

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Kerttu Sobak

**HILJUTISED MUUTUSED PÄEVALIBLIKATE AREAALIDES JA
NENDE PÕHJUSED KLIIMAMUUTUSTE VALGUSES**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Toomas Tammaru

Tartu 2014

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Areaalide muutumise üldised trendid liblikatel	5
3. Areaalide muutumise põhjused	7
3.1 Kliimamuutuste mõju liblikate areaalimuutustele	7
3.1.1 Kliimamuutuste mõju mehhanismid liblikate areaalimuutustele	7
3.1.2 Kliimast põhjustatud muutused fenoloogias	7
3.2 Areaalide muutumiste trendide seos kliimamuutustega	8
4. Kliimamuutuste mõju tulevikustsenaariumid Euroopas	11
5. Toimetulek muutuvate oludega	13
5.1 Liikide võime kohaneda ja kohastuda muutuvate oludega	13
5.2 Ohud liikidele	14
6. Elupaikade hävimine kliimamuutuste kontekstis	17
7. Soovitused liikide kaitsmiseks	19
8. Muutused Eesti päevaliblikate levikus	20
8.1 Toimunud muutused Eesti päevaliblikate levikus	20
8.2 Oodatavad muutused Eesti päevaliblikate levikus	23
9. Arutelu	25
Kokkuvõte	27
Summary	29
Tänuavaldus	31
Kasutatud kirjandus	32

1. Sissejuhatus

Globaalsed kliimamuutused mõjutavad liikide levikut, arvukust ja fenotüüpe kogu maailmas (Altermatt 2010). Juba 18. sajandi keskpaigast on Põhja-Euroopast teada vaatlusandmeid mitmete linnu-, liblika- ja taimeliikide kliimamuutustega paralleelsetest nihetega nende areaalis (Parmesan, 2006). Liikide areaali nihkeid kui otsest tagajärge globaalsetele keskkonnamuutustele, eriti kliimamuutustele, on viimasel ajal palju uuritud ning andmeid oodatavate nihete kohta pooluste ja suuremate kõrguste suunas on rohkelt mitmetest taksonoomilistest gruppidest nii looma- kui taimeriigis (Lenoir ja Svenning, 2013). Parmesan ja Yohe (2003) poolt avaldatud ülemaailmsed meta-analüüsid rohkem kui 1700 eri liigiga näitavad, et hiljutised bioloogilised trendid ühtivad ennustustega kliimamuutustes: ühe kümnendiga on liikide levila keskmiselt 6,1 km pooluste suunas nihkunud ning kevadiste fenoloogiliste sündmuste toimumine keskmiselt 2,3 päeva varasemaks muutunud. Hilisemast meta-analüüsist (Chen *et al*, 2011) selgub pea kolmekordselt kiirem levikunihe: kümne aasta kohta on liikide areaal keskmiselt 19,9 km pooluste suunas ja mägedes 11 m kõrgemale nihkunud.

Loodusliku mitmekesisuse vähenemine on üks tänapäeva keskkonnakaitse suurimaid probleeme ning et antropogeensed kliimamuutused elusüsteemidele ja nende mitmekesisusele otsest mõju avaldavad, on tõestatud igal kontinendil, igas ookeanis ning kõigis suuremates taksonoomilistes gruppides (Parmesan, 2006; Swaay *et al.*, 2008). Seetõttu on oluline teostada laialdast elurikkuse seiret liikide, koosluste ja elupaikade tasemel ning leida bioindikaatorliigid, mille põhjal olukorra muutumist hinnata (Swaay *et al.*, 2008). Tänu suurele populaarsusele amatöörloodusvaatlejate seas on päevaliblikad, linnud ja soontaimed ühed enim seiratud taksonoomilised rühmad Euroopas (de Heer *et al.*, 2005, Thomas 2005). Liblikate seiremeetodid on hästi kirjeldatud ja testitud (Swaay *et al.*, 2008; Pöyry 2009, Mattila *et al*, 2011). Päevaliblikaid pole vaatlustel raske märgata ning lisaks rohkete vaatlusandmete olemasolule sobivad nad mitmete ökoloogiliste tunnuste tõttu edukateks bioindikaatoriteks (Settele *et al*, 2008; Swaay *et al*, 2008). Liblikaliikide elupaiganõudlus on üsna hästi teada ning küllalt väikesed elupaigalaigud võimaldavad saada üksikasjalikku infot toimuvate muutuste kohta (Settele *et al*, 2008; Swaay *et al*. 2008). Väga liigirikka ja laia levikuga loomarühmana on liblikad sobivateks indikaatoriteks paljudele maismaaselgrootute rühmadele (Swaay, *et al* 2008, Thomas, 2005). Lühike ning tavaliselt hooajaline elutsükkel muudab nad teistest organismigruppidest elupaigamuutustele tundlikumaks ning võimaldab analüüsida muutusi suhteliselt lühikesel ajaskaalal (Roy ja Sparks, 2000; Swaay *et al*. 2008).

Just seetõttu, et liblikate ökoloogia on hästi teada ning nad reageerivad kliima- ja keskkonnamuutustele kiirelt, peetakse neid väga headeks mudelorganismideks ka kliimamuutuste mõjude uurimisel elustikule (Mattila *et al.*, 2011). Poikilotermsete loomadena on temperatuuril suur mõju isendite aktiivsusele ja arengule ning paljude liikide levila on kliimatiliselt piiratud (Roy ja Sparks, 2000). Kuigi liblikad suudavad erinevate meetoditega, nagu kehaliigutuste, tumeda värvuse ja otsese päikesekiirgusega, oma kehatemperatuuri optimaalseks kasvuks ja arenguks vajaliku tasemeni (30-35°C) tõsta, on kliima siiski üks peamisi faktoreid, mis määrab nende leviku (Swaay *et al.* 2008).

Käesolevas töös on käsitletud päevaliblikate (*Papilionoidea*) areaalide muutusi ning sõna „liblikas“ esinemisel tekstis peetakse silmas päevaliblikaid. Töö eesmärgiks on anda ülevaade liblikate areaalimuutustest, analüüsida nende seost kliimamuutustega, pöörates tähelepanu võimalikele alternatiividele ning arutleda muutuste looduskaitseliste aspektide üle. Lisaks antakse ülevaade ja hinnang muutustele Eesti liblikafaunas.

2. Areaalide muutumise üldised trendid liblikatel

Tänu rohkele dokumenteeritud andmestikule on muutused liblikate areaalides hästi analüüsitavad (Hill *et al.*, 1999b; Parmesan, 2006; Buckley *et al.*, 2011). Parmesan jt (1999) analüüsisid eelmise sajandi levila muutusi paiksetel Euroopa liblikaliikidel, mille levila põhjapiir oli Põhja-Euroopas ja lõunapiir Lõuna-Euroopas või Põhja-Aafrikas. 35-st liblikaliigist, kelle nii põhja- kui lõunapoolsed levikupiirid olid teadaolevalt peaaesjalikult mõjutatud kliima poolt, enamuse, 63% levila oli nihkunud 35-240 km põhja poole, 29% levikupiirid olid jäänud stabiilseks, 6% oli piir lõuna poole liikunud ning 3% olid levikupiirid nihkunud mõlemas suunas.

Levila laienemist põhjapiiril on registreeritud mitmete liblikaliikide puhul. Pöyry jt (2009) uurisid kahe ajaperioodi vahel (1992-1996 ja 2000-2004) 48 Soome liblikaliigi levikut. Tulemustest selgus, et uurimisaluste liblikaliikide levila piirid olid kõnealusel ajavahemikul keskmiselt 59.9 km ning maksimaalselt, kolme liigi puhul, üle 300 km põhja poole nihkunud. Crozier (2003) kirjeldab diapausita punnpealase *Atalopedes campestris* levila laienemist 35 aastaga üle 670 km põhja suunas, California osariigist Washingtoni. Samuti on soojalembelise põualiblikalase *Colotis evagore* levimine Hispaanias näide liigi levila laienemisest põhjapiiril, kuna ajalooliselt oli liblika areaal piiratud Põhja-Aafrikaga (Jordano *et al.* 1991).

Levila poolusesuunalise laienemise kõrval on areaalimuutuste teine täheldatud trend levila kahanemine (Swaay *et al.*, 2010; Warren *et al.*, 2011). Soomes uuriti liblikate levikumuutusi ja –nihkeid kõrvutades andmeid enne 1988. aastat andmetega aastatel 1988-1997. Kuigi täheldati ka levila laienemist ligikaudu 22,6 km pooluse suunas (keskmiselt 74° kirdesse), oli liblikate areaal kesktlābi 35% kahanenud (Mattila *et al.*, 2011). Võrreldavaid trende on täheldatud ka Suurbritannias, kus Warren jt (2001) hindasid muutusi levila suuruses 46 liblikaliigil, kelle areaali põhjapiir on Ühendkuningriikides. Võrreldes ajavahemike 1970-1982 ja 1995-1999, selgus, et pea kolmveerandi ehk 34 liigi areaal oli kahanenud.

Mägistel aladel on mitmete liikide puhul kirjeldatud nende levila laienemist kõrgemale ning selle kahanemist areaali soojemal piiril, madalamatel kõrgustel. Wilson jt (2005) kirjeldab areaali kahanemist levila soojematel piiridel: kolmekümne aastaga oli 16 Kesk-Hispaania liblikaliigi areaali alumine kõrguspiir keskmiselt 212 meetrit tõusnud ning selline nihe on vähendanud elupaikade pindala kolmandiku võrra. Mehhikost Kanadani levinud mosaiikliblika *Euphydryas editha* populatsioonide 1993-1996 aastate loendusandmeid 1860-

1986 aastate andmetega võrreldes, on leitud, et kõrgustel kuni 2400 meetrit üle merepinna on *E. editha* populatsioonidest enam kui 40% välja surnud. Märkatavalt paremini oli läinud populatsioonidel kõrgemates piirkondades, 2400-3500 meetrit üle merepinna elutsevatel populatsioonidel, millest vaid alla 15% olid kadunud (Parmesan, 1996). Leviku laienemist suurematele kõrgustele ja areaali kahanemist madalamatel on registreeritud ka Kesk-Prantsusmaa Puy-de-Dôme departemangus, kus punalaik-apollo (*Parnassius apollo*) kolooniad on tõusnud 1200 meetrilt 1500 meetrile üle merepinna 1950ndale aastale eelnevast ajast tänaseni. Samal perioodil on nende liblikate levikuvööndi alumine piir tõusnud 600-lt meetrilt rohkem kui 1250-le meetrile. Üle kogu oma levila, ka Püreneedes ja Alpides võib täheldada punalaik-apollo levikus samasugust trendi (Descimon *et al.*, 2005).

3. Areaalide muutumise põhjused

3.1 Kliimamuutuste mõju liblikate areaalimuutustele

3.1.1 Kliimamuutuste mõju mehhanismid liblikate areaalimuutustele

Kirjeldatud areaalimuutusi seostatakse tugevalt kliimateguriga. Kõigusoojaste loomadena on liblikad kliima suhtes tundlikud ning seega on antropogeensete kliimamuutuste potentsiaalne mõju liblikaliikidele, sealjuures nende areaalimuutustele, endastmõistetav (Singer ja Parmesan 2010). Kuna nii täiskasvanud isenditel kui ka röövikutel on suhteliselt kitsas optimaalne temperatuurivahemik, mille juures nende füsioloogilised protsessid piisavalt hästi toimivad, võib muutus elupaiga kliimas mõjutada isendite elumust ja seeläbi arvukust ning levila (van Swaay *et al*, 2008). Kliima võib olla otseselt levikut limiteeriv, mõjutades isendite kasvu ning ellujäämistõenäosust; kaudselt mõjuvad muutuvad suhted teiste liikidega: toiduallikate, kiskjate, konkurentide ja parasiitidega – taimede ja loomade areaalimuutused viivad paratamatult uute liikidevaheliste interaktsioonideni (Crozier, 2004; van Swaay *et al*, 2008). Kliimamuutused mõjuvad ka taimkatte struktuurile. Röövikute peremeestaimede areaalimuutus on suurima efektiga spetsialistidest liikidele, kelle levilas on oodata muutusi, juhul kui toidutaimede uus areaal ei kattu liblikatele optimaalse levilaga (van Swaay *et al*, 2008). Ka kliimast tingitud abiootilised keskkonnamuutused nagu näiteks meretaseme tõus ja sellega kaasnev rannikuelupaikade üleujutamine või mulla orgaanika ja veesisalduse muutused avaldavad mõju liblikate elumusele (van Swaay *et al*, 2008).

3.1.2 Kliimast põhjustatud muutused fenoloogias

Putukate areng on suurel määral temperatuuri poolt kontrollitud ning seepärast avaldavad kliimaatilised muutused nende fenoloogiale olulist mõju (Van Nouhuys ja Lei, 2004). Kliimamuutused teisendavad liikidevahelisi fenoloogilisi suhteid ning fenoloogia on oluliseks indikaatoriks liikide kliimamuutustele reageerimise uurimisel; enamik kliimamuutuste tagajärgi uurivatest vaatlustest ongi keskendunud just liikide fenoloogia muutustele (Roy ja Sparks, 2000; Parmesan, 2006; Singer ja Parmesan, 2010;). Püsivaks sünkroonis keskkonna aastaajaliste muutustega, reageerivad putukad väga spetsiifilistele väliskeskkonna signaalidele, nagu näiteks temperatuur ja valguspäeva pikkus. Kuna aga eri liigid on arenenud kasutama erinevaid signaale ja kliimamuutused mõjutavad temperatuuri, kuid mitte päeva pikkust, võivad väljakujunenud kohastumused muutuda kahjulikeks (Hodgson *et al*, 2011). Muutuv temperatuur võib põhjustada ebakõlasid sigimise ajastamises

ja toidutaimede kättesaadavuses: kui munad kooruvad liiga vara, surevad röövikud nälga. Tõenäoliselt toovad kliimamuutused kaasa ka muutusi liblikate parasiitide ja patogeenide levikus ning interaktsioonides (van Swaay et al, 2008).

Kahekümnenenda sajandi algusest on uurijad dokumenteerinud putukate tundlikkust kevadistele ja suvistele temperatuuridele (Parmesan, 2006). 1970ndate lõpust on registreeritud paljude liblikate ja muude putukate lennuaja alguse nihkumist mitmeid nädalaid varasemaks, multivoltiinsete liikide lennuperiood on pikenenud ning varem univoltiinsed liigid on muutunud polüvoltiinseteks (Roy ja Sparks, 2000; Walther *et al*, 2002; Altermatt, 2010). Punalaiik-apolloodel, kellel on registreeritud elupaikade alumise kõrguspiiri kasvu Kesk-Prantsusmaal, on täheldatud ka vastavaid fenoloogilisi muutusi ehk lennuperioodi nihkumist varasemaks. Liblika röövikute munast koorumine on üle kahekümnekraadistest temperatuuridest sõltuv ning sel ajal on vastsed äärmiselt külma- ja kuivatundlikud, samas kui kasvuperioodi lõpus muudavad kõrgemad temperatuurid röövikud haigustele vastuvõtlikumaks. Lisaks võib varasem temperatuuride tõus viia liigi asünkrooniasse oma toidutaimega (Descimon *et al*, 2005).

Kliimamuutustest tingitud fenoloogiliste nihete ulatuses mängib olulist rolli rööviku toidutaim-eelistus. Sageli alustavad röövikud toitumist vahetult pärast uute lehtede tärkamist, mis puittaimede puhul toimub parasvöötmes üheaegselt, paljude rohttaimede korral aga üle terve kasvuperioodi. Sellest tulenevalt on selektiivne surve sobida oma toidutaim fenoloogiaga suurem puittaimedel toituvatel liblikaliikidel, kelle lennuperioodid on selgemalt varasemaks nihkunud. Ka fenoloogiliste nihete erinevust liikide voltiinsusele saab põhjendada röövikute toidutaim eelistusega: märkimisväärselt enam kalduvad teise põlvkonna välja arenemise suunas liblikad, kes sõltuvad rohttaimedest, mis kasvavad uusi lehti kogu suve (Altermatt, 2010).

3.2 Areaalide muutumiste trendide seos kliimamuutustega

Globaalne temperatuuri tõus ning kliimatsoonide nihkumine pooluste suunas eeldavad sobivate keskkonnatingimuste säilitamiseks nihkeid liikide levikus (Thomas et al, 2004). Kui levila limiteerivaks faktoriks on temperatuur, tõuseb kliima soojenemisega ümberasumine paikkondadesse kõrgematel laiuskraadidel (Parmesan ja Yohe 2003). Seda, et just kliima on seotud liblikate levila laienemisega põhja poole, järelavad Pöyry jt (2009) liblikate areaaliuuringutest, kuna uuritud ajavahemikus oli registreeritud ka viimase aja suurim

temperatuuride tõus, mille käigus GDD5 (aastaste temperatuuride, mis ületavad 5°C, summa) isotermid nihkusid 200-300 km põhja poole ning paralleelselt registreeriti seni kõrgeim suvekuude keskmine temperatuuri tõus Põhja-Soomes: 0,45-1,8°C. Just Euroopa põhjapoolsematel laiuskraadidel, boreaalsetel aladel on kliimamuutuste ulatus suurim. Ka Ameerika punnpealase *Atalopedes campestris* põhjapoolse levila laienemises (Crozier, 2003) täheldati olulist mõju minimaalsete talviste temperatuuride tõusus. Populatsioonide kasvukiirus leviku äärealadel ja keskosas korreleerus positiivselt jaanuari ning terve aasta keskmine temperatuuriga. Samuti oli röövikute talvine ellujäävus levikupiiride läheduses väga väike, viidates asjaolule, et eelmise sajandi alguses, kui uute levilate temperatuur oli 2-4°C madalam, poleks *A. campestris* olnud võimeline neid asustama (Crozier, 2003; 2004). Ilmselt võimaldasid ka põualiblikalase *Colotis evagore* levila laienemist Hispaaniasse just tõusnud temperatuurid, kuna oma ökoloogilist nišši liblikas vahetanud polnud, endiselt vajas ta aastast rohkem kui 164 üle 12°C päeva, tal polnud arenenud diapausi faasi ning ka peremeestaim ei olnud muutunud (Jordano *et al*, 1991). Mattila jt (2011) kirjeldatud liblikate levila nihkumise suund Soomes ühtib sealsete kliimaatiliste isotermidega, viidates kliimale kui ühele faktorile, mis levikut mõjutada võis.

Kuna temperatuur korreleerub kõrgusega merepinnast üldjuhul negatiivselt, madalal on õhk soojem, kõrgel külmem, siis on mäestikes oodata putukate leviku nihkumist kõrgematesse piirkondadesse. Wilson jt (2005) kirjeldatud 16 Kesk-Hispaania liblikaliigi areaali kahanemisega langeb ajaliselt kokku regionaalne soojenemine, mille käigus aasta keskmine temperatuur tõusis 1,3 kraadi, võrdväärselt samasoojusjoontega, mis tõusid 255 m. Mosaiikliblika *E. editha* levilamuutustes (Parmesan, 1996) ilmneb seos kliimaga, kui võrrelda nende kooskõla lumikattega, mis viimase 50-100 aasta jooksul on kõrgustel alla 2400 meetrit 14% õhemaks jäänud ning 7 päeva varem sulama hakanud. 2400 meetrist kõrgemal on lumikate aga 8% paksem ja selle sulamiskuupäev pole muutunud (Johnson *et al*, 1999). Kui võtta arvesse muutunud lumikatte dünaamika, võib öelda, et *E. editha* populatsioonide keskmine paiknemine nihkus 105 meetrit kõrgemale (Parmesan, 1996). Kesk-Prantsusmaal seostatakse vähemalt madalamal paiknevate punalaik-apollo populatsioonide kirjeldatud tõusu eelkõige kliimamuutustega, nende elupaikade alumine kõrguspiir kasvab paralleelselt registreeritud temperatuuri tõusuga (Descimon *et al*, 2005).

Mitte alati ei loo parasvööteline kliima üldine soojenemine soojalembeliste liblikate jaoks sobivamat keskkonda, vaid toob kaasa hoopis mikrokliima jahenemise ja seeläbi ka levila laienemise asemel kahanemise. WallisDeVires ja van Swaay (2006) pakkusid välja, et

kliima soojenemisega kaasnev taimkatte varasem kevadine tärkamine võib saada saatuslikuks liblikatele levila külmemates osades, kui liik talvitub muna või röövikuna. Kevaditi on vastsed oma arengus eriti sõltuvad päikeseenergiast, mida nad kiiresti soojenevatel kuivadel taimlehtedel paremini kätte saavad. Globaalne soojenemine on aga taimede kevadist tärkamist soodustanud ning kõrge taimestiku varasem ülekasv surnud lehtedest muudab keskkonna jahedaks, aurumine rohelistelt lehtedelt ei lase nende temperatuuril väliskeskkonna omast kõrgemaks tõusta. Lisaks pakutakse välja, et inimtegevuse käigus (tööstus, liiklus) on tõusnud lämmastiku sadenemine, mis edendab taimekasvu, suurendab veelgi kliimasoojenemise ebasoodsat mõju liblikatele (WallisDeVires ja van Swaay, 2006).

4. Kliimamuutuste mõju tulevikustsenaariumid Euroopas

Liikide levikumuutuste ennustamine kliimamuutuste tagajärjena on üha olulisemaks muutuv meetod elurikkuse kaitse strateegiade arendamiseks ja kohandamiseks (Brooker *et al*, 2007). Heade mudelorganismidena on liblikate arvukuse seire ning leviku uurimine üks võimalikke vahendeid laiaulatuslike elurikkuse trendide uurimiseks (Thomas, 2005; van Swaay *et al*, 2006). Silmas tuleb pidada, et liblikate varieeruvus olulisemates elukäigutunnustes on suur, näiteks talvitumisstaadium, põlvkondade arv ning erinevate elustaadiumite ajastamine on tunnused, mille erinevused muudavad eri liigid ühesuguste tingimustele rohkem või vähem tundlikuks (Dapporto ja Dennis, 2012). Kuna liikide levikut mõjutavate tegurite koosmõjud on keerulised, pole võimalik leviku ja kliimamuutuste vahel alati lihtsaid korrelatsioone näidata (Walther *et al*, 2002). Vaid temperatuuri tõusu põhjal liikide areaalimuutusi ennustades on trendid küllalt selged, kuid teiste kliimaatiliste faktorite, näiteks sademete arvestamine, muudab asja keerulisemaks. Kui temperatuurid on negatiivses seoses laiuskraadiga ja kõrgusega merepinnast ning on ülemaailmselt viimaste kümnenditega tõusnud, siis muutused sademetes on geograafiliselt ja ajaliselt rohkem varieeruvad. Regionaalne erinevus kliimamuutustes, eriti sademerežiimi muutuste mõju veebilansile, võib mõjutada liikide areaale suunas, mida on raske ennustada. (Lenoir ja Svenning, 2013). Lisaks teeb ennustuste modelleerimise keeruliseks tõik, et peale ühe perioodilise muutuja (nagu temperatuur), sõltub liikide reageerimine ekstreemsete sündmuste mõjust elutsükli haavatavatele etappidele (Dapporto ja Dennis, 2012).

Kliimamuutuste mõju uurimiseks liblikatele ja eluslooduse mitmekesisusele laiemalt on Settele *et al* (2005) koostanud ennustused 3 võimaliku kliimastsenaariumi põhjal. ALARM projekti („Testitud meetoditega suureskaalaliste keskkonnanriskide uurimine elurikkusele“) käigus arendati kolm elurikkuse muutumise tulevikustsenaariumi Euroopas aastaks 2080, mis arvestavad keskkonna trende ja mõju biodiversiteedile ning 21. sajandi potentsiaalseid arenguid demograafias, sotsiaalmajanduses ja tehnoloogias.

Kõige ekstreemsema stsenaariumi GRAS („Growth Applied Strategy“) korral, kui Euroopa Liidu sotsiaal-majanduslikud strateegiad on tugevalt majanduskasvule orienteeritud, tõuseb keskmine temperatuur Euroopas 2080 aastaks 4,1°C võrra. Pea veerand mudelisse kaasatud 294 liigist kaotab enam kui 95% oma praegustest kliimaatilistest niššidest, üle kolmveerandi liikidest jääb ilma enam kui pooltest kliimaatilistelt sobivatest elupaikadest.

Potentsiaalne risk ohustaks viiendikku liikidest, ning vaid 6% liikidele oleks kliimaatilise niši kaotamise oht madal.

Mõnevõrra leebema stsenaariumi BAMBU („Business As Might Be Usual“) korral, kui jätkatakse Euroopas Liidus juba vastuvõetud sotsiaal-majanduslike strateegiate rakendamisega, tõuseb keskmine temperatuur 3,1°C võrra. Sel juhul kaotavad enamiku sobivatest kliimaatilistest niššidest 9% ning enam kui pooltest sobivatest elupaikadest jäävad ilma 66% vaadeldud liikidest.

Kõige positiivsem arengukäik SEDG („Sustainable Europe Development Goal,“), mille puhul Euroopa Liidu poliitikas keskendutakse jätkusuutlikule arengule ning keskmine temperatuur tõuseb kuni 2,4°C, toob vaid 3% liikidest kaasa enamike kliimalt sobivate elupaikade kadumise. Veidi alla poolte liikidest kaotab üle 50% oma kliimaatilistest niššidest. (Settele *et al.*, 2008).

5. Toimetulek muutuvate oludega

5.1 Liikide võime kohaneda ja kohastuda muutuvate oludega

Üldiselt on oletatud, et liikide võimet neile sobivatele kliimatsioonide nihkumisega sammu pidada määravad enim levimisvõime ja elupaikade saadavusega seotud keskkonna taluvuse piirid ehk soositud on mobiilsed elupaiga generalistid (Hill *et al*, 1999a). Samas on putukatel ka hulganisti elukäigutunnuseid, näiteks diapausi alguse ajastus, rööviku suurus nukkumisel jm, mis võivad valitsevas kliimas evolutsioneeruda suunas, mis maksimeeriks kohasust muutunud oludes (Hodgson *et al*, 2011). Kui näiteks antropogeensest maakasutusest tulenev elupaikade fragmenteeritus takistab liikide levikunihet sobivatesse keskkonnatingimustesse, suurendab see kliimamuutustest põhjustatud väljasuremisohu, juhul kui ei toimu evolutsioonilist muutust liikide ökoloogilises tolerantsuses või elukäigutunnustes, mis suurendaksid nende vastupanuvõimet või levikut uudiselupaikadesse (Buckley *et al*, 2012) Päevaliblikate võime evolutsioneerumisega oma levikupiiranguid mõjutada on küllalt kiire. On teada näiteid liikidest, kes on vähem kui kümne aastaga oma peremeestaime eelistusi muutnud (Settle *et al*, 2008). Hill jt (1999a) näitasid, et uutes piirkondades, kuhu komapunnpea (*Hesperia comma*) levik laienes, olid valmikute rindmikud, seega ka lennulihased, suuremad võrreldes refuugiumides paiknevate populatsioonide omadega. Võib oletada, et suurem lennulihasete mass tagas parema levimisvõime ja sellised isendid olid evolutsiooniliselt eelistatud.

Toimuvate fenoloogiliste muutuste taga on nii fenotüübilist plastilisust, kuid tõenäoliselt ka evolutsioonilisi muutusi (Altermatt, 2010). Hodgson *et al* (2011) püüdsid luua mudeleid, et mõista, kuidas liikide fenoloogia sõltub käimasolevatest kliimamuutustest. Lähtuti eeldusest, et fenoloogia võib varieeruda ruumis ehk erineva liigi populatsioonide vahel vastavalt nende geograafilisele paiknemisele, näiteks erinevast päevapikkusest üle liigi levila võib tuleneda erinev arv põlvkondi aastas. Fenoloogia ajaline varieeruvus sõltub liigi fenotüüpide plastilisuse määrast vastavalt eri aastate keskkonnaoludele. Fenoloogia ruumiline fikseeritus tähendab, et liik pole kliimamuutustele fenotüübi plastilisusega võimeline reageerima, muutuvate oludega kohastumiseks on vaja järkjärgulisi evolutsioonilisi muutusi, näiteks valguspäeva suhtes, mis indutseerib diapausi. Kui liigi fenoloogias on näha nii ajalisi kui ruumilisi varieeruvusi, suudavad erinevad populatsioonid olenemata geograafilisest asukohast mõõdukate kliimamuutustega ilma evolutsioneerumise vajaduseta sammu pidada

Võimalik plastilisus või evolutsiooniline vastus muutustele võivad erineda ka ühe liigi populatsioonide vahel (Singer ja Parmesan, 2010). Sageli on eri regioonides või isegi lähedastes elupaikades, mis erinevad keskmiste temperatuuride poolest, ühel putukaliigil erinev arv põlvkondi aastas ning seega võib ka kliimaatilise stressi ehk kliimast sõltuvate arengupiirangute tase varieeruda ruumis keerulisel moel (Friberg ja Wiklund 2010). Oma ökoloogilise tolerantsuse piirides paikneva liigi isendid võivad näiteks ühtedel laiuskraadidel olla bivoltiinsed, samas kui poolusele mõned kilomeetrid lähemal elutsevad sama liigi isendid on univoltiinsed. Üleminek ühele põlvkonnale aasta jooksul võimaldab taimede kasvuperioodi rohkem ära kasutada ning eemaldab fenoloogiast tuleneva kliimaatilise stressi, lubades populatsioonil kasutada toiduressursse, mille areng on aeglane (Nylén, 1988; Scriber ja Lederhouse, 1992). Samas võib poolusepoolse levikupiiri lähedal taimede kasvuperiood olla nii lühike, et üksainuke generatsioon katab selle tervenisti ning suureneb kliimaatilise stressi tekke oht. Mitte ainult levikupiiride lähedus, vaid ka populatsioonide või ökotoobi ja selle ressursside vahelised vastasmõjud määravad ära, kui limiteeriv on kliima liikide arengule või kui oluline on kliima selektsiooni avaldajana (Singer ja Parmesan, 2010).

5.2 Ohud liikidele

Kirjeldatud areaalinihked ning muutused fenoloogias on liblikapopulatsioonide vastus muutuvatele oludele - kes teisenenud tingimustega järke pidada ei suuda, neid ähvardab laiaulatuslik väljasuremine (Thomas *et al*, 2004; Settele *et al*, 2008). Kuigi paljude liikide levila on muutunud vastustena kliimamuutustele, ei reageeri eri liigid ühtmoodi. Mõned liigid on tõmbunud tagasi piirkondades, kus nad ootuspäraselt hoopis laienema oleksid pidanud, samas kui teised liigid on oma levila laiendanud märgatavalt kiiremini, kui kliimamuutuste ulatusest ennustada võiks. Võimalikke seletusi erinevatele muustritele levila muutuses on mitmeid, näiteks sobivate elupaikade saadavus, maakasutuse muutused ning liblikate erinevad elukäigutunnused (Pöyry *et al*, 2009; Pateman, 2012).

Arusaadavalt on muutuvate oludega raskem sammu pidada ökoloogiliselt spetsialiseeritumatel liblikaliikidel. Warren jt (2001) hinnangust liblikate levilamuutustele Suurbritannias ilmnes, et enim oli kahanenud elupaiga spetsialistide leviku ulatus, samas kui mobiilsed generalistid olid levilat isegi laiendanud. Van Swaay jt (2006) analüüsis Euroopa liblikate suundumustest erinevates biotoopides on samuti näha, et enim on ohustatud spetsialistidest liigid. Kui 25 aastaga oli uuritud liblikate levik kahanenud 11%, siis nende seast rohumaade spetsialistide levik oli vähenenud lausa 19%, elupaiga generalistid leviku

kahanemise all märkimisväärselt kannatanud polnud (1%). Ka Mattila jt (2011) uurimusest selgus, et Soome liblikate ökoloogilistest tunnustest mõjutas levila kahanemist enim ökoloogiline spetsialiseeritus – ükskõik, kas rööviku või valmikuna -, lisaks kehva levimisvõime ja suured kehamõõtmed. Sellest järelduvalt on äärmiselt tõenäoline, et vähemalt lähitulevikus, kui kehvema levimisvõimega liigid veel uutesse piirkondadesse pole jõudnud, hakkavad kooslustes üha enam domineerima laialt levinud generalistid. (Mattila *et al*, 2011)

Erinev reageerimine levikunihetes väljendub juba praegu ohustatud liikide nimekirjades. Pöyry jt (2009) uuringutest Soome liblikate arealimuutuste sõltuvusest 11 liigiomase tunnusega, ilmnes oluline vahe mitteohustatud ja juba ohustatuks klassifitseeritud liikide levila nihetes. Nimelt, kui mitteohustatud liikide levila oli märkimisväärselt, 84,5 km põhja poole laienenud, siis ohustatud liigid nihkunud ei olnud. Suurima tõenäosusega olid oma levikupiiri põhja poole pikendanud laia levilaga, mobiilsed, suure tiibade siruulatusega, valmikuna talvituvad, röövikuna puittaimedel toituvad ning peamiselt metsaservi elupaigana kasutavad liigid. Nihkuvate kliimavõõrmetega oli seevastu aga keerulisem sammu pidada nendel liblikaliikidel, kes on paiksemad, toituvad röövikutena tüüpiliselt rohhtaimedel ning elutsevad avatud rohumaadel. Vastavalt kuulusidki juba enamik selliste tunnustega liblikaid ohustatud liikide nimekirja. Ka Mattila jt (2011) täheldasid erinevust Soome ohustatud ja ohustamata liblikaliikide levila muutustes. Kui viimaste areaal oli nihkunud 30,3 km kirde suunas ning üleüldiselt kahanenud 26%, siis juba ohustatuks klassifitseeritud liikide levilad oli nihkunud vähe ning mitte üheski kindlas suunas ja kahanenud koguni 63%.

Enim probleeme tekitab olukord, kus kliimaatilised nišid nihkuvad kiiremini kui liik suudab oma levilat laiendada (Crozier, 2003). Soomes võib kliima soojenemine vähendada tundra pindala ning seeläbi on ohustatud ka kõige põhjapoolsema levikuga liikide areaal ja arvukus, lisaks takistab nende liikide võimalikke levikunihkeid põhja suunas ka vastutulev Põhja-Jäämeri (Virtanen ja Neuvonen, 1999).

Kuna kliimamuutused võivad liblikate arengut ja levikut pärssida ka muutustega liikidevahelistes interaktsioonides, on erinevatel indutseeritud fenoloogilistel muutustel suure tõenäosusega olulised tagajärjed populatsioonide siseselt ja vastasmõjudes teiste liikidega (Altermatt, 2010; Singer ja Parmesan, 2010). Nõmme-tähnkvörkliblika (*Melitaea cinxia*) põhjal saab tuua näite, kus kliima soojenemise põhjustatud muutus suhetes parasiidiga on liblikale negatiivse tagajärjega. Nõmme-tähnkvörkliblikale on soodsad külmad aga päikeselised kevaded, kui tumedavärvilised röövikud saavad päikese käes oma

kehatemperatuuri tõstes vähendada aega, mil nad on parasiitidele kõige vastuvõtlikumad. Liblika parasiidi, kiletiivalise *Cotesia melitaearum* valged ja liikumatud nukud päikesesoojusest kasu ei saa ning jäävad külmade ilmadega arengust maha. Kui aga kevadised temperatuurid tõusevad, väheneb kahe liigi fenoloogiline ebakõla ja parasiidi reproduktiivne edukus tõuseb oluliselt (Van Nouhuys ja Lei, 2004).

6. Elupaikade hävimine kliimamuutuste kontekstis

Põhiline oht Euroopa liblikate mitmekesisusele on elupaikade hävimine või killustatus ehk ühenduse puudumine sobivate elupaikade vahel (van Swaay *et al*, 2010). Kuna ühed olulisemad biotoobid Euroopa liblikate jaoks on erinevad inimtekkelised- või mõjulised rohumaad, on mõistetav inimtegevuse oluline mõju liblikate levikule. Koguni 90% Euroopas ohustatuks klassifitseeritud liblikatest on mõjutatud põllumajanduse intensiivistumisest, millega kaasneb meelisbiotoopide, poollooduslike rohumaade muutmine kultuurpõllumaadeks. Proportsionaalselt elab aga enim ohustatud liike märgaladel ja niisketel rohumaadel, mille kuivendamine on sealsetele liikidele suurim oht, hävitades sobivad elupaigad. Ka põllumaade hülgamine ning biotoopide haldamise muutused on arvestatavad ohud, mõjutades 65% Euroopa ohustatud liblikaliikidest. Maanteede, kaevanduste ja ehitiste rajamine hävitab otseselt elupaikasad ning põhjustab elupaikade isoleerimist ja killustumist (van Swaay *et al*, 2006). Kliimamuutused ja elupaikade fragmenteeritus on üksteist võimendavad jõud. Kui inimtegevuse tagajärjel paiknevad uued sobivad elupaigad liikide leviulatusest kaugemal, ei suudeta kliimamuutustega sammu pidada ja suureneb väljasuremisrisk. Üha kahanev elupaikade kättesaadavus mõjub kliimamuutuste tingimustes liikidele kriitiliselt, kui ainult elupaikade hävimisest võiks prognoosida (Hill *et al*, 1999b; Cormont *et al*, 2012).

Paljudel juhtudel on elupaikade hävimise negatiivsed mõjud olulisemad, kui kliimamuutuste positiivsed mõjud. Liblikaliigid, kelle levilamuutusi Warren jt (2001) hindasid, on paiksed ning nende rööviku kasvukiirus, lennuperioodi algus ning arvukus on mõjutatud soojematest temperatuuridest. Kuna Suurbritannias oli uuritud ajavahemikel kevad-suvine temperatuur keskmiselt 1-1,5°C tõusnud, oleks see oletusel, et kliima on nende jaoks limiteeriv faktor, liblikate levikule positiivselt mõjuma pidanud. Kuna tulemus oli enamikel juhtudel vastupidine, võib väita, et kliima pole sugugi peamine levilat mõjutav faktor. Hinnati ka kliimaatilist sobivate alade olemasolu Suurbritannias ning selgus, et need on asustamiseks küll saadaval, kuid enamik liike pole sinna levinud, kuna puuduvad sobivad elupaigad või on need leviulatusest väljas. Ka liigid, kelle puhul registreeriti levila laienemist, olid areaali vähem sobivate elupaikadega piirkondades aeglasemalt laiendanud. Suurbritannias on ka orasheinasilmik (*Pararge aegeria*) näide sellest, kui oluline on arvestada elupaikade jaotumist uurides liikide vastuseid kliimamuutustele. Liblikas on alates 1940ndast aastast ilmselt tänu kliimamuutustele oma levila põhjapiiri oluliselt nihutanud ning ennustatud tuleviku kliimamuutuste taustal on liigil potentsiaali veelgi enam põhja poole levida ja koloniseerida

kõik uued kliimaatilist sobivad elupaigad. Siiski arvatakse, et levila laienemisel põhjapiiril saab määravamaks elupaikade killustatus, mis takistab liblika levimist muidu kliimaatilist sobivatele aladele (Hill *et al*, 1999b).

Kuigi ka liblikate vertikaalseid areaalnihkeid võib kliima soojenemise kõrval palju enam mõjutada hoopis inimtegevusega seotud elupaikade hävimine madalamatel aladel, tõdevad Wilson jt (2005), et Kesk-Hispaania liblikate registreeritud levikunihetes on kliima siiski olnud olulisem faktor, kuna väga palju esines vertikaalseid nihkeid liikide seas, kelle rööviku toidutaimed on laialt levinud igal kõrgusel.

7. Soovitused liikide kaitsmiseks

Euroopas on liblikate arvukus viimastel kümnenditel märkimisväärselt, umbes kolmandiku võrra vähenenud ning kahaneb kiiremini, kui teiste hästi tuntud rühmade, lindude ja taimede arvukus (Settele et al, 2008; Swaay et al, 2010). Üks olulisemaid looduskaitseprobleeme praegu on peatada või vähemalt aeglustada elurikkuse vähenemine (Swaay et al, 2008).

Warren jt (2001) hinnangul tuleb looduskaitse ressursid suunata elupaigavõrgustike kaitseks ja parandamiseks. Kuna kehv levikuvõime ja kõrge elupaigaline spetsialiseeritus on liblikate levimist enim takistavad elukäigutunnused, soodustaks see liikide võimet kliimamuutustega sammu pidada ning vähendaks elupaigaseoselise arvukuse ja levila kahanemisi. Kui toimivaid võrgustikke kaitsta ja arendada ei suudeta, on oodata bioloogilise mitmekesisuse vähenemist kooslustes, kus mobiilsed generalistid domineerima hakkavad.

Mõistes, millised liigiomadused tunnused väljasuremist soodustavad, on lihtsam keskenduda ennetavale looduskaitsele ning rakendada seda ka liikidele, kes pole hetkel veel suures ohus, et levinud liigid jääksidki levinuks (Mattila et al, 2011). Näiteks Soomes läbiviidud uuringute tulemus, et liblikate elupaik ja röövikute toidutaim levikunihetes olulist rolli mängivad, seletab ka asjaolu, et 19. sajandi lõpus on rohumaade pindala Soomes drastiliselt vähenenud. Kaasaegne metsamajandamine on aga omakorda mõjunud soodsalt metsaservi ja –lagendikke eelistavate liblikate levikule. Kuna prognoositud veelgi suurema kliima soojenemise korral on oodata tõsisemaid raskusi kliimaniššidega sammu pidamisel juba ohustatud liikidel, tuleks liigikaitstes kindlasti silmas pidada vajalike elupaikade kaitset. Sealjuures rõhutab Pöyry (2009), et ei tohi unustada ka praegu toimiva metsamajandamise säilitamist, et edukalt levilat laienevatel liikidel soodsad tingimused ei kaoks. Crozier (2003) arvab, et lisaks tuleb arvestada ka ajalooliselt liigi levilast väljaspool paiknevate aladega, mis võivad tulevikus muutuda ohustatud liikidele sobivateks, seepärast tasuks looduskaitsest aspektist mõelda juba praegu ka selliste piirkondade kaitsele.

8. Muutused Eesti päevaliblikate levikus

8.1 Toimunud muutused Eesti päevaliblikate levikus

Hindamaks liblikate levilate muutumise mõju Eesti fauna koosseisule, võrreldi viimasel neljakümnel aastal Eesti liblikaliikide arvukusele antud hinnanguid (Šulcs ja Viidalepp, 1974; Viidalepp ja Remm, 1996; Jürivete *et al* 2000, Jürivete ja Õunap, 2008). Eesti liblikate kataloogides (Jürivete *et al*, 2000; Jürivete ja Õunap, 2008) on liikide sagedust hinnatud numbrilisel skaala, kus 1 = väga haruldane, üksikud leiukohad või juhukülaline; 2 = haruldane, püükides üksikisenditena, sageli lokaalne; 3 = tavaline praktiliselt igas kaardiruudus, stabiilselt esinev liik, 4 = sage ja arvukas; 5 = kõikjal väga arvukas ehk massiline liik.

Eelduste kohaselt võiks olla suurenenud lõunapoolsema levikuga liikide arvukus, mille areaal Eestis oma põhjapiiri lähedale jõuab. Selle oletusega on kooskõlas suur-kiirgliblikas (*Apatura iris*), keda 1974. aastal hinnati „harvaks“ ning ka 1996. aasta teoses nimetati ta „haruldaseks, kuna jõuab Lõuna-Eestis oma pideva esinemisala põhjapiirile“. Eesti liblikate kataloogides nii 2000. kui 2008. aastal on suur-kiirgliblika esinemist hinnatud „2-3“ ehk piirkonniti juba kuni tavaliseks. Veelgi silmnähtavamalt näib hiljuti olevat tõusnud teise sama perekonna esindaja, väike-kiirgliblika (*A. ilia*) arvukus, kuna 1974. aastal Eestis oma loodepiiril paiknevat liiki on kuni 2000. aasta allikateni nimetatud „väga haruldaseks“, ent 2008. aasta Eesti liblikate kataloogis on arvukuse hinnang hüppeliselt tõusnud väärtuseni 2-3. Arvukamaks muutunud liik on ka suur-kuldtiib (*Lycaena dispar*), keda täheldati Eestis esmakordselt 1940ndatel, Šulcsi ja Viidalepa 1974. aasta töös oli siin oma areaali põhjapiirile jõudev liblikas veel „harvana“ märgitud, kuid 2008. aasta seisuga hinnati suur-kuldtiib juba tavaliseks. Lisaks on täheldatud mustlaik-apollo (*Parnassius mnemosyne*) arvukuse kasvu, kelle levik 1974. aasta andmete kohaselt Eestis oli veel väga lokaalne, kuid 2008. aastaks väljendatakse tema arvukust väärtustega „2-4“ ehk kuni sage ja arvukas. Nõgeseliblikat (*Araschnia levana*) on küll kõikides autori poolt uuritud allikates „lokaalselt sagedaks“ hinnatud, kuid teadaolevalt oli ta üle-eelmisel sajandil Eestis veel väga harv, hakates laiemalt levima alles 1930ndatel (Šulcs ja Viidalepp, 1974) ning võrreldes 1996. aastal liblikate määraja andmetega, oli ta 2000. aastaks ka Saaremaale levikut laiendanud. Pisi-sinitiiba (*Cupido minimus*) nimetati 1974. aastal lokaalselt sagedaks ning pea ainult Eesti lääne- ja põhjaosades esinevaks, ka 1996. andmete järgi on liblikas mererannikutel ja looderajoonides üsna tavaline, kuid Kagu-Eestis haruldane ning Kesk-Eestist puudub üldse. 2000. ja 2008

aasta Eesti liblikate kataloogides on pisi-sinitiiva leiukohad ühe erandiga kõigis Eestit katva 50 x 50 km UTM võrgustiku ruutudes ning arvukusena on toodud „tavaline“ kuni „sage, arvukas“ (3-4). Levikuareaali põhjapiir on Lätist Eestisse nihkunud tume-kannikesetäpikul (*Boloria dia*). Nimelt märgiti tema leviku põhja- ja idapiiriks 1974. aastal Läti ning Eestist polnud siis veel ühtegi isendit leitud. 2008. aasta kataloogis on liblika arvukus Eestis „1-2“ ja teda on leitud kokku neljast UTM võrgustiku ruudust.

Liblikate areaali põhjapiiri lähedal on tavalised põhjapoolsed fluktuatsioonid, kui liigi levik soodsamates oludes laieneb, kuid karmide talvedega aastal jälle tagasi tõmbub (Viidalepp ja Remm, 1998). Näiteks üle-eelmise sajandi lõpus meie aladelt esmakordselt leitud väikelumikut (*Limenitis camilla*) tuli 1930ndatel isegi sagedalt ette, pärast mida kadus ta varem leitud kohtadest täielikult kuni 1960ndateni (Šulcs ja Viidalepp, 1974), 1974. aastal on liblikat „väga haruldasena“ kirjeldatud ning mõlemas Eesti liblikate kataloogis on väikelumik Eestis „haruldane, püükides üksikisenditena, sageli lokaalne“. Praeguseks on väikelumiku aga oma toidutaimede kasvukohtades Lõuna-Eestis juba üldlevinud ja arvukas (T. Tammaru, *pers. comm.*), kui globaalsed kliimamuutused siinseid talvesid pehmendavad, oleks veelgi liblika arvukuse tõusu oodata. Pruuni-kuldtiiba (*Lycaena tityrus*) oli aastate 1974 ja 1996 seisuga Eestis vaid üksiku juhuleiuna registreeritud, 2000. ning 2008. aasta liblikate kataloogides on siiski veel „väga haruldast“ liiki juba kolmest UTM võrgustiku ruudust leitud. Tänapäevaks on pruun-kuldtiib Kagu-Eestis üldlevinud ning on leide ka Põhja-Eestist (T. Tammaru, *pers. comm.*). Viimastel aastakümnetel on märgatavalt suurenenud ka perioodilise sisserrändaja admiralide (*Vanessa atlanta*) arvukus, keda 1996. aastal kogu Eestis veel võrdlemisi haruldaseks peeti, kuid kakskümmend aastat hiljem on „haruldasest“ saanud „tavaline“ ning kohati isegi „sage ja arvukas“ (3-4). Kuna aga admiralide näol on tegu rändliigiga, ei saa tema arvukuse muutust samaväärselt areaali muutusena tõlgendada. Samas, kui kliimatingimused olud admiralidele soodsamaks peaksid muutuma, võib ka tema minetada sisserrändaja staatuse nagu päevapaabusilm (*Inachis io*), kes eelmise sajandi esimesel poolel veel igal aastal Eestis talvituda ei suutnud ning võis mitmeteks aastateks kaduda, kuid nüüd on kõikjal levinud ja sage (Viidalepp ja Remm, 1996).

Nõrgemalt ilmneb veel mitmete liblikaliikide arvukuse tõus, mida on aga allikate arvukushinnangute erineva iseloomu tõttu raske väga ühemõtteliselt tõlgendada. Näiteks on veel ühte Eestis esinevat rändliiki, ohakaliblikat (*Vanessa cardui*) kõigis vaadeldud allikates kuni 2008. aastani „mitte sagedaks“, „üksikult esinevaks“, „lokaalseks“ märgitud, kuid viimase liblikate kataloogi kohaselt küündib putuka esinemissagedus isegi „tavaliseni“ („2-

3“). Täpselt samasugused hinnangud on antud ka põualiblika (*Aporia crataegi*) kohta. Samuti on uneliblikat (*Heteroptereus morpheus*) 2000. aastani „mitte sagedaks“ liigitatud ning viimati „tavaliseks“. Uneliblika puhul jääb silma ka asjaolu, et kui 1996. aastal öeldi tema pideva esinemise põhjapiir ainult lõuna poole Emajõe joont jäävat, siis juba 2000. aastal esineb teda ka põhjapoolsemates kaardiruumides. Siiski ei saa liblikate kataloogi andmete põhjal kindlalt väita, et leiud põhjapoolsematest ruutudest on sagedad ja tähendavad ka pideva esinemise piiri nihkumist – see vajaks täiendavat analüüsi. Kevad-sinitiib (*Celastrina argiolus*) on 1974. ning 1996. aastal „mitte sagedaks“ hinnatud, 2000. aastal isegi ka „tavaliseks“ (2-3) ning 2008. aastal lihtsalt „tavaliseks“. Meil oma areaali põhjapiirini jõudvat aruheina-viirgpunnepead (*Thymelicus sylvestris*) esines vanemate allikate kohaselt lokaalselt vaid Ida- ja Vahe-Eestis, puududes läänepoolsest osast ja saartelt; nii 2000. kui 2008. aastal on liblika arvukust kuni „tavaliseks“ (2-3) hinnatud ning 2008. aastal on teda peale Hiiumaa UTM võrgustiku ruudu igalt poolt mujalt leitud. Viimaste andmete järgi näib sagedamaks muutunud olevat ka musttähn-kuldpunnepea (*Carterocephalus silvicola*), keda on muidu üsna tavaliseks peetud ning 2008. aastal ka juba kuni „sagedaks ja arvukaks“ (3-4). Ristikheina-taevastiiba (*Polyommatus icarus*) on allikate vanusele vastavalt nimetatud „sagedaks“, „kogu Eestis levinud ja tavaliseks“, „tavaliseks kuni sagedaks ja arvukaks“ (3-4) ning kõige viimatisemalt juba ainult „4“-ga hinnatud. Veel üks meil praegu ainult sisserändajana esinev liik, harilik reseedaliblikas (*Pontia daplidice*) tundub vaid 1974. aasta „väga haruldast“ ning alates 2000. aastast „haruldast“ arvukusehinnangut vaadates sagedasemaks muutunud olevat. Settele jt (2008) Euroopa päevaliblikate kliimariskide atlas ennustab kõikide kliimastenaariumide kohaselt juba 2050. aastaks liigi püsivamat levikut Eesti aladele.

Osa liikide arvukus näib kasutatud andmete põhjal ka kahanenud olevat. Näiteks hinnati veel 1974. raba-võiliblikat (*Colias palaeno*) Eestis sagedaks, kusjuures Lätis ja Leedus vaid lokaalseks, 1996. „levinuks ja mitte haruldaseks“ ning 2000. „tavaliseks“. 2008. aasta Eesti liblikate kataloogis on raba-võiliblika arvukus aga „2-3“ ehk „haruldane, püükides üksikisenditena, sageli lokaalne“ kuni „tavaline“. „Euroopa päevaliblikate kliimariskide atlases“ (Settele *et al*, 2008) on liik kõigi stsenaariumide kohaselt juba 2050. aastaks pea täielikult Eesti aladelt kadunud. Ka põhjapoolsema levikuga rabasilmikut (*Oeneis jutta*), keda hinnati nii 1974 kui 1996 lokaalselt sagedaks ning 2000 ja 2008 vaid väärtusega „2“, ei ole aastal 2050 „Euroopa päevaliblikate kliimariskide atlase“ kohaselt meie aladel lootust näha. Norra-kannikesetäpikut (*Boloria frigga*) on Eestis jääaja reliktna kahe vanema allika põhjal „väga haruldaseks“ hinnatud. 2000 aastal on tema arvukus lausa „2“ vääriline olnud, kuid

2008 taas „1-2“-le hinnatud. Settele jt (2008) kõigi kliimastsenaariumite korral on liblikas Eestist juba 2050. aastaks kadunud. Sama perekonna teist liiki, põhja-kannikesetäpikut (*B. freija*) on kõikides allikates „väga haruldaseks“ nimetatud ning 1996. aastal oletatud, et liik on meilt juba välja surnud, kuna pärast 1940. aastaid teda enam leitud pole. Ka Settele jt (2008) prognoositavate tulevikustsenaariumide kohaselt pole põhja-kannikesetäpikut kliimatingimusi arvestades 2050 aastal Eestist enam mõtet otsida. Violetjas kuldtiib (*Lycaena helle*) on boreaalne liik, keda juba 1974. aastal ei peetud Eestis püsivaks, kuna tõendiks tema esinemisest oli vaid üks leid sajandi algusest, 1996. aasta Eesti liblikate määrajas uuemate andmete puudumisel liiki käsitletud polnud ning mõlemasse liblikate kataloogi oli violetjas kuldtiib selle sama üksiku leiu põhjal „väga haruldaseks“ sisse kantud. Euroopa päevaliblikate kliimariskide atlases pole Eestit ei praegu ega tulevikus liigile sobivate tingimustega elupaigaks märgitud. Ka põhja-tõmmusilmik (*Erebia embla*) on igas allikas „väga haruldane“ ning Eestis vähearvulise populatsioonina ainult Põlvamaa rabamännikutes leiduva (Internet 1) liblika areaalimuutustes on oodata vaid kaugenemist Eestist põhja poole (Settele *et al*, 2008).

8.2 Oodatavad muutused Eesti päevaliblikate levikus

Eesti päevaliblikate nimistus on mitmeid liike, mis on siit vaid paaril üksikul korral püütud, kuid jäävad oma areaali püsiva põhjapiiriga lõuna poole. Näiteks on valgesilmikut (*Melangria galathea*) Eestist leitud vaid kahel korral, kuid Euroopa päevaliblikate kliimariskide atlase ennustumudelite järgi on liblikas 2050. aastaks igal juhul juba üle terve Eesti levinud. Samad ennustused kehtivad ere-taevastiiva (*Polyommatus bellargus*) ning lõuna-tähnikvõrkliblika (*Melitaea didyma*) kohta. Erinevalt valgesilmikust, kelle rööviku toidutaimeks on erinevad kõrrelised (näiteks perekonnast aruhein ja aruluste) ja lõuna-tähnikvõrkliblikast, kelle röövikud tüüpiliselt teelehtedel, jumikatel ning paljudel teistel rohttaimedel toituvad, on ere-taevastiiva nõudmised spetsiifilisemad ning vähemalt praegusi olusid arvestades poleks kirju sarikhernes (*Coronilla varia*) ja liblikõieline *Hippocrepis comosa* Eestis piisavalt või üldse levinud. Puriliblikat (*Iphiclides podalirius*) on Eestis kindlate andmete järgi vaid korra registreeritud ning kuigi teda on leitud ka meist põhja pool, on liigi püsiv areaal Kirde-Poolani (Kudrna *et al*, 2011). Settele jt (2008) BAMBU ja SEDG kliimastsenaariumide kohaselt peaks liblika areaal 2050. aastaks kohati ka Eestisse laienenud olema. Kolmkümmend aastat hiljem on puriliblikat kõigil kolmel juhul ennustatud, sealjuures BAMBU ja GRAS stsenaariumi puhul pea üle terve maa, välja arvatud läänerannik ja läänesaarte idaosa. Kuigi puriliblika röövikute peamine toidutaim, laukapuu (*Prunus spinosa*)

on Eestis küllalt haruldane II kategooria liik, mis kasvab vaid Saaremaal ja Väike-Pakril, sobiksid ka teised ploomipuu perekonna liigid, millest on piisavalt levinud näiteks kirss või ploom. Rohekat taevastiiba (*Polyommatus coridon*) on Eestist kahel üksikul korral leitud, kuid ennustatakse tema laiemat levikut siia (Settele *et al*, 2008). Samas pole Eestis levinud tema teadaolevalt ainuke toidutaim, liblikõieline *Hippocrepis comosa*.

On veel lõunapoolse levikuga liike, keda pole Eestist kordagi leitud, kuid arvestades töös välja toodud areaalimuutuste trende, ning näiteid, kus liblikaliikide areaal kümne aastaga isegi kuni 300 km põhja poole on nihkunud (Pöyry *et al*, 2009), võiks oodata veel mitmete liikide Eestisse jõudmist. Lokaalselt Lätis esinevat sarikherne-sinitiiba (*Plebejus argyrognomon*) pole Eestist veel leitud, kuid kõigi kolme Settele jt (2008) tuleviku kliimastenaariumi kohaselt on ta 2050. aastaks ka meil. Kirju sarikhernes (*Coronilla varia*), millele liblikas muneb, on Eestis vähelevinud võõrliik, kuid teist toidutaimet, magusat hundihammast (*Astragalus glycyphyllos*) leidub paiguti ning on Lääne-Eestis tavalinegi. Kirju-tumesilmikut (*Lasiommata megera*), kelle toidutaimede hulka kuuluvad erinevad kõrrelised, on nii Lõuna-Lätis, Lõuna-Soomes kui Gotlandil ning vähemalt 2050. aastaks prognoositakse liblika levikut ka Lõuna-Eestisse ja läänesaartele (Settele *et al* 2008). Euroopa päevaliblikate kliimamuutuste atlas ennustab ka praegu kõige põhjapoolsemalt Lätist leitud stepi-võiliblikat (*Colias myrmidone*) SEDG stsenaariumi järgi 2050. aastaks Eestisse, samas puuduvad siin röövikule vajaliku toidutaimet liblikõielise *Chamaecytisus* perekonda kuuluvad liigid. Nõmmesilmik *Hipparchia hermione* (syn: *H. alcyone*) pideva leviku põhjapiir on veel Leedus, kuna aga liblika röövikute toidutaimed perekondadest aruhein ja aruluste esinevad ka Eestis, võiks liblika levik siia poole võimalik olla. Euroopa päevaliblikate kliimamuutuste atlase tulevikustsenaariumid ennustavad aga pigem loodesuunalist liigi levila nihkumist Euroopas ning Eestisse jõudmist ei prognoosi. Nii türnpuu-kannustiib (*Satyrium spini*) kui hele-taevastiib (*Polyommatus dorylas*) on levinud Leedus, viimane ka Gotlandil. Nende röövikute toidutaimi, vastavalt Türnpuu perekonna liigid (Eestis harilik türnpuu - *Rhamnus catharticus*) ja harilik koldrohi (*Anthyllis vulneraria*) leiduks ka Eestis, kuid vähemalt Euroopa päevaliblikate kliimarisikide atlase ennustusmudelite järgi liikide areaal tulevikus Eesti suunas ei nihku.

9. Arutelu

Käesolevas töös käsitletud artiklid näitavad küllalt selget seost liblikaliikide areaalimuutuste ning teiseneva kliima vahel. Välja on toodud ka elupaikade hävimise problemaatika liblikate arvukuses ja levikus ning nende kahe ühine pärssiv mõju liblikate levikule. Tuleb märkida, et peasjalikult oli kõikides artiklites teemat käsitletud kliima aspektist; asjaga seotud uuringud ja analüüsid on enamasti läbi viidud parasvöötme liikidega. Tegelikult võib mitmel pool maailmas liblikate areaali- ning arvukuse muutustes märkimisväärselt kriitilisem mõju olla sobivate elupaikade hävimisel, nii et kliima tegur selle taustal nähtavat mõju ei avalda. Sellepärast ongi ka vajalikud muutuste analüüsid liigist kõrgemate taksonite tasemel. On selge, et elurikkuse kahanemise pidurdamisel on äärmiselt tähtis just elupaikade kaitse, sealjuures tulebki arvestada, et muutused kliimas võivad praegu sobivad elupaigad ebasobivateks muuta ning kaitset vajaksid alad, kuhu liigid edasi levida saaksid. Nagu tööski välja toodud, sõltuvad areaalinihked väga paljudest asjaoludest, nagu liblikate enda elukäigutunnused, suhted teiste liikidega, ka kliima mõju ei seisne pelgalt temperatuuris. See kõik muudab looduskaitse strateegiate välja töötamise palju raskemaks ning nõuab tulevikuennustusteks keerukaid mudeleid, mis püüaksid arvestada võimalikult palju asjaolusid. Sealjuures on mudelitesse nii paljude tegurite kaasamisel ilmselt suurim probleem selgete suundumuste välja lugemises.

Kui nihkeid levikus ja fenoloogias vastusena muutuvatele oludele on palju uuritud, siis täiendavad uuringuid ka liblikate võime kohta evolutsiooniliste muutuste abil kohasust maksimeerida aitaksid olukorda paremini mõista. Arusaadavalt on evolutsioonilisi muutusi võrreldes lihtsalt levilamuutustega märgatavalt keerulisem uurida, kuid see võiks olla üks eesmärk, mille poole püüda.

Eestis on paljude päevaliblikaliikide arvukus kas silmnähtavalt või aimatavalt tõusnud. Näib, et viimase aja trendid on siinset liblikafaunat pigem mitmekesistanud. Ükski päevaliblikaliik ei jää Eestis oma lõunapiirile, kuid siin jõuavad paljud liigid leviku pideva või tingliku põhjapiirini (Šulcs ja Viidalepp, 1974; Viidalepp ja Remm, 1996). Seetõttu olukorras, kus üldine suund on levikuareaalide nihkumisel kõrgemate laiuskraadide poole, on mõistetav, et enim paistab silma positiivne mõju liblikafaunale.

Töös kasutatud Eesti liblikate arvukushinnangute tõlgenduses tuleb kindlasti silmas pidada, et näiva tõusu või languse taga võib alati olla ka puudulik informatsioon. Näiteks, kui mõnda liblikat kuskil registreeritud pole, ei ole see veel kindel garantii, et teda seal ka

tegelikult olemas pole. Lisaks võib näivat arvukuse tõusu põhjustada ka lihtsalt vaatlejate suurem innukus või vastupidi, vähesem huvi mõne tavalisema liigi vastu võib kajastuda näivas arvukuse langemises. Kuna töös käsitletud andmed lõppevad 2006. aastaga, siis võivad mõned väljatoodud trendid vaid ajutised fluktuatsioonid olla, mis samas suunas püsima ei jää. Tulevikuennustustes Eestisse saabuvate, mitte jõudvate või Eestist kaduvate liblikate puhul pole arvestatud eri liikide erinevaid leviku-, kohanemis- ega kohastumisvõimet. Kuigi töös on toodud välja ka võimalikud probleemid toidutaimede leidumusega, ei tasu unustada, et kliimamuutused võivad mõjutada ka konkreetsete taimede levilat ning lõpuks võivad olulist rolli mängida ka kõik teised liikidevahelised interaktsioonid.

Liigikaitselisest seisukohast tasub silmas pidada, et kuigi kliima näib meie liblikafaunat soosivat, on liblikate levikus väga olulisel kohal ka sobivate elupaikade olemasolu. Põhjus, miks võrreldes ülejäänud Euroopaga pole Eestis nii drastilist liikide mitmekesisuse vähenemist oodata (Settele *et al*, 2008), peitub ilmselt ka väiksemas põllumajanduse intensiivsuses ja hõredamas asustatuses, tänu millele on säilinud mitmed olulised looduslikud ja pool-looduslikud elupaigad.

Kokkuvõte

Kliimamuutuste mõju liikide levikule, mitmekesisusele ja fenoloogiale on tõestatud kõikides suuremates taksonoomilistes gruppides. Ülemaailmsetest metauringutest sadade eri liikidega joonistub välja kindel, ennustustega kliimamuutustes ühtiv trend: levilad nihkuvad pooluste suunas ja mäestikes ülespoole ning kevadised fenoloogilised sündmused esinevad varem. Kuna loodusliku mitmekesisuse vähenemine on üks tänapäeva suurim keskkonnakaitseline probleem, on elustikukaitse tegevuskavade väljaarendamiseks vaja teostada laialdast seiret ning leida bioindikaatorliigid, kelle põhjal oleks muutusi lihtsam jälgida ja hinnata. Liblikate sobivusel bioindikaatorliigiks on väga oluline nende populaarsus loodusvaatlejate seas ning tänu sellele juba arvestatava hulga võrdlusteks oluliste vaatlusandmete olemasolu. Ka liblikate ökoloogilised ja füsioloogilised eripärad teevad neist sobilikud mudelorganismid kliimamuutuste mõju uurimisel. Käesolevas töös antaksegi ülevaade viimase aja suundumustest liblikate levilates, vaadeldakse neid kliimamuutuste kontekstis, pööratakse tähelepanu võimalikele alternatiividele ning arutletakse muutuste looduskaitseliste aspektide üle. Lisaks tehakse ülevaade Eesti liblikate arvukuse muutustest ning hinnatakse neid võimalike kliimastenaariumide põhjal.

Ka liblikate areaalides on registreeritud ilmset levilate laienemist pooluste suunas ning suurematele kõrgustele, trendiks on ka areaalide kahanemine. Kõigil töös toodud näidetel on seos kliimaga: toimunud muutused on ühtinud temperatuuride tõusu, isothermid nihkumise ja lumikatte õhenemisega. Kui ülemaailmsete metaanalüüside põhjal on liikide areaal keskmiselt 6,1 km pooluste suunas nihkunud, siis liblikate levila Soomes on keskmiselt koguni 59,9 km põhja suunas nihkunud. Kõigusoojaste loomadena mõjutab kliima liblikaid nii otseselt kui kaudselt ning areaalimuutusi tingivad nii vajadus elumuse säilitamiseks optimaalse temperatuuri järele kui teisevad fenoloogilised suhted teiste liikidega. Erinevate elukäigutunnustega liblikaliigid ning vahel isegi populatsioonid ja üksikisendid reageerivad muutustele erinevalt. Suurimad probleemid muutustega sammu pidamiseks tekivad spetsialistidest kehva levikuvõimega liikidel, kelle fenoloogiline plastilisus või võime evolutsioneeruda levikupiiranguid ületavas suunas pole piisavad. Soomes on täheldatud, et juba praegu kuuluvad kehva levikuvõimega liblikad ohustatud liikide hulka ning mitteohustatud liblikate areaalid on võrdlusena palju edukamalt põhja suunas liikunud.

Selle töö raames on käsitletud peajaslikult vaid kliimamuutuste seost liblikate areaalimuutustega ning elupaikade fragmenteeritust on vaadeldud koos kliima teisenemisega. Sobilike elupaikade killustatus raskendab veelgi kliimamuutustega sammu pidamist. Paljudes

piirkondades võib elupaikade hävimine aga niivõrd palju olulisem tegur olla, et võimalikud positiivsed või negatiivsed kliimamõjud muutuvad tähtsusetuks. Igal juhul tuleb looduskaitse seisukohast panustada ressursse elupaigavõrgustike parendamiseks, et liblikad vajalikke levikunihkeid kaasa teha suudaksid. Kaitsealade loomisel tuleb arvestada ka territooriumidega, mis veel liigi levilasse kuuluda ei pruugi, kuid ennustatud areaalinihete korral tõenäoliselt asustatakse.

Ülemaailmse elurikkuse kahanemise probleemi kõrval näib Eesti liblikafauna töös analüüsitud allikate põhjal pigem mitmekesisestunud olevat. Kuna ükski liblikaliik siin oma lõunapiirile ei jõua, siis saab peamiselt täheldada, kuidas üldise pooluste suunas nihkuvate areaalide trendiga on liigid arvukamaks muutunud. Lisaks on töös toodud välja mõned liblikaliigid, kes kirjeldatud tendentse arvestades veel meie aladele jõuda võiksid.

Summary

Recent changes in distribution of butterflies and their causes in the light of climate change

The impact of the ongoing climate change to species' distribution, diversity and phenology has been proven in all larger taxonomic groups. Worldwide meta-analyses of hundreds of different species show a definite trend that coincides with the climate change: habitat ranges are shifting towards the poles and higher in the mountains, the phenological events in spring are advanced. As the loss of biodiversity is one of the biggest environmental problems today, large-scale monitoring needs to be conducted in order to find species that act as bioindicators, based on which the changes can be more easily tracked and evaluated. What makes convenient bioindicators of butterflies, is their popularity among the naturalists that provides a considerable amount of monitoring data that can be used for comparisons. Also, the ecological and physiological traits of butterflies make them good bioindicators for investigating the climate change. The present thesis gives an overview of the recent trends in butterfly distribution in the light of the climate change. Also, possible alternatives and aspects of conservation are discussed. In addition, an overview of changes in the abundance of Estonian butterflies is given and discussed in connection with possible climate scenarios.

Obvious poleward and upward shifts in the habitat ranges along with decreases in the distribution are registered also for butterflies. All examples provided in the thesis are related to climate: the distributional changes have coincided with the increase in temperatures, the shifting of isotherms and thinning of the snowpack. The worldwide meta-analyses show that the habitat range of the species has, on the average, shifted 6,1 km polewards, but the butterfly distribution in Finland has shifted even 59,9 km northwards. Since butterflies are poikilotherms, climate has both a direct and an indirect impact on them: changes in their distribution are caused by the need to maintain their optimal temperature and also by shifts in phenological relations between interacting species. Responses to altering conditions vary between butterfly species with different life-history traits, even populations and individuals may sometimes react differently to change. Specialist species with poor dispersal ability have the biggest difficulties in coping with the changes as their phenological plasticity or ability to evolve towards exceeding the dispersal constraints is limited. It appears from the studies conducted in Finland that species that have already been classified as threatened, have also

poor dispersal abilities, whereas non-threatened species have been much more efficient in shifting their habitat ranges northwards.

The thesis focus on the effects of the climate change on the butterfly distributions. Habitat fragmentation is observed only in the context of altering climate. It has been suggested that the fragmentation of suitable habitats hinders keeping pace with the climate change even more. However, in many areas the habitat loss may actually be that much more critical factor (on species distribution) that the possible positive or negative climate impact becomes insignificant. In order for butterflies to make the essential distributional shifts, conservation and development of habitat network is needed. When establishing nature reserves, it is also important to take into account the areas not yet belonging to species habitat range that, in case of predicted distributional shifts, would probably be colonised.

Relying on sources used in current thesis, Estonian butterfly fauna seems to have become more diverse, as opposed to the global loss of biodiversity. As none of the local butterfly species reach here its southernmost range limit, we can expect to observe an increase in the number of butterfly species. The thesis also mentions some butterfly species that, considering described tendencies, should colonise Estonia in the future.

Tänuavaldus

Tahan siiralt tänada Toomas Tammaru asjatundliku juhendamise ja minu tööle pühendatud aja eest! Olen väga tänulik Ave Liivamägile, et jõudsin käesoleva töö temaatikani ning ka abi eest töö algusfaasides.

Lisaks tänan Kristi Sobakut ja Alo Ailti ning Siiri Sobakut keelelise abi eest!

Kasutatud kirjandus

- Altermatt, F.** (2010). Tell me what you eat and I'll tell you when you fly: diet can predict phenological changes in response to climate change. *Ecology Letters*, 13: 1475–1484
- Brooker, R.W., Travis, J.M.J., Clark, E.J., Dytham, C.** (2007). Modelling species' range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology*, 245: 59–65
- Buckley, J., Butlin, R.K., Bridle, J.R.** (2012). Evidence for evolutionary change associated with the recent range expansion of the British butterfly, *Arícia agestis*, in response to climate change. *Molecular Ecology* 21: 267–280
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D.** (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333: 1024–1026
- Cormont, A., Jochem, R., Malinowska, A., Verboom, J., WallisDeVries, M.F., Opdam, P.** (2012). Can phenological shifts compensate for adverse effects of climate change on butterfly metapopulation viability? *Ecological Modelling*, 227: 72–81
- Crozier, L.** (2003). Winter warming facilitates range expansion: cold tolerance of the butterfly *Atalopedes campestris*. *Oecologia*, 135: 648–56
- Crozier, L.** (2004). Warmer winters drive butterfly range expansion by increasing survivorship. *Ecology* 85: 231–41
- Dapporto, L., Dennis, R.L.H.** (2012). The generalist–specialist continuum: Testing predictions for distribution. *Biological Conservation*, 157: 229–236
- de Heer, M., Kapos, V., ten Brink, B.J.E.** (2005) Biodiversity Trends & Threats in Europe development and test of a species trend indicator for evaluating progress towards the 2010 target. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360: 297–308. Kaudne viide tööst: Pp: 12 .Settele, J., Kudrna, O., Harpke, A., Kühn, I., van Swaay, C., Verovnik, R., Warren, M., Wiemers, M., Hanspach, J., Hickler, T., Kühn, E., van Halder, I., Veling, K., Vliegenthart, A., Wynhoff, I., Schweiger, O. (2008) *Climatic Risk Atlas of European Butterflies*. Bulgaria, Pensoft Publishers
- Descimon, H., Bachelard, P., Boitier, P., Pierra, V.** (2005). Decline and extinction of *Parnassius apollo* populations in France – continued. *Sisaldus*: Pp:114–115. Kühn, E., Feldmann, R., Thomas, J., Settele, J. (2005) *In Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe. Volume 1: General Concepts and Case Studies. Proceedings of the Conference held in UFZ Leipzig, 5-9th of December, 2005*

- Friberg, M., Wiklund, C.** (2010). Host-plant-induced larval decision-making in a habitat/host-plant generalist butterfly. *Ecology*, 91: 15–21
- Hill, J.K., Thomas C.D., Lewis O.T.** (1999a). Flight morphology in fragmented populations of a rare British butterfly, *Hesperia comma*. *Biological Conservation*, 87: 277-284.
- Hill, J.K., Thomas, C.D., Huntley, B.** (1999b). Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. *Proceedings of the Royal Society B*: 1197-1206
- Hodgson, J.A., Thomas, C.D., Oliver, T.H., Anderson, B.J., Brereton, T.M., Crone, E.E.** (2011). Predicting insect phenology across space and time. *Global Change Biology*, 17: 1289–1300
- Johnson, T., Dozier, J., Michaelsen, J.** (1999). Climate change and Sierra Nevada snow-pack. *IAHS Publ.* 256:63–70. Kaudne viide tööst: *Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 637–69
- Jordano, D., Retamosa, E.C., Fernandez, H.** (1991). Factors facilitating the continued presence of *Colotis evagore* (Klug 1829) in southern Spain. *J. Biogeogr.* 18:637–46. Kaudne viide tööst: *Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 637–69
- Jürivete, U., Õunap, E.** (2008). Eesti liblikad. Kataloog. Estonian Lepidoptera. Catalogue. *Tallinn: Eesti Lepidopteroloogide Selts*
- Jürivete, U., Kaitila, J., Kesküla, T., Nupponen, K., Viidalepp, J., Õunap, E.** (2000). Eesti liblikad. Kataloog. Estonian Lepidoptera. Catalogue. *Tallinn: Eesti Lepidopteroloogide Selts*
- Kudrna, O., Harpke, A., Lux, K., Pennerstorfer, J., Schwieger, O., Settele, J., Wiemers, M.** (2011). Distribution Atlas of Butterflies in Europe. *Halle: Gesellschaft für Schmetterlingsschutz e.V.*
- Lenoir, J., Svenning, J.-C.** (2013). Latitudinal and elevational range shifts under contemporary climate change. *Levin, S. (Ed.), Encyclopedia of Biodiversity. Elsevier Science Publishing Co Inc, Waltham.*
- Mattila, N., Kaitala, V., Komonen, A., Paivanen, J., Kotiaho, J.** (2011). Ecological correlates of distribution change and range shift in butterflies. *Insect Conservation and Diversity*, 4: 239-246

- Nylin, S.** (1988). Host plant specialization and seasonality in a phytophagous butterfly, *Polygonia c-album* (Nymphalidae). *Oikos* 53:381–86. Kaudne viide tööst: *Singer, M. C., Parmesan, C. (2010) Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 365: 3161-3176*
- Parmesan, C.** (1996). Climate and species range. *Nature* 382:765-766
- Parmesan, C.** (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 37: 637–69*
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hillik, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W. J., Thomas, J. A., Warren, M.** (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature, 399: 579-583*
- Parmesan, C., Yohe, G.** (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature, 421: 37-42*
- Pateman, R.M., Hill, J.K., Roy, D.B., Fox, R., Thomas, C.D.** (2012). Temperature-Dependent Alterations in Host Use Drive Rapid Range Expansion in a Butterfly. *Science, 336: 1028-1030*
- Pöyry, J., Luoto, M., Heikkinen, R. K., Kuussaari, M., Saarinen, K.** (2009). Species traits explain recent range shifts of Finnish butterflies. *Global Change Biology, 15: 732–743*
- Roy, D. B., and T. H. Sparks.** 2000. Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology, 6:407-416.*
- Scriber, J.M., Lederhouse, R.C.** (1992). The thermal environment as a resource dictating geographic patterns of feeding specialization of insect herbivores. *In Effects of Resource Distribution on Plant-Animal Interactions, ed. MR Hunter, T Ohgushi, PWPrice, pp 429–66. New York: Academic.* Kaudne viide tööst: *Singer, M. C., Parmesan, C. (2010) Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 365: 3161-3176*
- Settele, J., Kudrna, O., Harpke, A., Kühn, I., van Swaay, C., Verovnik, R., Warren, M., Wiemers, M., Hanspach, J., Hickler, T., Kühn, E., van Halder, I., Velling, K., Vliedenthart, A., Wynhoff, I., Schweiger, O.** (2008) Climatic Risk Atlas of European Butterflies. Bulgaria, Pensoft Publishers

- Singer, M. C., Parmesan, C.** (2010) Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365: 3161–3176
- Šulcs, A., Viidalepp, J.** (1973). Verbreitung der Großschmetterlinge im Baltikum. *Dtsch. Ent. Z. N.F.*, 21:353–403
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira De Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Van Jaarsveld, A. S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., Williams, S.E.** (2004). Extinctionrisk from climate change. *Nature*, 427: 145–148
- Thomas, J. A.** (2005). Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360: 339–357
- WallisDeVries, M.F., Van Swaay, C.** (2006). Global warming and excess nitrogen may induce butterfly decline by microclimatic cooling. *Global Change Biology*, 12: 1620–1626
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F.** (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389–395
- van Nouhuys, S., Lei, G.C.** (2004). Parasitoid–host meta-population dynamics: the causes and consequences of phenological asynchrony. *Journal of Animal Ecology*, 73: 526–535
- van Swaay, C., Warren, M., Lois, G.** (2006). Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 10: 189–209
- van Swaay, C., Van Strien, A.J., Julliard, R., Schweiger, O., Brereton, T., Heliölä, J., Kuussaari, M., Roy, D., Stefanescu, C., Warren, M.S., Settele, J.** (2008) Developing a methodology for a European Butterfly Climate Change Indicator. *Report VS2008.040, De Vlinderstichting, Wageningen.*
- van Swaay, C., Cuttelod, A., Collins, S., Maes, D., López Munguira, M., Šašić, M., Settele, J., Verovnik, R., Verstrael, T., Warren, M., Wiemers, M. and Wynhof, I.** (2010). European Red List of Butterflies. *Luxembourg: Publications Office of the European Union.*

- Warren, M. S., Hill, J.K., Thomas, J.A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D.B., Telfer, M. G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S.G., Greatorex-Davies, J.N., Moss, D., Thomas, C.D.** (2001). Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, 414: 65-9
- Wilson, R., J., Gutiérrez, D., Gutiérrez J., Martínez, D., Agudo, R., Monserrat, V.J.** (2005). Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, 8: 1138–1146
- Viidalepp, J., Remm, H.** (1996). Eesti liblikate määraja. Tallinn, Valgus
- Virtanen, T., Neuvonen, S.** (1999). Climate change and macrolepidopteran biodiversity in Finland. *Chemosphere: Global Change Science*, 1: 439-448

Internetiallikad:

- 1. eElurikkus:** Põhja-tõmmusilmik. Kättesaadav internetist: http://elurikkus.ut.ee/kirjeldus.php?lang=est&id=12153&rank=70&id_puu=12153&rank_puu=70 (01.05.2014)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kerttu Sobak (13.03.1991)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Hiljutised muutused päevaliblikate areaalides ja nende põhjused kliimamuutuste valguses“, mille juhendaja on Toomas Tammaru.
 - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus 22.05.2014