*B. hortorum*), kivikimalane (*B. lapidarius*), maakimalane (*B. lucorum*), põldkimalane (*B. pascuorum*), tumekimalane (*B. ruderarius*) ja hallkimalane (*B. veteranus*) (Viik & Mänd 2012).

Eesti maastikul domineerivad kimalaste liigid on toitumiselt peamiselt generalistid, kuid on ka erandeid, näiteks hallkimalane, kes eelistab toituda peamiselt kas liblikõielistest (*Fabaceae*), huulõielistest (*Lamiaceae*) või korvõielistest (*Asteraceae*), ja ristikukimalane, kes toitub peamiselt ristikutest (*Trifolium*) (Rasmont et al. 2015). Kuna toidu- ja elupaikade suhtes spetsialiseerunud kimalasliigid on kliimamuutustest tingitud mõjude suhtes haavatavamad, on generalistidest liikide domineerimine Eestis positiivne, sest nii on lootust, et looduslikest mesilastest saadav tolmeldamisteenus on Eestis tagatud ka tulevikus.

Kuigi põllumajanduse intensiivistumine ja sellega kaasnev elupaikade kadu ja degradeerumine on Eestis tõenäoliselt suurim kimalasi ohustav tegur (Viik & Mänd 2012),

siis kliimasoojenemisega kaasnevatest probleemidest kõige tõsisem on kimalaste levikualade vähenemine, mis ähvardab pea kõiki Eestis esinevaid liike. *STEPi (Status and Trends of European Pollinators* – Euroopa tolmeldajate staatus ja trendid) projekti raames uuriti Euroopa kimalaste kliimanišše ning töötati välja kolm erineva raskusastmega kliimastenaariumit, millega ennustati muutusi kimalaste levikualadel aastateks 2050 ja 2100. Leiti, et kõikide stsenaariumite korral ähvardab aastaks 2050 Eestist oluliselt vähenemine enamikke Eesti mesilasliike ja nõmmekimalane võib selleks ajaks ka täielikult Eestist kaduda. 2100. aastaks on kliimamuutuste tõttu Eesti kui elupaik muutunud ebasobivaks pea kõikidele Eestis esinevatele kimalasliikidele peale karukimalase (*B. terrestris*), samblakimalase (*B. muscorum*), jaanikimalase (*B. humilis*) ja sametkimalase (*B. confusus*), kes praegu on Eestis harva või keskmiselt esinevad, kuid võivad hakata seoses teiste elupaikade kadumisega Eestisse rohkem levima.

Kliimamuutuste ja teiste looduslike mesilasi ohustavate tegurite koosmõjude kohta Eestis ei ole praegu eriti palju sobivat kirjandust leida. Siiski võib eeldada, et need on sarnased alapeatükis 2.5 välja toodud mõjudega. Kliimamuutus võib tuua uute patogeenide leviku Eestisse ning põllumajanduse intensiivistumisest tekkiv stress võib suurendada nakatumise tõenäosust patogeenidega või muuta mesilased pestitsiidide suhtes haavatavamaks. Koosmõjude tähtsuse mõistmiseks peab hakkama neid rohkem uurima.

Mesilaste kadumine Eestist mõjutaks ka paljude Eestis kasvavate tolmeldamist vajavate põllukultuuride saagikust. Kultuurid nagu õunad, mustikad, maasikad, kurgid ja tomatid vajavad kõik mesilaste poolt tolmeldamist ning nende olemasolu polettidel on eestlaste jaoks tihti iseenesestmõistetav. Mesilaste kadumisel peaks leidma putuktolmeldamisele alternatiivi, et mitte kaotada Eestis olulisel kohal olevate kultuuride saake.



## 4. Arutelu

Kliimamuutust peetakse oluliseks teguriks tolmeldajate arvukuse vähenemisel (Potts et al. 2010) ja taime-tolmeldaja vaheliste interaktsioonide muutuste ja katkemiste põhjustamisel (Hegland et al. 2009). Kliimamuutustega seotud teguritest on tolmeldajate mõjutamisel välja toodud järgmisi: CO<sub>2</sub> tõus, sh sellest tingitud kõrgeenenud temperatuur, sagenenud põuad ja kuumalained, ebakõla taimede ja tolmeldajate fenoloogiatega sünkroonsuses. Euroopa punase nimestiku alusel peetakse kliimamuutuse poolt ohustatuks 23 muudel põhjustel ohustatud mesilaste liiki ja 113 mitteohustatud mesilaste liiki (Nieto et al. 2014). Seejuures sõltub tundlikkus kliimamuutustele ka liigi tunnustest, ohustatumaks peetakse toidutaime- ja elupaigaspetsialiste ja liike, kes elavad oma levila piirialadel, alustavad lennuperioodi varakevadel ja/või ei ole kohastunud elama kõrgete temperatuuridega.

Kimalased on ebaharilikud selle poolest, et nad on üldiselt suhteliselt halvasti kohanenud kõrgete temperatuuridega toime tulemiseks (Goulson & Nicholls 2016) ja temperatuuri kasvades muutuvad ka kimalaste levilad, liikudes lõuna poolt põhja poole. Millegipärast aga on kimalased muutnud ainult oma lõunapoolseid levilapiire, vähendades nii oluliselt oma levila suurust (Kerr et al. 2015). Keegi ei oska täpselt öelda, miks kimalased kogu oma levilaga pole põhja poole liikunud, kuigi näiteks liblikad on seda juba teinud (Parmesan et al. 1999).

Lisaks levilate kahanemisele on CO<sub>2</sub> tõusul ja äärmuslikel ilmastikunähtustel nagu põual ja kuumalainetel kindel negatiivne mõju kimalaste arvukusele. CO<sub>2</sub> tõusust tingitud kõrgeenenud temperatuur on tekitanud ebakõlasid ka kimalaste ja taimede fenoloogiatega sünkroonsuses. Fenoloogiline sobimatus võib raskemalt mõjuda liikidele, kes on kõrgelt spetsialiseerunud ja/või aktiivsed varakevadel (Bartomeus et al. 2011). Sellised kliimamuutuste mõjud esinevad nii indiviididel (nt mesilaste ajalise aktiivsuse muutumine ja arvukuse vähenemine kitsamate kliimaniššide tõttu (Williams et al. 2007)) kui ka kolooniatel (nt mesilaste kolooniate ülesehituse ja toimimise muutumine (Memmott et al. 2007)).

Siiski ei ole kliimamuutuse mõju alati ainult negatiivne. Näiteks CO<sub>2</sub> tõusu puhul on täheldatud, et see võib vähendada taimedes leiduva nektari ja õietolmu kogust ja muuta selle koostist vähem toitainerikkaks, kuid mõne taimeliigi puhul see ei kehti – mõnel juhul CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni tõusu puhul nektaritootlus hoopis suurenes, mõnel juhul aga ei muutunud

üldse (Erhardt et al. 2005), näidates suurt varieeruvust erinevate taimeliikide vahel. Ka ei olda veel 100% kindel temperatuuri tõusu mõjus fenoloogiate sünkroonsusele. Järjest suurenev arv uuringuid esitavad tõendeid suurenenud fenoloogilise ebakõla kohta olevikus, kuid paljud uuringud ennustavad tulevikus esinevat potentsiaalselt kasvavat ebakõla. Spekuleeritakse, et fenoloogiline ebakõla võib muutuda tulevikus tõsiseks probleemiks, kuid selle kindlaks tegemiseks on vaja teha veel ohtralt erinevaid eksperimente ja vaatlusi (Bartomeus et al. 2011, IPBES 2016).

Kliimamuutuste mõjust Eestis elavatele kimalasliikidele on üldiselt väga vähe teada, kuid on põhjust arvata, et see mõju kattub mujal maailmas täheldatud mõjudega. Kuigi Eestis on keskmine õhutemperatuur tõusnud (Luhamaa et al. 2014), ei ole tõus olnud nii kõrge, et põhjustada olulist muutust kimalasliikide või taimede fenoloogias, samuti ei ole see põhjustanud märkimisväärselt tihedaid kuumalained või kauakestvaid põudasisid, kuigi ka nende arvukus on mõnevõrra tõusnud. Kindlasti on vaja teha rohkem uuringuid kliima mõjust Eestis elavatele kimalaste liikidele, et oleks võimalik tulevikus vältida kimalaste arvukuse langust või nende täielikku kadu. Teiste looduslike mesilaste kohta oleks samuti vaja täiendavaid uuringuid.

Tõenäoliselt suurendab kimalaste suremust ka kliimamuutuste koosmõju teiste kimalasi ohustavate teguritega. Näiteks võib kliima soojenemine aidata kaasa erinevate patogeenide ja parasiitide levikule, tekitades neile juurde sobivaid elupaiku. Kliima soojenemisega kaasnev kimalaste ränne soodustab samuti nende kokkupuuteid võõraste patogeenidega, levitades neid veelgi varem puutumata jäänud elupaikadesse ja põhjustades sellega kimalasliikide arvukuse vähenemist (Grünewald 2010, Vanbergen et al. 2013). Selliseid koosmõjusid on ilmselt veelgi ning neid tuleks põhjalikult edasi uurida, et neid võimalusel tulevikus vältida. Koosmõjusid oleks vaja uurida ka Eestis, nii kimalaste kui ka teiste looduslike mesilaste puhul.

Kliimamuutustega kaasnevast tolmeldajate vähenemisest või täieliku kadumise mõjust põllumajandusele võiks kirjutada terve eraldiseisva töö. Tolmeldajate tähtsus põllumajanduses on tohutu ja juba ainuüksi mesilaste kadumine mõjutaks nii põllumajandust kui ka põllukultuuride hindu ja põllumajandusest sõltuvate riikide majandust. Eesti põllumajandus ei jääks samuti mesilaste kadumisel puutumata. Rapsikasvatuse pindala moodustab ~14% kogu Eesti põllumaast (Statistikaamet 2014) ja rapsi puhul tõstab mesilaste tolmeldamine saagi suurust ja kvaliteeti ~18-22% (Bommarco

et al. 2012). Seega jääks Eesti mesilaste kadumisel ilma olulisest osast rapsisaagist ja seda mitte ainult rapsi puhul, vaid ka teiste tolmeldamist vajavate põllukultuuride puhul.

Kuidas aga kaitsta mesilasi kliimamuutuste ja teiste neid ohustavate tegurite koosmõju eest? Kindlasti peaks alustama kasvuhoonegaaside tekke vähendamisest, et takistada sellega kaasnevat temperatuuritõusu, mille tõttu ka paljud elupaigad mesilaste jaoks ebasobivaks muutuvad. Kliimamuutuste mõju leevendamisele aitaks kaasa ka ökoloogilise infrastruktuuri loomine, võttes kaitse alla või taastades ja luues mesilastele sobivaid elupaiku (Potts et al. 2016). Põllumajanduse intensiivistumisest tingitud kahju võiks leevendada näiteks põllukultuuride mitmekesisuse suurendamine ja monokultuuride vältimine, rakendades viljavaheldust ja kasutades selleks mesilastele sobivaid kultuure, näiteks ristikuid (Goulson & Nicholls 2016). Põllumajandusega kaasnevat agrokemikaalide, sh pestitsiidide kasutamist peaks samuti vähendama. Harima peaks nii põllumajandussektoris töötavaid inimesi kui ka tavakodanikke pestitsiidide kasutamise ja võimalike ohtude kohta. Võimalikke lahendusi on palju, kuid selleks, et need ka märgatavalt toimiksid, peaks need kasutusele võtma nii lokaalselt kui ka ülemaailmselt.

## Kokkuvõte

Kliimamuutus on uuringute järgi oluline tegur looduslike mesilaste arvukuse vähenemises. Selle töö eesmärgiks oli anda kirjanduse põhjal ülevaade kliimamuutuste mõjust looduslikele mesilastele, millised omadused suurendavad kliimamuutuste poolt tekitatud mõju, kuidas kajastub mõju looduslikele mesilastele Eestis ja kuidas tolmeldajate kadu võib põllumajandust mõjutada. Töö tulemusena selgus, et põhilisteks kliimamuutustega seotud teguriteks, mis looduslike mesilasi mõjutavad, on kasvuhoonegaas CO<sub>2</sub> tõus ja sellega kaasnev kõrgenenud temperatuur, ekstreemsete ilmastikunähtuste nagu põudade ja kuumalainete sagedus ja ebakõlad taimede ja mesilaste fenoloogiate sünkroonsuses.

Kliimamuutustega seotud nähtustest avaldab mesilastele kõige rohkem mõju kliima soojenemine, mis toob endaga kaasa ka ekstreemset ilmastikunähtused nagu põud ja kuumalained, mis võivad vähendada taimeressursside kättesaadavust mesilastele, vähendades õite arvu taime kohta või vähendades nektarit sisaldavate õite arvu. Pikemat aega kestvad põuad ja kuumalained võivad suure tõenäosusega mesilaste tervist oluliselt kahjustada. Kasvuhoonegaaside kontsentratsiooni kasvust tingitud atmosfääri temperatuuri kõrgenemine võib endaga kaasa tuua olulise muutuse nii taimede kui ka mesilaste fenoloogias, tekitades ebakõla nende vahelises fenoloogilises sünkroonsuses, mille tõttu võivad mesilased ilma jääda neile olulistest toidutaimedest. Kõrgenev temperatuur vähendab ka mesilastele sobivate elupaikade hulka, sundides neid palavamalt aladelt taanduma, mistõttu levilad ja arvukused kahanevad.

Kliimamuutus mõjutab rohkem neid looduslike mesilaste liike, kes on kas toidutaimede- või elukohaspetsialistid, elavad oma levila piirialadel, alustavad oma lennuperioodi varakevadel ja/või ei ole kohastunud elama kõrgete temperatuuridega. Liike, kes ei ole levikuks ega kohanemiseks võimelised, võib ajapikku ähvardada väljasuremine. Kliimamuutuse tagajärjel on tõenäoline, et domineerima hakkavad mobiilsed generalistid.

Kliimamuutuste mõjude kohta Eestis esinevatele looduslikele mesilastele eriti palju informatsiooni ei leidu, kuid kimalaste kohta natukene teavet on. Kliimamuutusest tekkiv temperatuuri tõus ähvardab pea kõiki Eestis elavaid kimalasliike, kaotades neile sobivaid elupaiku ja kahandades nende levilat. Kõrgenenud temperatuuri tõttu on ka mõnevõrra tõusnud Eestis põudade ja kuumalainete sagedus ja kestus, mis kimalasi tõenäoliselt kahjustab. Kliimamuutuste ja teisi mesilasi ohustavate tegurite koosmõju kohta Eestis

kirjandust ei leidunud, samuti puudub info taimede ja mesilaste vahelise fenoloogilise ebakõla tekkest.

Tolmeldajate arvukuse vähenemine või täielik kadu mõjutaks oluliselt üleilmset põllumajandust, vähendades oluliselt põllukultuuride tootmise majanduslikku väärtust, samuti kaotaksid oma töö miljonid põllumajandussektoris tööl olevad inimesed. Paljude tolmeldamisest sõltuvate põllukultuuride saagikus langeks ja sellest tekkiv otsene tootmisdefitsiit tuleks korvata.

## Summary

According to research, climate change is an important factor in reducing the number of wild bees. The aim of this work is to provide an overview, based on literature, of the impact of climate change on wild bees, which characteristics increase the impact of climate change, how does the impact reflect on wild bees in Estonia, and how the loss of pollinators might affect agriculture. The results revealed that the main factors related to climate change that affect wild bees are the increase of CO<sub>2</sub> and the elevated temperatures associated with that, the increase in extreme weather events such as droughts and heat waves, and mismatches in the synchrony of plant and bee phenologies.

Of the phenomena related to climate change, bees are most affected by global warming, which also leads to extreme weather events such as drought and heat waves, which can reduce the availability of plant resources to bees by reducing the number of flowers per plant or reducing the number of nectar-containing flowers. Prolonged droughts and heat waves are likely to cause significant damage to bees' health. An increase in atmospheric temperature due to an increase in greenhouse gas concentrations can lead to a significant change in the phenology of both plants and bees, creating a mismatch in the phenological synchrony between them, which can deprive bees of important food plants. Rising temperatures are also reducing the number of suitable habitats for bees, forcing them to retreat from hotter areas, leading to declining populations and numbers.

Climate change has a greater impact on those wild bee species that are either food or habitat specialists, live in border areas of their range, start their flight period in early spring and/or are not adapted to living in high temperatures. Species that are unable to expand or adapt

may be threatened with extinction over time. As a result of climate change, it is likely that mobile generalists will start dominating.

There is not much information about the effects of climate change on wild bees in Estonia, but there is a little information about bumble bees. The rise in temperature caused by climate change threatens almost all the bumble bee species living in Estonia, reducing the number of suitable habitats and decreasing their range. Due to the increased temperature, the frequency and duration of droughts and heat waves in Estonia have also somewhat increased, which is likely to damage bumble bees. There was no literature found on the combined effects of climate change and other threats to bees in Estonia, and there is no information on the occurrence of phenological mismatches between plants and bees.

A reduction or complete loss of pollinators would have a significant impact on global agriculture, significantly reducing the economic value of crop production as well as causing millions of people working in the agricultural section to lose their jobs. The yield of many pollinator-dependent crops would decrease, and the resulting direct production deficit should be compensated.

## Tänuavaldus

Soovin tänada oma suurepärast juhendajat Virve Sõber, kelle antud juhised ja kommentaarid olid suureks abiks bakalaureusetöö valmimisel. Samuti soovin tänada oma pere ja sõpru imelise toetuse eest.

## Lisad

Lisa 1. Kokkuvõttev tabel otsingu tulemusel leitud ja kasutusele võetud artiklitest.

<b>Viide.</b>	<b>Sisu</b>	<b>Tulemus</b>	<b>Meetod; märksõna.</b>
<b>Abrol.</b> 2012. <i>Pollination biology: biodiversity conservation and agricultural production.</i>	Ülevaade tolmeldajate arvukust mõjutavatest teguritest.		Ülevaade kirjanduse põhjal.
<b>Bartomeus et al.</b> 2011. <i>Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants.</i>	Kliimamuutustega kaasneva looduslike mesilaste fenoloogia muutuse analüüs ja selle suhe taimedega.	Viimase 130. aastaga on Põhja-Ameerikas 10 mesilasliigi fenoloogia muutunud 10.4±1.3 päeva võrra varasemaks.	Muuseumi andmed ja kirjanduse analüüs. Fenoloogia.
<b>Brown et al.</b> 2016. <i>A horizon scan of future threats and opportunities for pollinators and pollination.</i>	Andmete analüüsil tuvastati järgmise 30. aasta vältel võimalikud tolmeldajaid ohustavad tegurid	Tegurid: põllumajandus, pestitsiidid, viirused, uued kodustatud tolmeldajad, kliimamuutuse tõttu kasvav põudade ja kuumalainete arv.	Ülevaade kirjanduse põhjal. Kliimamuutus
<b>Burkle &amp; Runyon.</b> 2016. <i>Drought and leaf herbivory influence floral volatiles and pollinator attraction.</i>	Põua mõju taimede morfoloogiale ja selle mõju tolmeldajatele.	Põud vähendas lilledel õite suurust ja muutis sellega ennast tolmeldajatele vähem atraktiivseks.	Eksperiment. Põud.
<b>Cameron &amp; Sadd.</b> 2020. <i>Global trends in bumble bee health.</i>	Ülevaade kimalaste ohustatusest, potentsiaalsed arvukuse vähenemise põhjused.	Põhjused: kliimamuutus, elupaikade kadu, patogeenide ülekande, invasiivliigid, pestitsiidid.	Ülevaade kirjanduse põhjal.



<b>Decourtye et al.</b> 2019. <i>Toward the protection of bees and pollination under global change: present and future perspectives in a challenging applied science.</i>	Ülevaade mesilaste kaitsest tehtud uurimustest.		Eelnevate andmete analüüs.
<b>Ehleringer.</b> 2002. <i>Atmospheric CO<sub>2</sub> as a global change driver influencing plant-animal interactions.</i>	Ülevaade CO <sub>2</sub> mõjust taimede ja loomade vahelistele interaktsioonidele.	Kõrgem CO <sub>2</sub> tase põhjustab madalamat valkude ja aminohapete taset taimedes.	Ülevaade kirjanduse põhjal. CO <sub>2</sub> .
<b>Forrest.</b> 2015. <i>Plant-pollinator interactions and phenological change: what can we learn about climate impacts from experiments and observations?</i>	Ülevaade taimede ja tolmeldajate fenoloogiate muutusest.		Ülevaade kirjanduse põhjal. Fenoloogia.
<b>Fründ et al.</b> 2013. <i>Response diversity of wild bees to overwintering temperatures.</i>	Kuidas mõjutavad soojemad talved looduslike mesilaste talvitumist.	Mõjus liigiti väga erinevalt, kuid üldine mõju mesilaste ellujäämisele on negatiivne.	Eksperiment.
<b>Gallagher &amp; Campbell.</b> 2017. <i>Shifts in water availability mediate plant-pollinator interactions.</i>	Kuidas mõjutab vee kättesaadavus taime-tolmeldaja suhet.	Taimekülustus oli kõrgeim keskmise veekoguse juures.	Eksperiment. Põud.
<b>Gérard et al.</b> 2020. <i>Shift in size of bumblebee queens over the last century.</i>	Kas nelja kimalasliigi kehasuurus on kliimasoojenemise tõttu viimase sajandi jooksul muutunud.	Kõigi liikide emakimalaste kehasuurus on suurenenud ja see oli märkimisväärselt seotud kliima soojenemise ja elupaikade killustatusega.	Varasemate andmete analüüs. Kliimasoojenemine.

<b>Gonzales-Varo et al.</b> 2013. <i>Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination.</i>	Ülevaade loomtolmeldamist ohustavate tegurite koosmõjust.		Kirjanduse põhjal.
<b>Goulson &amp; Nicholls.</b> 2016. <i>The canary in the coalmine; bee declines as an indicator of environmental health.</i>	Ülevaade mesilaste arvukuse vähenemisest, kuidas see on ulatusliku keskkonnakahjustuse näitaja ja mõjutab laialdaselt bioloogilist mitmekesisust.		Ülevaade arvukuse vähenemisest kirjanduse põhjal.
<b>Hamblin et al.</b> 2017. <i>Physiological thermal limits predict differential responses of bees to urban heat-island effects.</i>	Kuumuse mõju looduslikele mesilastele ja keda mõjutab rohkem.	Madala temperatuuritaluvusega olid erakmesilased ja süvendites/õõnsustes pesitsevad liigid ja nad vähenevad kiiremini ja on kõige tundlikumad kliimamuutustele.	Eksperiment. Põud.
<b>Harmon-Threatt.</b> 2020. <i>Influence of nesting characteristics on health of wild bee communities.</i>	Pesitsuspaikade tähtsus, kliima mõju sobivate pesapaikade olemasolule, kuidas pesade puudumine mõjutab looduslikke mesilasi edasi (pesa alustamine, arenemine, talvitumine jms).	Tõusev temp. mõjutas rasva ladustamist, suremust, suurust, pikendas diapausi, arengu kiirust.	Ülevaade kirjanduse põhjal. Looduslikud mesilased.
<b>Hegland et al.</b> 2009. <i>How does climate warming affect plant-pollinator interactions?</i>	Ülevaade kliimamuutuse mõjust taimedele ja tolmeldajatele ja temperatuuri mõjust nende suhetele.		Ülevaade kirjanduse põhjal. Kliimamuutus, fenoloogia.
<b>Hoover et al.</b> 2012. <i>Warming, CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism: Disruption of plant-pollinator mutualism.</i>	Kuidas mõjutab kliimamuutusest tekkinud CO <sub>2</sub> ja lämmastiku kontsentratsiooni tõus taimede morfoloogiat, fenoloogiat ja nektari keemilist koosseisu ja kuidas need tegurid mõjutavad omakorda kimalasi.	Kimalasi tõmbasid rohkem ligi taimed, mille nektari keemiline koostis ei olnud neile soodne, vähendades nende ellujäämist 22% võrra.	Eksperiment. CO <sub>2</sub> .

<b>Kerr et al.</b> 2015. <i>Climate change impacts on bumblebees converge across continents.</i>	Euroopas ja Põhja-Ameerikas 110. aastase vaatluse põhjal tehtud uuring kliimamuutusest põhjustatud levialade muutusest.	Kimalased ei ole põhjapiiri laiendanud, kuid on lõunapiiri vähendanud ja liikunud kõrgemale. Üldiselt on levilate suurus vähenenud.	Vaatlusandmete põhjal analüüs. Levila muutus.
<b>Marshall et al.</b> 2018. <i>The interplay of climate and land use change affects the distribution of EU bumblebees.</i>	Kliimamuutuste mõju Euroopa Liidu kimalaste levilatele.	Suurem osa liikidest kaotab stsenaariumite järgi suure osa levilast.	Varasemate andmete põhjal. Kliimamuutus.
<b>Martinet et al.</b> 2015. <i>A protocol to assess insect resistance to heat waves, applied to bumblebees (Bombus latreille, 1802).</i>	Kuumalainete potentsiaalne mõju kimalastele.	Arktilises kliimas elavate liikide kuumataluvus on halvem kui boreo-alpi liikidel. Kimalased on üldiselt halvasti kohanenud kuumades temperatuurides elamiseks.	Eksperiment. Kuumalained.
<b>Memmot et al.</b> 2007. <i>Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions.</i>	Kuidas CO <sub>2</sub> kontsentratsiooni tõus muudab taimede ja tolmeldajate vahelist fenoloogilist sünkroonsust. Tehtud mudelite põhjal.	Sõltuvalt mudelist, vähenes taimede kättesaadavus tolmeldajatele 17-50% võrra.	Simulatsioon varasemate uurimuste andmete põhjal. Fenoloogia.
<b>Miller-Struttmann et al.</b> 2015. <i>Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change.</i>	Miks on kahel alpi kimalasliigil viimase 40. aasta jooksul keele pikkus vähenenud, kuigi taimed ei ole muutunud.	Kliimamuutusest tingitud soojemad suved annavad eelise generalistidest kimalasliikidele, põhjustades ebakõla pikema keelega liikide ja neile sobivate toidutaimede vahel.	Varasemalt kogutud andmete põhjal. Fenoloogia.
<b>Naeem et al.</b> 2019. <i>Vulnerability of East Asian bumblebee species to future climate and land cover changes.</i>	Uuriti 29 Ida-Aasia kimalasliigi tuleviku levilamuutusi kliimamuutuste tõttu.	59-93% liikidest võivad kogeda levila kitsenemist. Paljud liigid muutuvad ohustatuks.	Varasemate andmete põhjal. Kliimamuutus.

<b>Obeso &amp; Herrera.</b> 2018. <i>Pollinators and climate change.</i>	Ülevaade kliimamuutuste mõjust tolmeldajatele.		Ülevaade varasema kirjanduse põhjal. Kliimamuutus.
<b>Ogilvie et al.</b> 2017. <i>Interannual bumble bee abundance is driven by indirect climate effects on floral resource phenology.</i>	Kliimamuutuste otsene ja kaudne mõju 3 kimalasliigile.	Kõige rohkem avaldas mõju kaudne mõju taimeressurssidele ja fenoloogia muutus.	Varasemate andmete analüüs. Kliimamuutus.
<b>Oyen &amp; Dillon.</b> 2018. <i>Critical thermal limits of bumblebees (<i>Bombus impatiens</i>) are marked by stereotypical behaviors and are unchanged by acclimation, age or feeding status.</i>	Mis on kimalaste miinimum- ja maksimumtemperatuuride taluvuslävend.	Min. temperatuur 3-5°C ja max. temperatuur 52-55°C.	Eksperiment. Temperatuuri taluvus.
<b>Papanikolaou et al.</b> 2017. <i>Semi-natural habitats mitigate the effects of temperature rise on wild bees.</i>	Kas poollooduslike elupaikade külluslik olemasolu aitaks leevendada kliimamuutusest tingitud looduslike mesilaste kadu.	Suur hulk poollooduslikke elupaiku leevendaks oluliselt soojade temperatuuride negatiivset mõju mesilastele.	Vaatlus.
<b>Pawlikowski et al.</b> 2020. <i>Rising temperatures advance the main flight period of <i>Bombus</i> bumblebees in agricultural landscapes of the Central European Plain.</i>	Vaadeldi nelja Kesk-Euroopa tähtsaima kimalasliigi ( <i>B. terrestris</i> , <i>B. lapidarius</i> , <i>B. pascuorum</i> ja <i>B. hortorum</i> ) fenoloogia muutusi 35-aastase perioodi vältel.	Esimese kevadlennu keskmine alguskuupäev muutus vaatlusperioodi vältel 10-23 päeva varajasemaks.	Vaatlus. Fenoloogia.
<b>Phillips et al.</b> 2018. <i>Drought reduces floral resources for pollinators.</i>	Kuidas mõjutab põud tolmeldajate taimeressursse.	Taimedel esines vähem õisi ja vähem nektarit sisaldavaid õisi. Põud vähendab üldiselt tolmeldajate taimeressursse.	Eksperiment. Tolmeldajate taimeressursid.

<b>Pincebourde et al.</b> 2017. <i>Plant–insect interactions in a changing world.</i>	Ülevaade kliimamuutuse mõjust taimede ja tolmeldajate vahelistele suhetele.		Ülevaade kirjanduse põhjal. Kliimamuutus.
<b>Potts et al.</b> 2010. <i>Global pollinator declines: trends, impacts and drivers.</i>	Ülevaade tolmeldajate vähenemisest ja seda põhjustavatest teguritest.		Ülevaade kirjanduse põhjal.
<b>Potts et al.</b> 2016. <i>Safeguarding pollinators and their values to human well-being.</i>	Ülevaade tolmeldajaid ohustavatest teguritest ja kuidas neid leevendada.		Ülevaade kirjanduse põhjal.
<b>Pyke et al.</b> 2016. <i>Effects of climate change on phenologies and distributions of bumble bees and the plants they visit.</i>	Kas kliima muutus on põhjustanud muutusi Rocky Mountains'is võrreldes 1974. aasta uuringuga.	Kimalaste fenoloogia selle ajaga ei muutunud, aga taimede oma muutus, põhjustades ebakõla. Sellest tulenevalt on ka kimalaste arvukus vähenenud.	Eelnevate andmete analüüs. Fenoloogia.
<b>Rasmont &amp; Iserbyt.</b> 2012. <i>The Bumblebees Scarcity Syndrome: Are heat waves leading to local extinctions of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: Bombus)?</i>	Kuumalainete ja põudade mõju kimalastele.	Hilissuvise fenoloogiaga liigid peaks olema kuumalainetele ja põudadele kõige tundlikumad.	Vaatlus. Põud.
<b>Rusterholz &amp; Erhardt.</b> 1998. <i>Effects of elevated CO<sub>2</sub> on flowering phenology and nectar production of nectar plants important for butterflies of calcareous grasslands.</i>	Kuidas mõjutab CO <sub>2</sub> kontsentratsiooni tõus taimede fenoloogiat ja nektari tootlust.	Osadel taimeliikidel õite arv tõusis, osadel langes, osadel ei muutunud. Sama nektari tootlusega.	Vaatlus. CO <sub>2</sub> .

<b>Schenk.</b> 2018. <i>Overwintering temperature and body condition shift emergence dates of spring-emerging solitary bees.</i>	Talvitumise temperatuuri mõju erakmesilaste kevadisele ärkamisajale ja ellujäämisedukusele.	Soojem talv põhjustas varasema ärkamisaja kevadel ja vähenenud kehamassi, vähendades sellega ellujäämisedukust.	Eksperiment.
<b>Sirois-Delisle &amp; Kerr.</b> 2018. <i>Climate change-driven range losses among bumblebee species are poised to accelerate.</i>	Hinnati kimalaste levilamuutusi kliimamuutuste tõttu, kasutades Maxenti mudeleid.	Mudelid näitavad olulist levila vähenemist.	Varasemate andmete analüüs. Kliimamuutus.
<b>Slominski &amp; Burkle.</b> 2019. <i>Solitary bee life history traits and sex mediate responses to manipulated seasonal temperatures and season length.</i>	Kuidas mõjutavad erakmesilaste elutunnused vastust kliimamuutustele.	Mõned liigid on kliimamuutuste osas tundlikumad, kui teised.	Eksperiment.
<b>Soroye et al.</b> 2020. <i>Climate change contributes to widespread declines among bumble bees across continents.</i>	Hinnati 66 kimalasliigi levila muutusi 1901-1974 ja 2000-2014 Põhja-Ameerikas ja Euroopas.	Põhja-Ameerikas kahanes leiukohast liigi leidmise võimalus 46% ja Euroopas 17%.	Varasemate vaatluste analüüs. Levilamuutus.
<b>Ziska et al.</b> 2016. <i>Rising atmospheric CO<sub>2</sub> is reducing the protein concentration of a floral pollen source essential for North American bees.</i>	Kas tõusev CO <sub>2</sub> kontsentratsioon on muutnud Kanada kuldvitsa õietolmu valgukoostist.	Muuseumiandmete ja eksperimendi käigus saadud andmed kinnitavad, et CO <sub>2</sub> tõus on vähendanud õietolmu valgusisaldust.	Muuseumi andmetel ja eksperiment. CO <sub>2</sub> .
<b>Vanbergen et al.</b> 2013. <i>Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators.</i>	Ülevaade tolmeldajaid mõjutavatest teguritest		Ülevaade kirjanduse põhjal.

<p><b>Vanderplanck et al.</b> 2019. <i>Ensuring access to high-quality resources reduces the impacts of heat stress on bees.</i></p>	<p>Uuriti kuumastressi, toidu toiteväärtuse ja kolooniasuuruse omavahelisi mõjusid. 117 kolooniat.</p>	<p>Kuumastress ja madal toiteväärtus vähendasid koloonia arengut ja paljunemisvõimet. Hea toiteväärtusega toidu tagamine vähendab kuumastressi negatiivseid mõjusid.</p>	<p>Eksperiment. Põud.</p>
<p><b>Williams et al.</b> 2007. <i>Can vulnerability among British bumblebee (Bombus) species be explained by niche position and breadth?</i></p>	<p>Mis mõjutab Suurbritannia mesilaste arvukuse vähenemist?</p>	<p>Vähenenud liikidel on väiksem temperatuuritaluvus ja nad on haavatavamad oma levilate äärealadel.</p>	<p>Varasemate andmete analüüs. Arvukuse vähenemine.</p>

## Kasutatud kirjandus

- Abrol, D. P. (2012). *Pollination biology: biodiversity conservation and agricultural production*. Springer, Dordrecht ; New York.
- Ahrné, K., J. Bengtsson, and T. Elmqvist (2009). Bumble Bees (*Bombus* spp) along a Gradient of Increasing Urbanization. *PLoS ONE* 4:e5574.
- Aizen, M. A., and L. D. Harder (2009). The Global Stock of Domesticated Honey Bees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination. *Current Biology* 19:915–918.
- Altieri, M. A. (2002). Agroecology: the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 93:1–24.
- Baer, B., and P. Schmid-Hempel (2003). Effects of selective episodes in the field on life history traits in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Oikos* 101:563–568.
- Bartomeus, I., J. S. Ascher, D. Wagner, B. N. Danforth, S. Colla, S. Kornbluth, and R. Winfree (2011). Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:20645–20649.
- Biesmeijer, J. C., S. P. M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemüller, M. Edwards, T. Peeters, A. P. Schaffers, S. G. Potts, R. Kleukers, C. D. Thomas, J. Settele, and W. E. Kunin (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313:351–354.
- Bommarco, R., L. Marini, and B. E. Vaissière (2012). Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia* 169:1025–1032.
- Brittain, C., M. Vighi, R. Bommarco, J. Settele, and S. Potts (2010). Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales. *Basic and Applied Ecology* 11:106–115.
- Brown, M. J. F., L. V. Dicks, R. J. Paxton, K. C. R. Baldock, A. B. Barron, M.-P. Chauzat, B. M. Freitas, D. Goulson, S. Jepsen, C. Kremen, J. Li, et al. (2016). A horizon scan of future threats and opportunities for pollinators and pollination. *PeerJ* 4:e2249.
- Brown, M. J. F., and S. T. Rutrecht (2008). The life-history impact and implications of multiple parasites for bumble bee queens. *International Journal for Parasitology* 38:799–808.
- Brown, M. J. F., R. Schmid-Hempel, and P. Schmid-Hempel (2003). Strong context-dependent virulence in a host-parasite system: reconciling genetic evidence with theory. *Journal of Animal Ecology* 72:994–1002.
- Burkle, L. A., and J. B. Runyon (2016). Drought and leaf herbivory influence floral volatiles and pollinator attraction. *Global Change Biology* 22:1644–1654.



- Butler, D. (2018). Scientists hail European ban on bee-harming pesticides. *Nature*.  
<https://doi.org/10.1038/d41586-018-04987-4>
- Cameron, S. A., J. D. Lozier, J. P. Strange, J. B. Koch, N. Cordes, L. F. Solter, and T. L. Griswold (2011). Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:662–667.
- Cameron, S. A., and B. M. Sadd (2020). Global Trends in Bumble Bee Health. *Annual Review of Entomology* 65:209–232.
- Carreck, N., and I. Williams (1998). The economic value of bees in the UK. *Bee World* 79:115–123.
- Carvell, C. (2002). Habitat use and conservation of bumblebees (*Bombus* spp.) under different grassland management regimes. *Biological Conservation* 103:33–49.
- Dawson, T. P., S. T. Jackson, J. I. House, I. C. Prentice, and G. M. Mace (2011). Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science* 332:53–58.
- Delaplane, K. S., and D. F. Mayer (2000). Crop Pollination by Bees. In *Crop pollination by bees*. CABI, Wallingford, p. 360.
- Diaz-Forero, I., V. Kuusemets, M. Mänd, A. Liivamägi, T. Kaart, and J. Luig (2013). Influence of local and landscape factors on bumblebees in semi-natural meadows: a multiple-scale study in a forested landscape. *Journal of Insect Conservation* 17:113–125.
- Ehleringer, J. R. (2002). Atmospheric CO<sub>2</sub> as a Global Change Driver Influencing Plant-Animal Interactions. *Integrative and Comparative Biology* 42:424–430.
- Erhardt, A., H.-P. Rusterholz, and J. Stöcklin (2005). Elevated carbon dioxide increases nectar production in *Epilobium angustifolium* L. *Oecologia* 146:311–317.
- Forrest, J. R. K. (2015). Plant-pollinator interactions and phenological change: what can we learn about climate impacts from experiments and observations? *Oikos* 124:4–13.
- Gallai, N., J.-M. Salles, J. Settele, and B. E. Vaissière (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* 68:810–821.
- Garratt, M. P. D., T. D. Breeze, N. Jenner, C. Polce, J. C. Biesmeijer, and S. G. Potts (2014). Avoiding a bad apple: Insect pollination enhances fruit quality and economic value. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 184:34–40.
- Gaston, K. J., P. H. Warren, K. Thompson, and R. M. Smith (2005). Urban Domestic Gardens (IV): The Extent of the Resource and its Associated Features. *Biodiversity and Conservation* 14:3327–3349.
- Gathmann, A., and T. Tscharntke (2002). Foraging ranges of solitary bees. *BlackwellScience,Ltd.* 8.

- Godfray, H. C. J., T. Blacquière, L. M. Field, R. S. Hails, G. Petrokofsky, S. G. Potts, N. E. Raine, A. J. Vanbergen, and A. R. McLean (2014). A restatement of the natural science evidence base concerning neonicotinoid insecticides and insect pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20140558.
- Goulson, D. (2009). Conservation of bumblebees. 4.
- Goulson, D. (2013). An overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides. *Journal of Applied Ecology* 50:977–987.
- Goulson, D., W. Hughes, L. Derwent, and J. Stout (2002). Colony growth of the bumblebee, *Bombus terrestris*, in improved and conventional agricultural and suburban habitats. *Oecologia* 130:267–273.
- Goulson, D., G. C. Lye, and B. Darvill (2008). Decline and Conservation of Bumble Bees. *Annual Review of Entomology* 53:191–208.
- Goulson, D., and E. Nicholls (2016). The canary in the coalmine; bee declines as an indicator of environmental health. *Science Progress* 99:312–326.
- Goulson, D., P. Rayner, B. Dawson, and B. Darvill (2011). Translating research into action; bumblebee conservation as a case study: Bumblebee conservation as a case study. *Journal of Applied Ecology* 48:3–8.
- Grünwald, B. (2010). Is Pollination at Risk? Current Threats to and Conservation of Bees. *GAIA - Ecological Perspectives for Science and Society* 19:61–67.
- Hallman, G. J., and D. L. Denlinger (1998). Temperature Sensitivity in Insects and Application in Integrated Pest Management. [Online.] Available at <https://www.units.miamioh.edu/cryolab/projects/documents/DenlingerLee98.pdf>.
- Hatfield, R., S. Jepsen, E. Mader, S. Black, and M. Shepherd (2012). Conserving Bumble Bees. Guidelines for Creating and Managing Habitat for America’s Declining Pollinators.
- Hegland, S. J., A. Nielsen, A. Lázaro, A.-L. Bjerknes, and Ø. Totland (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters* 12:184–195.
- Hoehn, P., T. Tschardt, J. M. Tylianakis, and I. Steffan-Dewenter (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:2283–2291.
- Hoover, S. E. R., J. J. Ladley, A. A. Shchepetkina, M. Tisch, S. P. Gieseg, and J. M. Tylianakis (2012). Warming, CO<sub>2</sub>, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism: Disruption of plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters* 15:227–234.
- Ingram, M., G. Nabham, and S. Buchmann (1998). Our Forgotten Pollinators: protecting the birds and bees (1998). [Online.] Available at <https://www.apiservices.biz/en/articles/sort-by-popularity/810-our-forgotten-pollinators-protecting-the-birds-and-bees-1998>.

- IPBES (2016). Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production. Bonn, Germany: Secretariat of the Intergovernmental Science Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.
- IPCC (2007). Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 18.
- IPCC (2013). Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK.
- IPCC (2014). Summary for Policymakers. In: *AR5 Synthesis Report: Climate Change 2014*.
- Jeschke, P., and R. Nauen (2008). Neonicotinoids-from zero to hero in insecticide chemistry. *Pest Management Science* 64:1084–1098.
- Karise, R., and M. Mänd (2017). Tolmeldajate kriis: müüt või tegelikkus? *Eesti Loodus* 68:12–18.
- Karise, R., E. Viik, and M. Mänd (2007). Impact of alpha-cypermethrin on honey bees foraging on spring oilseed rape (*Brassica napus*) flowers in field conditions. *Pest Management Science* 63:1085–1089.
- Kells, A. R., and D. Goulson (2003). Preferred nesting sites of bumblebee queens (Hymenoptera: Apidae) in agroecosystems in the UK. *Biological Conservation* 109:165–174.
- Kerr, J. T., A. Pindar, P. Galpern, L. Packer, S. G. Potts, S. M. Roberts, P. Rasmont, O. Schweiger, S. R. Colla, L. L. Richardson, D. L. Wagner, et al. (2015). Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science* 349:177–180.
- Kleijn, D., and I. Raemakers (2008). A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumble bee species. *Ecology* 89:1811–1823.
- Klein, A.-M., B. E. Vaissière, J. H. Cane, I. Steffan-Dewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen, and T. Tscharntke (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:303–313.
- Larson, B., P. Kevan, and D. Inouye (2001). Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *The Canadian Entomologist* 133:439–465.
- Le Féon, V., F. Burel, R. Chifflet, M. Henry, A. Ricroch, B. E. Vaissière, and J. Baudry (2013). Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166:94–101.

- Loper, G. M., L. N. Standifer, M. J. Thompson, and M. Gilliam (1980). Biochemistry and microbiology of bee-collected almond (*Prunus dulcis*) pollen and bee bread. I-Fatty Acids, Sterols, Vitamins, and Minerals. *Apidologie* 11:63–73.
- Luhamaa, A., A. Kallis, K. Mändla, A. Männik, T. Pedusaar, and K. Rosin (2014). *kliimastseenaariumid\_kaur\_aruanne\_ver190815.pdf*.
- Mänd, M., R. Mänd, and I. H. Williams (2002). Bumblebees in the agricultural landscape of Estonia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89:69–76.
- Martinet, B., T. Lecocq, J. Smet, and P. Rasmont (2015). A Protocol to Assess Insect Resistance to Heat Waves, Applied to Bumblebees (*Bombus Latreille*, 1802). *PLOS ONE* 10:e0118591.
- McFrederick, Q. S., and G. LeBuhn (2006). Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae)? *Biological Conservation* 129:372–382.
- Memmott, J., P. G. Craze, N. M. Waser, and M. V. Price (2007). Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 10:710–717.
- Michener, C. D. (2007). *The Bees of the World*.
- Miller-Struttman, N. E., J. C. Geib, J. D. Franklin, P. G. Kevan, R. M. Holdo, D. Ebert-May, A. M. Lynn, J. A. Kettenbach, E. Hedrick, and C. Galen (2015). Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science* 349:1541–1544.
- Moerman, R., N. Roger, R. De Jonghe, D. Michez, and M. Vanderplanck (2016). Interspecific Variation in Bumblebee Performance on Pollen Diet: New Insights for Mitigation Strategies. *PLOS ONE* 11:e0168462.
- Nieto, A., S. P. M. Roberts, J. Kemp, P. Rasmont, M. Kuhlmann, M. García Criado, J. C. Biesmeijer, P. Bogusch, H. H. Dathe, P. De la Rúa, T. De Meulemeester, et al. (2014). European red list of bees. Publications Office, Luxembourg.
- Õispuu, T.-M. (2018). Kuumalained Eestis aastatel 1951-2017. 42.
- Ollerton, J., R. Winfree, and S. Tarrant (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326.
- Osborne, J. L., A. P. Martin, C. R. Shortall, A. D. Todd, D. Goulson, M. E. Knight, R. J. Hale, and R. A. Sanderson (2007). Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats: Bumblebee nest survey in gardens and countryside. *Journal of Applied Ecology* 45:784–792.
- Otti, O., and P. Schmid-Hempel (2008). A field experiment on the effect of *Nosema bombi* in colonies of the bumblebee *Bombus terrestris*. *Ecological Entomology* 33:577–582.
- Oyen, K. J., and M. E. Dillon (2018). Critical thermal limits of bumblebees (*Bombus impatiens*) are marked by stereotypical behaviors and are unchanged by

- acclimation, age or feeding status. *The Journal of Experimental Biology* 221:jeb165589.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 3:637–669.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W. J. Tennent, et al. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579–583.
- Paun, A., L. Acton, and W.-S. Chan (2018). *Fragile Planet. Scoring climate risks around the world*. HSBC Bank.
- Phillips, B. B., R. F. Shaw, M. J. Holland, E. L. Fry, R. D. Bardgett, J. M. Bullock, and J. L. Osborne (2018). Drought reduces floral resources for pollinators. *Global Change Biology* 24:3226–3235.
- Pincebourde, S., J. van Baaren, S. Rasmann, P. Rasmont, G. Rodet, B. Martinet, and P.-A. Calatayud (2017). Plant–Insect Interactions in a Changing World. In *Advances in Botanical Research*. Elsevier, pp. 289–332.
- Potts, S. G., J. C. Biesmeijer, C. Kremen, P. Neumann, O. Schweiger, and W. E. Kunin (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 25:345–353.
- Potts, S. G., V. Imperatriz-Fonseca, H. T. Ngo, M. A. Aizen, J. C. Biesmeijer, T. D. Breeze, L. V. Dicks, L. A. Garibaldi, R. Hill, J. Settele, and A. J. Vanbergen (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 540:220–229.
- Rasmont, P., M. Franzen, T. Lecocq, A. Harpke, S. Roberts, K. Biesmeijer, L. Castro, B. Cederberg, L. Dvorak, U. Fitzpatrick, Y. Gonseth, et al. (2015). Climatic Risk and Distribution Atlas of European Bumblebees. *BioRisk* 10:1–236.
- Rasmont, P., and S. Iserbyt (2012). The Bumblebees Scarcity Syndrome: Are heat waves leading to local extinctions of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*)? *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 48:275–280.
- Ruiz-González, M. X., and M. J. F. Brown (2006). Honey bee and bumblebee trypanosomatids: specificity and potential for transmission. *Ecological Entomology* 31:616–622.
- Rundlöf, M., H. Nilsson, and H. G. Smith (2008). Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees. *Biological Conservation* 141:417–426.
- Rusterholz, H. P., and A. Erhardt (1998). Effects of elevated CO<sub>2</sub> on flowering phenology and nectar production of nectar plants important for butterflies of calcareous grasslands. *Oecologia* 113:341–349.

- Rutrecht, S. T., and M. J. F. Brown (2008). Within colony dynamics of *Nosema bombi* infections: disease establishment, epidemiology and potential vertical transmission. *Apidologie* 39:504–514.
- Schmid-Hempel, P., and R. Schmid-Hempel (1993). Transmission of a pathogen in *Bombus terrestris*, with a note on division of labour in social insects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33.
- Schweiger, O., J. Settele, O. Kudrna, S. Klotz, and I. Kühn (2008). Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species. *Ecology* 89:3472–3479.
- Sepp, K., M. Mikk, M. Mänd, and J. Truu (2004). Bumblebee communities as an indicator for landscape monitoring in the agri-environmental programme. *Landscape and Urban Planning* 67:173–183.
- Siviter, H., M. J. F. Brown, and E. Leadbeater (2018). Sulfoxaflor exposure reduces bumblebee reproductive success. *Nature* 561, 109–112.
- Statistikaamet (2014). Põllumajandus arvudes. Saadaval Statistikaamet kodulehel.
- Stout, J. C., and C. L. Morales (2009). Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40:388–409.
- Tasei, J.-N., and P. Aupinel (2008). Nutritive value of 15 single pollens and pollen mixes tested on larvae produced by bumblebee workers ( *Bombus terrestris* , Hymenoptera: Apidae). *Apidologie* 39:397–409.
- Thomson, D. M. (2006). Detecting the effects of introduced species: a case study of competition between *Apis* and *Bombus*. *Oikos* 114:407–418.
- Tuell, J. K., and R. Isaacs (2010). Community and Species-Specific Responses of Wild Bees to Insect Pest Control Programs Applied to a Pollinator-Dependent Crop. *Journal of Economic Entomology* 103:668–675.
- Van Der Laan, P. A., and G. O. Poinar (1972). Morphology and Life History of *Sphaerularia Bombi*. *Nematologica* 18:239–252.
- Vanbergen, A. J., J. C. Biesmeijer, and M. Baude (2013). Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11:251–259.
- Vanderplanck, M., R. Moerman, P. Rasmont, G. Lognay, B. Wathelet, R. Wattiez, and D. Michez (2014). How Does Pollen Chemistry Impact Development and Feeding Behaviour of Polylectic Bees? *PLoS ONE* 9:e86209.
- Viik, E., and M. Mänd (2012). Eesti kimalased.
- Viru, B. (2014). Pikaajalised muutused vegetatsiooniperioodi algus- ja lõpukuupäevades ning kestuses Eestis perioodil 1951–2012. 35.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.

- Walther-Hellwig, K., G. Fokul, R. Frankl, R. Büchler, K. Ekschmitt, and V. Wolters (2006). Increased density of honeybee colonies affects foraging bumblebees. *Apidologie* 37:517–532.
- Warren, M. S., J. K. Hill, J. A. Thomas, J. Asher, R. Fox, B. Huntley, D. B. Roy, M. G. Telfer, S. Jeffcoate, P. Harding, G. Jeffcoate, et al. (2001). Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414:65–69.
- Williams, I. H. (1994). The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees. *Agricultural Zoology Reviews (United Kingdom)*.
- Williams, P. H. (1988). Habitat use by bumble bees (*Bombus* spp.). *Ecological Entomology* 13:223–237.
- Williams, P. H., M. B. Araújo, and P. Rasmont (2007). Can vulnerability among British bumblebee (*Bombus*) species be explained by niche position and breadth? *Biological Conservation* 138:493–505.
- Williams, P. H., and J. L. Osborne (2009). Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie* 40:367–387.
- Winfree, R. (2013). Global change, biodiversity, and ecosystem services: What can we learn from studies of pollination? *Basic and Applied Ecology* 14:453–460.
- Ziska, L. H., J. S. Pettis, J. Edwards, J. E. Hancock, M. B. Tomecek, A. Clark, J. S. Dukes, I. Loladze, and H. W. Polley (2016). Rising atmospheric CO<sub>2</sub> is reducing the protein concentration of a floral pollen source essential for North American bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:20160414.

## Lihtlitsents

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.

Mina, Ingrid Renate Randmäe,

1. Annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Kliimamuutuste mõju looduslikele mesilastele“, mille juhendaja on Virve Sõber, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi *DSpace* kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi *DSpace* kaudu *Creative Commons*i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

*Ingrid Renate Randmäe*

25.05.2020