

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Sten Saare

Hoiatusvärvuse mitmekesisus kimalastel

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Villu Soon

Tartu 2024

Infoleht

Hoiatusvärvuse mitmekesisus kimalastel

Kimalastel on hästi välja arenenud kaitsemehhanism, milleks on värvus. Nende ere värvus paistab kaugelt silma ja paljud kiskjad on õppinud neid selle põhjal vältima. Kiskjatele ohutud putukad teistest seltsidest on hakanud kimalaste värvust matkima, et kiskjad ka neist eemale hoiaks. Selle tulemusena kahaneb hoiatussignaali efektiivsus mingil alal, olenevalt sellest, kui palju seal matkivaid liike on, sest kiskja saab aru, et see värvitüüp tegelikult ei ole ohtlik. Kimalased peavad oma värvivarieeruvust tõstma, et nende hoiatusvärvus oleks jälle efektiivne. Töö eesmärk oli uurida, mis seos on liigirikkusel ja värvimustri tüübil kindlal alal. Plaanis oli uurida terve maailma, kuid materjalide puudumise pärast keskendusin Euroopale. Tulemuseks sain, et värvimustrite arvukus ei ole puhtalt seotud liigirikkusega. Nende seost tingib tõenäoliselt kõige rohkem matkivate liikide arvukus ja kiskjate võime värvimustreid õppida.

Märksõnad: Aposematism, kimalased, mimikri

Diversity of warning colour in bumblebees

Bumblebees have a well-developed defence mechanism, which is colour. Their bright colouring stands out from a distance and many predators have learned to avoid them on this basis. Insects from other species that are harmless to predators have begun to mimic the colour of bumblebees to deter predators. As a result, the effectiveness of a warning signal in an area will diminish, depending on how many mimicking species there are, because the predator will realise that the colour type is not actually dangerous. Bumblebees need to increase their colour variability to make their warning colour effective again. The aim of the work was to investigate the relationship between species richness and the type of color pattern in a specific area. The plan was to explore the whole world, but due to lack of materials, I focused on Europe. I concluded that the abundance of color patterns is not purely related to species richness. Their relationship is probably driven most by the abundance of mimicry species and the ability of predators to learn color patterns.

Keywords: Aposematism, bumblebees, mimicry

Sisukord

Infoleht.....	3
1 Sissejuhatus.....	5
2 Putukate kehavärvused.....	6
2.1 Aposemaatiline värvus putukatel.....	8
2.2 Mimikri.....	9
3 Aposemaatiline värvus kimalastel.....	12
3.1 Mülleri mimikri kimalastel.....	15
3.2 Kimalasi matkiv Bates'i mimikri.....	17
4 Tulemused ja arutelu.....	18
Kokkuvõte.....	23
Tänuavaldus.....	24
Kasutatud kirjandus.....	25
Lisade 1 – 3 viited.....	27
Lisad.....	29
Lihtlitsents.....	32

1 Sissejuhatus

Putukate värvus on neile oluline kaitsemehhanism ja mängib rolli ka sugulisel valikul. Inimesed kasutavad putukate värve selleks, et putukaid looduses ära tunda ning kirjeldada putukat ümbritsevat keskkonna ja kindla isendi kvaliteeti. Iseloomulikult eredad värvused viitavad aposematismile ehk hoiatusvärvusele. Ühed paremini uuritud hoiatusvärvidega putukad on kimalased. Kimalased on ka ühed tähtsamad tolmeldajad, mille tõttu on nende järjepidev uurimine väga kasulik ja ka oluline. Kimalaste üheks põhitunnuseks on nende kehal olevad pikad ja üldiselt ereda värviga karvad (Williams 2007). Umbes sajand tagasi leiti, et eri liiki kimalased võivad värvimustrite poolest üksteisega sarnaneda, aga ka liigisiselt vägagi varieeruda. Kimalased kasutavad oma värvust hoiatussignaalina, et anda röövloomale teada, et ta ei kõlba söömiseks. Röövloomad peavad need tunnused selgeks õppima, mistõttu on oluline, et need värvid eristuksid meeldejäädvalt. Ohtlikel putukatel on ka palju jäljendajaid. Need jäljendajad ainult näevad välja ohtlikud, kuigi neil tegelik kaitsemehhanism puudub. Käesoleva bakalaureusetöö eesmärk on anda ülevaade putukate värvuste olemusest ning püüda selgitada, kuidas kasutavad putukad ära hoiatusvärve. Põhjalikumalt uurin kimalaste värvimustrit ning nende arvu ja levikut kindlates piirkondades. Samuti uurin, kuidas on värvimustrite tüübid seotud liigirikkusega ning mis võivad olla peamised tegurid, mis suunavad erinevate värvimustri tüüpide arvukust mingis kindlas asukohas.

2 Putukate kehavärvused

Looma värvusel on mitmeid funktsioone. Värvus on seotud loomade kaitsemehhanismidega, on märguandeks teistele ja aitab kohaneda muutlike välistingimustega. Erinevate värvustega loomakestad võivad olla erinevate omadustega. Tumedate pigmentidega kestad on üldiselt paksemad, mille tõttu on putukas paremini kaitstud erinevate patogeenide eest. Tumedad putukad võivad olla ka paremini kaitstud UV-kiirguse eest. Putukad kasutavad värvust ka kamuflaažiks ehk varjevärvuseks või vastupidiselt aposemaatiliselt ehk hoiatusvärvuseks. Varjevärvus aitab putukal sisse sulanduda ümbritsevasse keskkonda, mis on üks peamistest kohastumustest, et end kiskjate eest peita või kiskjal ennast varjata saaklooma varitsedes. Hoiatusvärvustega annab loom teada, et ta on ohtlik. Kehavärvused on mõnel liigil olulised ka sugulisel valikul. Kärjeherilaste (*Polistes* sp.) sugulise valiku uurimisel on leitud, et kärjeherilased valivad kaaslaseid värvi järgi. Näiteks liigil *Polistes simillimus* oli seda suurem võimalus kaaslasi leida, mida rohkem tal musti pigmendi laike oli (Badejo et al. 2020).

Enamik putukaid on värvilised, sest nende pigmendid, kitiinist pinna struktuur või nende kahe kombinatsioon peegeldavad ja neelavad eri lainepikkusega valgust erinevalt. Putukatele võivad värvuse anda mitmed eri tüüpi pigmendid, näiteks melaniinid, karotenoidid, pteriinid ja sapipigmentid. Melaniinid tekitavad musta või punakaspruuni värvust, sapipigmentid rohekaid ja sinakaid varjundeid ning karotenoidid, pteriinid ja ommokroomid annavad putukatele punaseid, oranže ja kollaseid toone. Mõned hooghännalised, kärbselised ja mardikalised suudavad ka ise valgust kiirata, seda nähtust nimetatakse bioluminestsentsiks. Pigmentid jagunevad oma paiknemise poolest kolmeks: kutikulaarne, epidermaalne ja subepidermaalne ehk pigmendid võivad putukatel asuda nii nende sees kui ka väljas. Kõigil putukatel ei ole pigmente ja nende värvus tuleneb nende kitiini struktuurist. Seda nimetatakse struktuurvärvuseks, mis tekib, kui valgus murdub kitiinkatte peenikestes vagudes ja ribides. See annab mõndadele mardikalistele ja liblikalistele nende metalsed toonid.

Putukate värvus võib nende elutsükli jooksul muutuda. Kui nukust koorub valmik, siis tema värviga seotud pigmendid kogunevad või lagunevad, muutes putuka värvust. Värvuse muutus võib olla seotud ka keskkonnatingimustega, sõltudes näiteks valgusest ja kliimast. Niiskemas kliimas olid Austraalia sipelgad *Iridomyrmex purpureus* neile omase

punakaspruuni värvusega, aga kuivemas kliimas olid sama liigi sipelgad sinakama varjundiga (Greenslade 1976). Peale valguse ja kliima mõjutab putukate värvust ka keskkonnasaaste. Saastatud keskkonnas elavate putukate värvimuutust saaks kasutada mitteinvasiivse bioindikaatorina (Skaldina ja Sorvari 2019). Karukuklasel (*formica lugubris*) on palju heledam pea, kui keskkonnas on palju raskemetalle. Sarnaselt mõjutab keskkond ka liht-maaherilast (*Vespula vulgaris*). Tööstusparkides on õhus palju metallioone, mille tõttu on herilase pea heledam kui puhtas looduses elava isendi oma.

2.1 Aposemaatiline värvus putukatel

Aposematism ehk hoiatusvärvus on mõnedel loomadel levinud kaitsemehhanism, millega loom hoiatab kiskjat, et ta on mürgine või üleüldiselt ebameeldiv rünnata ja süüa. Evolutsioonilises kontekstis on aposematism pigem vastuolus loogikaga, et looduses elav saakloom ei taha kiskjale silma paista. On võimalus, et hoiatusvärvusega loom sureb uues keskkonnas enne välja, kui kiskja õpib teda vältima (Briolat et al. 2019).

Ajalooliselt seostati loomade eredaid värvusi peamiselt sugulise valikuga, seda eriti lindude puhul, näiteks emased aed-karmiinleevikesed (*Carpodacus mexicanus*) eelistasid valikuvõimalusel näidata üles huvi pigem erkpunase värvusega isaste aed-karmiinleevikeste vastu kui helekollase värvusega isaste isendite vastu, sõltumata nende isendite teistest tunnustest (Hill 1990). Seejärel täheldasid Charles Darwin ja Alfred Russell, et ka röövikud on erksa värvusega, kuigi neil ei esine sugulist valikut, seega pidi olema mingi teine põhjus, miks röövikud kiskjatele silma tahavad paista. Selleks põhjuseks on aposematism. Nüüdseks on teada, et aposematism seotud mitte ainult värvusega, aga ka spetsiifilise lõhna ja häälega, millega saakloom kiskjat eemale peletab ning mõnel liigil on korraga isegi mitu sellist signaali, millega rohkem kiskjaid eemal hoida (Rowe ja Halpin 2013).

Hoiatussignaalide tõhusus tõuseb nende arvukuse ja sageduse kasvuga (Skelhorn, Halpin ja Rowe 2016). Aposematismiga seotud kaitsemehhanismid aitavad kiskjatel õppida, et mitte süüa sellise värvuse, lõhna või häälega saaki. Aposematism on näiteks paljudel vihmametsas elavatel konnadel, nagu näiteks ülemsugukond *Dendrobatoidea*, liik *Dendrobates tinctorius*, liblikalistel (*Lepidoptera*) eriti koerlibliklased (*Nymphalidae*) perekonnast selvaliblikas (*Heliconius*), näiteks liik *Heliconius numata*, maolistel (*Serpentes*), liik *Micrurus surinamensis*, mardikalised (*Coleoptera*) ja lutikalised (*Heteroptera*), näiteks seitsetäpp-lepatriinu (*Coccinella septempunctata*) ja punalutikas (*Pyrrhocoris apterus*) ja astlalised (*Aculeata*), näiteks talukimalane (*Bombus hypnorum*). (Rojas, Valkonen ja Nokelainen 2015).

Kokkuvõttes on aposematismil kaks komponenti. Esimeseks komponendiks on hoiatussignaal, milleks võib olla ere, silmapaistev värvus või kindel lõhn ja hää, mida

kiskja tunneb, kuuleb või näeb juba kaugelt. Efektiivne hoiatussignaal on kiiresti õpitav, jääb hästi meelde ja paistab looduses hästi silma. Teiseks komponendiks on loomal mingi kaitsemehhanism, mis käib hoiatussignaaliga kaasa, ehk saakloom ei eksita kiskjat, vaid teda tõesti on ebameeldiv või isegi ohtlik süüa, näiteks mürgisus. Mesilaslastel on selge aposemaatiline värvus. Olenevalt liigist on nende värvimuster must kollaste, oranžide või punaste triipudega. Need värvid on laialt levinud ka teistel aposemaatiliste tunnustega liikidel, kuna need paistavad looduses hästi silma. Looduses on palju rohelisi taimi, mille tõttu on punane ja kollane tugeva kontrastiga. Punast ja kollast on paremini näha varjus ja ka valguses kui muid toone. Aposemaatilistel tunnustel on siiski palju variatsioone ehk kõik liigid ei näe ühesugused välja. Need variatsioonid on tingitud keskkonnast ja kiskjatest. Hoiatussignaalid võivad ka evolutsiooniliselt areneda või ka lühiajaliselt muutuda. Arengu võib tuua esile suguline valik, lühiajalisi muutusi aga toitumine ja kehatemperatuur.

2.2 Mimikri

Mimikri on looduses esinev nähtus, kus üks liik matkib teist liiki. Hoiatusvärviga või muu sellise tunnusega isendeid peaks efektiivseks mimikriks looduses esinema võimalikult palju, et kiskjad õpiks kiiresti need tunnused selgeks ja väldiks neid liike.

Kaks enam levinud mimikri tüüpi on Mülleri mimikri (Joonis 1) ja Batesi mimikri. Mülleri mimikri ehk konvergens tähendab seda, et kaks või enam kaitsemehhanismiga liiki näevad väga sarnased välja, mis teeb hoiatussignaali efektiivsemaks ja mitte ainult üks liik ei kannata kiskluse all, vaid see on kõikide vahel ühtlaselt ära jagatud. Nii õpivad kiskjad kiiremini selle signaali ära ja vähem ühe liigi isendeid saavad kiskja saagiks (Müller 1878). Paljud kimalased kasutavad Mülleri mimikrit, et olla paremini kohastunud mingi keskkonnaga ja vähem teistest saakloomadest erineda. Joonisel 1 on näited, kuidas võib Mülleri mimikri looduses väljenduda. Kaks putukat võivad välimuselt välja näha väga sarnased, isegi kui nad on erinevatest sugukondadest. Mardikalisel ja liblikalisel on mõlemal arenenud aposemaatiline värvus, mis hoiatab kiskjat, et teda on kõlbmatu süüa (Sherratt 2008).

Teine mimikri tüüp on Batesi mimikri, kus ohutu liik sarnaneb välimuselt mõnele ohtlikule liigile. Batesi mimikrit kasutavad liigid on sisuliselt parasiidid, ehk nad ei kuluta

kaitsemeetmete jaoks energiat ja loodavad kaitseks neile sarnaste ohtlike liikide halvale mainele kiskjate seas (Bates 1862).

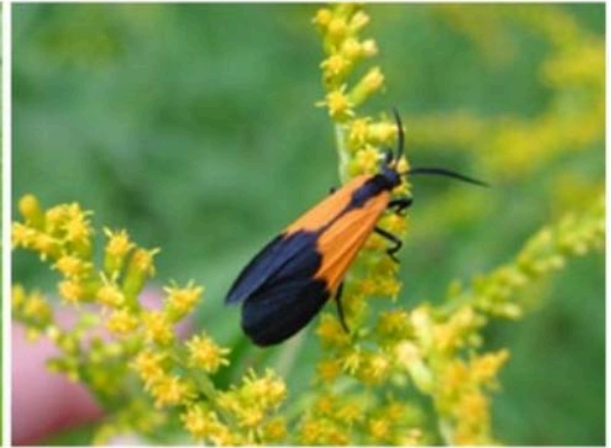
Veel on levinud ka kaks liigisisest mimikrit, automimikri ehk Broweri mimikri ja *dual sex-limited* mimikri. Automimikri ehk Broweri mimikri tähendab, et erinevatel sama liigi isenditel on erinevad kaitsemeetmed, näiteks isastel kimalastel puudub astel, aga emastel on astel olemas, kuigi mõlema välimus on väga sarnane (Brower, van Brower, ja Corvino 1967). Sisuliselt on Broweri mimikri liigisisene Batesi mimikri. *Dual-sex limited* mimikri puhul jäljendab ühe liigi emane isend teise liigi isendit, aga selle sama liigi isane isend jäljendab hoopis kolmanda liigi isendit (Evans 1968).

Mimikri ei pruugi alati ideaalne olla, mis põhjustab suurt kireva värvuse varieeruvust, kuna kõik liigid ei ole võimelised täpselt imiteerima ohtlike putukate värvust. See võib juhtuda näiteks siis, kui soovitud värvust saavutatakse spetsiifilise dieediga ning mimikrit kasutaval liigil pole enam soodne või isegi võimalik sellist dieeti jätkata. Ebatäiusliku mimikri teket võivad suunata mitmed ökoloogilised tegurid, mis millegi pärast takistavad täisliku mimikri väljendumist. Näiteks kaks sarnase värvusega liiki konkureerivad elukoha pärast. Teist liiki mimikeeriv liik tõrjutakse elukohast välja ning kuna uues elukohas ei ole enam algselt mimikeeritavat liiki, võib eelnevalt täpne mimikri olla uues keskkonnas ebavajalik ning mimikri muutub ebatäiuslikuks. Hoiatusvärvus kaitseb siiski liiki kiskjate eest, aga täpne imiteerimine pole enam määrav. Keskkonnas ei ole täiuslik mimikri nii oluline. Looduslik valik soosib pigem ebatäiuslikku mimikrit, kuna täiuslik mimikri nõuaks loomalt rohkem ressursse, mis ei ole kulutamist väärt, kui soovitud kaitseefekt saavutatakse ka ebatäiusliku mimikriga. Inimsilm on piisavalt arenenud, et näha neid tunnuseid ebatäiuslikuna, kuid looduses on need täiuslikud ja täidavad piisavalt hästi oma eesmärki (Kikuchi ja Pfennig 2013).

(a)



(b)



(c)



(d)



Joonis 1. Näide Mülleri mimikrist. Pildil (a) on näha mardikalist *Porrostoma rhipidius* ja (b) sarnase välimusega liblikalist alamsugukonnast karuslased (*Arctiinae*). Alumistel pildidel on kaks erineva välimusega liblikat alamsugukonnast karuslased, kes jäljendavad liivaherilasi (*Pompilidae*) (Sherratt 2008).

3 Aposemaatiline värvus kimalastel

Kimalased (*Bombus*) kuuluvad mesilaslaste (*Apidae*) sugukonda, kiletiivaliste (*Hymenoptera*) seltsi. Kokku on kimalase liike 250, 15st alam perekonnast. Eluviisi alusel jagatakse nad päriskimalasteks ja kägukimalasteks. Kägukimalased on päriskimalaste pesaparasitidid. Nagu paljud teised mesilaslased, on ka kimalased väga olulised tolmeldajad. Nad on suhteliselt suured, kogukad ja kireva värvimustriga võrreldes teiste putukatega. Sarnaselt kiletiivalistele jaotub kimalaste keha kolmeks: pea, rindmik ja tagakeha. Rindmiku mõlemal küljel on kolm liigestatud jalga. Pea küljes on kaks pikka liigestatud tundlat ja pea kahel küljel suured on liitsilmad, mille vahel üleval kolmnurgana või kolme punktina ühes reas mustad lihtsad täppsilmad. Rindmikule kinnituvad neli tiiba, mis kokku pandult katavad kesk- ja tagaselja. (Rasmont, Ghisbain, ja Terzo 2021).

Kirev värvimuster on hoiatuseks teistele liikidele, mis annab vaenlastele teada, et kimalane on väga mürgine putukas ja tema ründamine võib olla tappev. Ema- ja töökimalased on varustatud mürgiastlaga, mis on tegelikult modifitseeritud muneti. Erinevalt tavalisest munetist tuleb astlast välja tugevat mürki, millega nad ohu korral ennast kaitsevad. Erinevalt meemesilastest puuduvad kimalastel astla külgedel ogad, mille tõttu ei jää kimalane enda vastase sisse kinni ja ei sure kohe peale nõelamist. Isastel kimalastel astel puudub.

Kimalased on kaetud tiheda karvastikuga, mis hoiab väga hästi soojust. See karvastik võib olla liigiti väga erineva värvusega, näiteks must, valge, punane, oranž, hall, kollane, pruun ning kõik vahepealsed toonid. Igale liigile on omane vastav kombinatsioon või kombinatsioonid nendest värvidest. Eesti 21 päriskimalase liiki on värvi järgi grupeeritud kuute erinevasse gruppi. Eestis on 8 pruuni liiki; 3 musta, punase tagakehaga liiki; 4 musta, kahe kollase triibuga liiki; 3 musta, kolme kollase triibuga liiki; 1 varieeruva värvusega liik ja 2 halli liiki (Viik, Mänd 2012).

Kimalaste leviala on väga lai. Kimalasi leidub nii Euroopas, Aasias kui ka Ameerikas. Kõige rohkem leidub kimalasi parasvöötmetistel, arktilistel ja mägistel aladel. Harvemini leidub kimalasi soojematel, troopilistel aladel Kagu-Aasias ning Kesk- ja Lõuna-Ameerikas. Üldjuhul looduslike kimalasi ekvaatorist lõuna pool ei kohta, kuid Ameerika mäestikud võimaldasid muidu Põhja-Ameerikas elavatel kimalastel, levida Lõuna-Ameerikasse, kus mõned liigid on kohastunud elama vihmametsas. Kimalasi ei

leidu looduslikult Austraalias ja enamikel troopilistel aladel, välja arvatud eelmainitud kohtades. Kimalaste liigirikkus on suurim Tiibetist ida pool mägedes ja ka Kesk-Aasia mägedes (Williams 1994). Euroopast on leitud 69 kimalase liiki (Rasmont et al. 2015). Tänu Alpidele on Euroopa kõige liigirikkam piirkond Kesk-Euroopa, näiteks Austriast on leitud 45 liiki kimalasi (Gokcezade jt. 2010).

Kimalastel on ohtralt looduslikke vaenlasi. Nendeks on nii kiskjad, parasiidid kui ka parasitoidid. Arvatavalt on kõige ohtlikumad vaenlased just parasiidid ja parasitoidid ning hüpoteesiks on, et nemad kontrollivad kõige enam kimalaste üldist arvukust. 19. sajandil asustati Inglismaalt Uus-Meremaale 4 kimalase liiki, kes levisid palju edukamalt uues kohas kui vanas, nagu näiteks urukimalane (*B. subterraneus*) ja *B. ruderatus* on Ühendkuningriigis praktiliselt välja surnud, samas on nad Uus-Meremaal väga laialt levinud (Donovan ja Wier 1978). Üheks põhjuseks on see, et nende kimalastega tulid kaasa ainult mõningad parasiidid ehk Uus-Meremaal on võrreldes Inglismaaga kimalaste parasiitide arvukus väga madal. Parasiitide ja parasitoidide täpne mõju kimalastele on suhteliselt hüpoteetiline, sest me teame väga vähe nende ökoloogiast (Schmid-Hempel 1998).

Kimalastel on looduses kiskjaid üsna vähe, parasvöötmes on nendeks enamasti linnud ja ämblikud. Vähesed linnud, nagu näiteks hall-kärbsenäpp (*Muscicapa striiata*) ja mesilasenäpp (*Merops apiaster*) on võimelised kimalasi sööma. Mõned linnuliigid, näiteks rasvatihane (*Parus major*), suudavad kimalasi kinni püüda ainult siis, kui kimalane on mingil põhjusel juba uimane ja seetõttu lihtsasti kinni püütav (Saunders 1907). Kimalasi sööb ka üks suurem röövlind, herilaseviu (*Pernis apivorus*). Herilaseviu kasutab oma tugevaid jalgu, et kimalase pesa maast välja kaevata. Röövlinnul on väga tihke sulestik, mis kaitseb nõelamise eest (Tuule 2015). Enamike ämblike võrgud ei ole piisavalt tugevad, et kimalasi kinni püüda, kuid suuremad ämblikud võivad kimalaste populatsiooni juba päris oluliselt mõjutada (Plath 1934). Lüljaljgsetest (*Arthropoda*) ründavad kimalasi ka paljud liigid sugukonnast röövkärblased (*Asilidae*), kes on võimelised kimalasi õhust kinni püüdma. Põhja-Ameerikas elava röövkärblase *Mallophora bomboides* peamiseks saagiks on kimalased, ennekõike kimalase liik *B. americanorum* (Goulson 2010). Lisaks jäljendab *Mallophora bomboides* kimalase välimust, olles nii-öelda Batesi matkija ehk kiskjatele ohutu liik jäljendab ohtliku liigi välimust, et olla vaenlaste eest kaitstud. Kimalaste silmapaistev hoiatusvärvus peletab enamus putukatoidulisi loomi eemale. Mülleri mimikri, kus kiskjale ohtlikud liigid jäljendavad üksteise hoiatussignaale, tõttu on paljud kimalase

liigid üksteisega väga sarnased. Kõige paremini on seda konvergentsi näha nii Põhja-Ameerikas ja Euroopas kui ka Kashmiris. Selline sarnasus ilmneb puhtalt värvimustris, kuna sarnase välimusega liigid võivad morfoloogiliselt olla suhteliselt erinevad ja kuuluda erinevatesse alamperekondadesse, nagu näiteks *B. rufofasciatus* ja *B. kashmirensis* (Williams 2007).

Kui varem nimetatud kiskjad ründasid pigem üksikisendeid, siis järgmised suuremad imetajad ründavad tervet pesa, nendeks on näiteks mägrad (*Meles meles*), skungid (*Mephitis mephitis*), rebased (*Vulpes vulpes*), mutid (*Talpa europea*), nirkid (*Mustela nivalis*), paljud karihiirlased (*Soricidae* spp.) ja närilised (*Clethrionomys* ja *Microtus*) (Alford 1975).

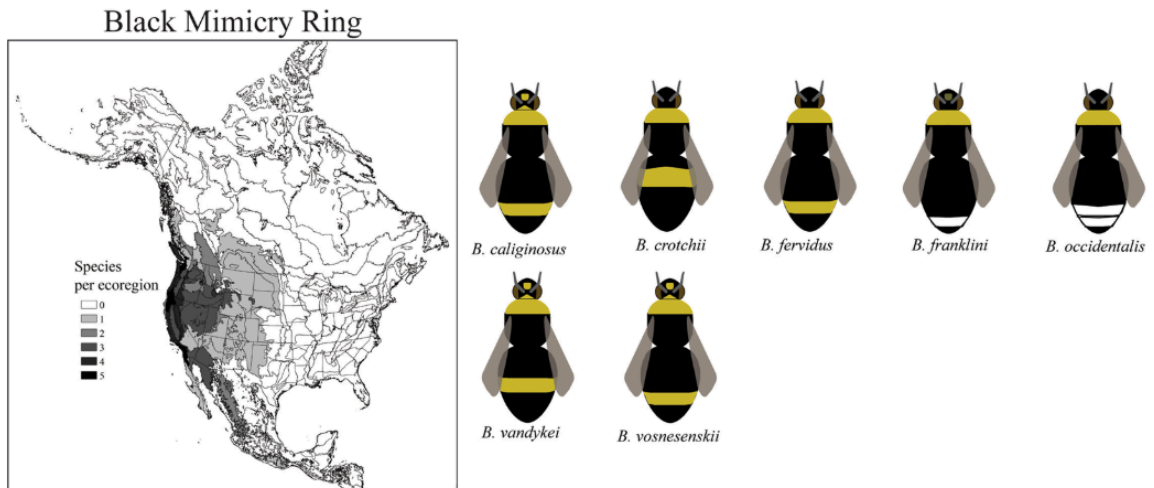
Peale imetajate mõjutab tervet pesakonda ka pesaleedik (*Aphomia sociella*) leediklaste (*Pyralidae*) sugukonnast. Pesaleediku valmik muneb oma munad kimalase pessa ja tema vastsed toituvad kimalase vastsetest. Kimalastel pole väga efektiivseid vahendeid, et võidelda pesaleediku vastsetega ja kui pesaleedikuid on piisavalt palju, siis lihtsalt hävineb terve pesa (Goulson 2010).

3.1 Mülleri mimikri kimalastel

Kimalased on kaetud tiheda karvastikuga, mis on kindla silmapaistva värvuse ja mustriaga. Kimalased paistavad hästi silma ja neid on juba uuritud peaaegu 150 aastat, aga ületamatuks probleemiks on liikide eristamine maastikul. Raskusi tekitab just see, et paljud liigid näevad väga sarnased, vahel isegi identsed välja, mille tõttu on neid esmamulje põhjal võimatu eristada. Olukorra teeb veelgi keerulisemaks liigisisene varieeruvus, näiteks jaanikimalane (*B. humilis*) näeb Eestis välja üleni oranž, aga Türgis on tema tagumine osa must. On ka liike, kelle isendite värvus varieerub väga väikesel alal, nagu näiteks sorokimalane (*B. soroensis*).

Kirjeldatud on vähemalt 427 erinevat värvimustrit umbes 250 kimalase liigil. 241 laiemalt levinud värvimustri tüübil on leitud seos levialaga. Ühte kindlat värvimustrite gruppi võib näiteks leida Ameerikas, kuid teda ei ole Euroopas (Williams 2007). Kõige tumedamad, mustad kimalased elavad enamasti ekvaatori lähistel, sest tume värvus tuleb paremini toime suure hulga UV-kiirgusega. Peamiselt eelistavad mustad kimalased laialehiseid igihaljaid metsi, mis asuvad just troopikas. Kõige heledamad kimalased asuvad pigem keskmistel laiuskraadidel, kus on ka liigirikkus kõige suurem. Heledad kimalased eelistavad laialehiseid lehtpuumetsi ja rohumaid, mis asuvad parasvöötmes. Kolmas grupp kimalasi on need, kelle kehal on tugeva kontrastiga triibud, kes eelistavad elada kõrgematel mägedes ja ka rohumaadel kui ka lehtmetsades (Williams 2007).

Täpsem uuring on tehtud Põhja-Ameerikas. Uuringus analüüsiti emaste kimalaste värvimustreid, kus jagati mustrid välimuse järgi viide gruppi. Igal grupil oli ka oma kindel piirkond. Üks piirkond asub läänerannikul, kus on iseloomulikuks tunnuseks must keha ja kollane kaelus, näiteks *B. caliginosus* (Joonis 2). Lõunas, Mehhikos elavad kimalased on musta värvi ja nende tagumine osa võib olla kas oranž, kollane või valge, näiteks *B. pullatus*. Idarannikul elavatel kimalastel on kollane keha ja must tagaosa, näiteks *B. affinis*. Põhja-Ameerika keskel asub kaks värvigrupi. Ühed on peaaegu üleni kollased, näiteks *B. borealis* ja teistel on keha tagumine osa oranž, näiteks *B. centralis*. Ülejäänud liigid kuuluvad segagruppi, kellel puuduvad selged ühised jooned ja ühine piirkond. (Wilson et al. 2022).



Joonis 2. Idarannikul elavad kimalased on peamiselt musta keha ja kollase kaelaga (Wilson et al. 2022).

3.2 Kimalasi matkiv Bates'i mimikri

Kimalased on looduses niivõrd hirmutavad putukad, et ka teised loomaseeltsid on üritanud nende välimust jäljendada. On päris mitmeid sirelasi, mardikaid ja liblikaid, kes visuaalselt sarnanevad väga kimalastega. Nendel liikidel on olemas efektiivne hoiatussignaal, aga neil puudub reaalne kaitsemehhanism ehk nad on kiskjatele ohutud putukad. Näiteks sirelaste (*Syrphidae*) sugukonda kuuluv kimalas-käpusirelane *Volucella bombylans* (Joonis 3) näeb välja nagu kimalane ning tal on ka mitmeid erinevate värvimustritega värvivorme. Kaks kõige enamlevinut mustrit sellel liigil on must punase tagakeha tipuga ja musta-kollase kirju valge tagakeha tipuga. Nende kahe mustri leviala on positiivselt seotud vastavate kimalase värvimustri levialaga. Mida rohkem on ühes kohas musta kollasega kimalasi seda rohkem on sama mustriga sirelasi. Sama seos on sirelastel kellel on tagakeha tipp punane. (Edmunds ja Reader 2014).



Joonis 3. Vasakul kimalas-käpusirelane (*Volucella bombylans*) ja paremal maakimalane (*Bombus lucorum*)

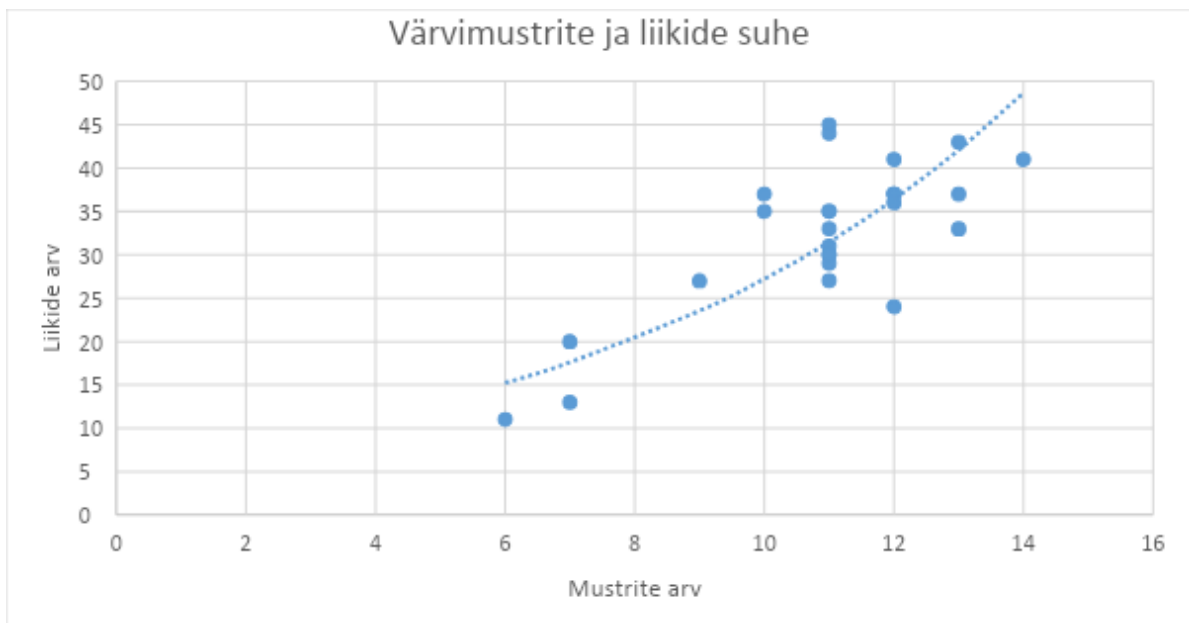
4 Tulemused ja arutelu

Kimalaste värvimustrite ja nende leviku kohta ülevaate saamiseks koostas avaldatud andmete põhjal ülevaatliku tabeli. Teadusartiklitest aga ka veebiallikest ning andmebaasidest kogusin andmeid 48 piirkonna kohta.

Algne plaan oli jaotada kogutud andmed kolme suurema piirkonna alusel: Euroopa, Aasia ja Ameerika (Lisad 1-3). Euroopa jagasin 25 piirkonnaks, nagu näiteks Eesti, Poola ja Saksamaa, aga ka Pürenee mäestik ja Toscana saarestik. Aasia jagasin 11 piirkonnaks, näiteks Nepal, India ja Põhja-Hiina. Ameerika jaotasin üldistatud piirkondadeks, mitte kindlateks riikideks või osariikideks ja neid kohti oli kokku 12. Jaotused tegin vastavalt materjalide olemasolule ja kättesaadavusele. Euroopas on paljudes riikides avaldatud väga häid materjale kimalastest ja üks hiljuti välja antud teos kirjeldab väga hästi kimalaste värvimustreid terves Euroopas (Rasmont, Ghisbain, ja Terzo 2021). Selle tõttu panin antud töös suuremat rõhku just Euroopale. Kuna Aasia ja Ameerika kohta ei leidunud kokkuvõtlikku teost nende liikide värvimustritest, siis nendes piirkondades piirdusin hetkel ainult liiginimestikuga. Kõige liigirikkamad kohad Aasias on Põhja-Hiina (77) ja India (53). Kõige liigivaesemad kohad on Filipiinid, Vietnam, mõlemas kohas ainult 5 liiki, Tais leidub kõigest 2 liiki. Väga huvitav oleks näha Aasias elavate liikide värvimustrite arvu, kuna teadupoolest on siin mimikri väga laialt levinud. Kahjuks need materjalid, mille mina leidsin, ei anna väga häid kirjeldusi antud liikidest, vaid piirduakse liigi nime ja asukohaga. Tuleviku eesmärk oleks leida või ise teha kokkuvõtlik teos Aasia kimalastest, põhirõhk nende värvimustritel. Sarnane probleem on ka Ameerika liikidega.

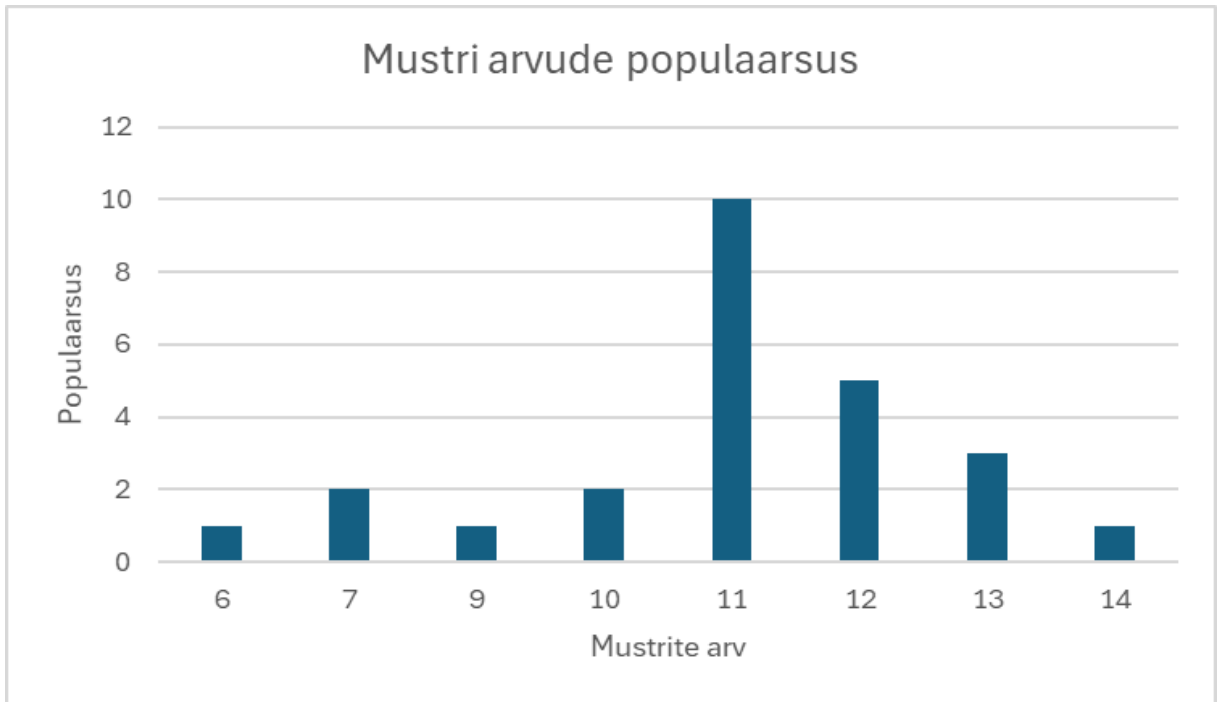
Kokkuvõtlik teos Aasia ja Ameerika kimalastest võimaldaks kategoriseerida antud alade kimalaste mustreid. See on oluline, sest see aitab meil eristada erinevaid mustreid. Ilma selleta võib mõnede värvide puhul jääda vaidlema, et kas nad on üksteisest piisavalt erinevad või mitte. Erinevad riigid kirjeldavad liike omamoodi. Mõned kirjeldavad liiki sõnadega ja panevad kõrvale nii foto kui ka illustreeriva joonistuse (Eesti). Teised teevad lihtsamalt ja ei pane pilte või kirjeldusi (Irimaa), kolmandad lepivad ainult liigi nimega (Tšehhi). Liiginimestiku tegemiseks on need andmed piisavad. Värvuste võrdlemiseks on vaja täpseid ja ühtlaseid andmeid. Kuna Euroopa liikidest on selline teos olemas, siis tegin selle põhjal värvimustrite esinemise tabeli. Tabelis jaotasin liigid visuaalsete värvimustrite alusel põhitüüpideks. Tabelis on märgitud kõik Euroopa liigid ladina keeles ja millisesse

kategooriasse nad kuuluvad. Kategooriaid on kokku 17: Üleni kollane/pruun/oranž; kollane/pruun/oranž ja osalt must; rindmik oranž tagakeha must, tipp valge; üleni must; must tagakeha tipp punane/oranž; must tagakeha tipp valge; must üks kollane triip, tagakeha tipp valge; must, kahe kollase triibuga, tagakeha tipp valge; must, kahe kollase triibuga, tagakeha tipp punane; must, kolme kollase triibuga, tagakeha tipp valge; must, üks kollane triip, tagakeha tipp punane/oranž; must, kolme kollase triibuga, tagakeha tipp punane; rindmik musta ja kollasega, tagakeha valdavalt punane; must, kolme valge triibuga, tagakeha tipp punane; hall; hall, tagakeha tipp punane/oranž; rindmik pruun, tagakeha tribuline. Värvimustrid on kategoriseeritud selle järgi, kuidas inimesed kimalasi näevad. Kimalase kiskja võib näha mustreid palju erinevalt kui meie. Näiteks linnud suudavad näha ka UV-kiirgust, mis võimaldab neil ehk näha putukate värvimustreid, mida inimene eristada ei oskaks (Bennett ja Cuthill 1994).



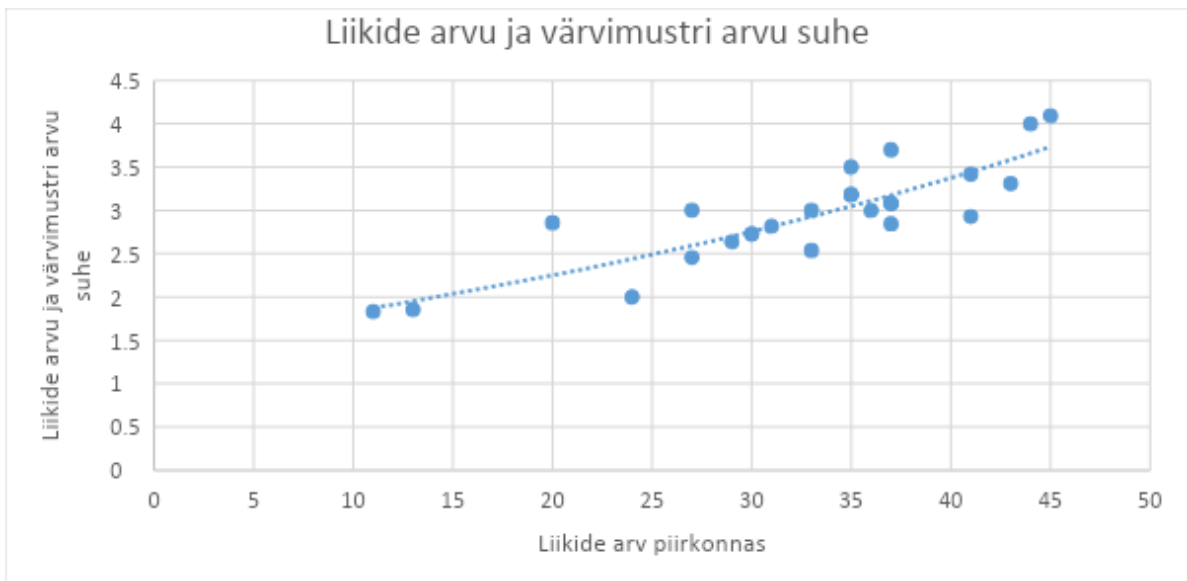
Joonis 4. Euroopa kimalasliikide arvu ja nendel liikidel esinevate erinevate värvimustrite suhe. X-teljel on erinevate mustrite arv ja Y-teljel kimalasliikide arv.

Joonis 4 näitab Euroopa kimalasliikide arvu ja nendel liikidel esinevate erinevate värvimustrite suhet. Joonisel tähistab iga punkt ühte Euroopa riiki. Mustrite arv jääb vahemikku 6 kuni 14 ja liikide arv 11 kuni 45. Jooniselt on näha, et üldiselt, mida rohkem on liike, seda rohkem on erinevaid mustreid. Palju on ka erandeid, mille pärast ei ole seos lineaarne.



Joonis 5. Kimalasliikide erinevate mustrite arvude sagedus. X- teljel mustrite arv ühe piirkonnas ja Y-teljel nende esinemise sagedus.

Joonis 5 näitab, kui mitmes kohas on antud arv mustreid. Jooniselt ilmneb, et 11 on kõige sagedasem mustrite arv, samas jooniselt 4 on näha, et liikide arv 11 mustriga piirkondades võib olla väga erinev. Selliste piirkondade seas on kõige liigivaesem koht Läti 27 liigiga ja kõige liigirikkam koht Austria, kus on 45 liiki. Austria on väga mägine maa, mis teeb ta väga soodsaks elupaigaks kimalastele. Austria suhteliselt väheste värvimustrite tüüpide arvukus võib olla tingitud kiskjate võimest hoomata värvimustreid. Kui on liiga palju mustreid, siis on võimalik, et kiskjad ei seosta igat värvimustrit ohuga ja siiski proovivad süüa mõnda kimalasliiki. Teine võimalus on veel see, et kiskjad ei pruugi näha olemasolevaid mustreid inimestega sarnaselt või näevad mustreid, mida inimsilm ei tuvasta. Selle tulemusena võib olla antud ala liikide arvukuse ja värvimustrite tüüpide arvu suhe teistsugune meie tulemustest.



Joonis 6. Liikide arvu ja värvimustrite arvu seos. X-teljel on liikide arv ühes piirkonnas. Y-teljel ühes piirkonnas oleva liikide arvu ja selle koha värvimustri tüüpide arvu seos.

Joonisel 6 on kujutatud kimalase liikide arvu ühes Euroopa kohas ja nende arvude suhet liikide värvimustri tüüpide arvuga. Iga punkt tähistab ühte Euroopa asukohta. Suhe jääb vahemikku 1.83 – 4.09 ja see suhe kasvab peaaegu lineaarselt.

Kõige vähem erinevaid värvimustreid leidub Toscana saarestikus. Seal on 11 liiki ja ainult 6 mustrit. Kõige värvikirevam koht on Alpid, kus on kokku 41 liiki ja 14 mustrit (Lisa 3). Kõige enim leitud kohti, kus oli värvimustrite arvukus 11. Neid kohti oli kokku 10: Eesti (29 liiki); Austria (45); Rootsi (31); Läti (27); Leedu (30); Bohemia (33); Morava (35); Slovakkia (35); Apenniinid (30) ja Türgi (44) (Lisa 1 – 3). Nende alade keskmine liigirikkus on 33.9, mis tähendab, et iga värvimustri kohta on umbes 3 liiki. Kogu Euroopa keskmine liigirikkus on 32.4 ja keskmine mustrite arv on 10.9, mis teeb iga mustri kohta ligikaudu 3 liiki.

Kuna vastavas piirkonnas on teatud kogus värvimustreid, aga mitte nii palju kui on vastaval alal liike, siis võiks arvata, et nende kahe suhet suunavad kindlad tegurid. Värvimustrite hulga suurenemist võiks tingida Bates'i mimikri ehk väheste mustrite olemasolu teeks matkivate ohutute putukate elu ka lihtsaks ja suureneks vastavat värvi ohutute putukate hulk, mis viib vastava värvimustri tõhususe alla. Kui kimalaste värvimustreid matkivate liikide arv läheb liiga suureks, võivad kiskjad katse ja eksituse meetodil aru saada, et seda värvimustri tüüpi on ohutu süüa ning proovivad süüa ka kimalasi. Selle tagajärjel oleks kimalastele soodne aegamööda oma värvimustrit muuta, et

taastuks toimiv kaitsemehhanism ja et kiskjad tunneksid neid jälle ära ohtlikena. Värvimustrite hulga vähenemist võiks aga tingida kiskjate õppimisvõime piiratus. Kui looduses on ühel alal liiga palju erinevaid liike erinevate värvimustritega, siis ei pruugi kiskja kõiki mustreid ära õppida ja meelde jätta. Kui röövloom ei tea eelneva kogemuse põhjal, kas antud putukas on mürgine või mitte, siis suurema tõenäosusega kiskja siiski ründab putukat. Matkivate putukate olemasolu ja kiskjate õppimisvõimekust mõjutavad looduses veel mitmed teised tegurid ehk kaudselt on ka kimalased mõjutatud. Kuna kimalaste värvus sõltub samuti erinevatest mõjuritest, siis on raske leida kindlat põhjust, miks mõnel alal nii palju mustreid on. Täpse põhjuse leidmiseks oleks vaja teada antud ala tervet konteksti. Ala terviklik ülevaade koosneks selle ala loomade ökoloogiast, sealhulgas kiskjate populatsioonist, kimalaste populatsioonist ja kimalasi jäljendavate loomade populatsioonist. Rolli võiks mängida ka üldine keskkond ning inimtegevus, näiteks asukoha suurus, kui palju on seal inimeste poolt puutumata loodust, kui suur on inimtegevuse mõju ülejäänud aladel, kes või mis kimalastega koos ühel alal elab. Kindlate järelduste tegemiseks oleks vaja veel Aasia ja Ameerika andmeid ka, mida Euroopa omadega võrrelda.

Kokkuvõte

Putukate värvusel on mitmeid funktsioone. Värv on neile kaitseks, aitab neil liigikaaslastega suhelda ja kohaneda välitingimustega. Kuna putukate värvus võib teatud tingimustes muutuda, siis saame me putukaid kasutada keskkonnaindikaatoritena. Mürgised putukad tahavad kiskjale silma paista ja neid mürgisuse eest hoiatada. Selle jaoks neil on mingi signaal, mille röövloom kaugelt ära tunneb ning selleks signaaliks on tihti erk värvus. Looduses on välja kujunenud Mülleri ja Bates'i mimikrit kasutavad jäljendajad, kes matkivad kimalaste värvimustrit. Käesolevas bakalaureusetöös koostasid Euroopa kimalaste värvimustri tüüpide tabeli, mille alusel uurisin, kui palju värvimustreid mingis kindlas Euroopa alas leidub (Lisad 1-3) ning vormistasin tulemuste põhjal kolm joonist (Joonised 4-6). Värvimustrite tüüpide arvukus jäi 6 ja 14 vahele ning kõige populaarsem erinevate värvimustrite arv oli 11, mida leidis kümnel erineval alal. Liigi arvu ja värvimustrite arvu suhe varieerus 1,83 – 4,09 ehk igas kohas oli liikide arv suurem mustrite arvust. Euroopas on keskmiselt ühe värvimustri kohta 3 liiki, kellel see värvimuster esineb. Sellist tulemust võiks põhjustada Bates'i mimikrit kasutavate jäljendajate arvukus ja ka kiskjate võimekus värvimustreid õppida. Mida rohkem on Bates'i jäljendajaid, seda ebaefektivsem on antud värvimustri tüüp ehk kimalased peaksid efektiivseks kaitseks üksteisest rohkem erinema. Kui piirkonnas esineb liiga palju erinevaid värvimustreid, siis ei suuda kiskja kõiki ära õppida. Looduses peaks saavutama tasakaalu jäljendajate arvu ja kiskja õppimisvõime vahel. Tuleviku eesmärk on uurida Aasia ja Ameerika kimalaste värvimustreid, et saada terviklikumat pilti kimalaste värvimustritest ning mustrite arvust nendes piirkondades ja täiustada meie teadmisi kimalastest.

Tänuavaldus

Tahaks tänada oma juhendajat Villu Soont toe ja abi eest. Suured tänud õppetooli juhile, Toomas Tammarule, mõistva suhtumise ja väga suure abi eest. Eritanud elukaaslasele, kes aitas hoida sellel stressirohkel ajal selget pead.

Kasutatud kirjandus

Alford, D. V. 1975. *Bumblebees*. Davis-Poynter.

Badejo, Oluwatobi, Oksana Skaldina, Aleksei Gilev, ja Jouni Sorvari. 2020. „Benefits of Insect Colours: A Review from Social Insect Studies“. *Oecologia* 194 (1): 27–40. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04738-1>.

Bates, Henry Walter. 1862. „XXXII. Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidæ“. *Transactions of the Linnean Society of London* os-23 (3): 495–566. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1860.tb00146.x>.

Bennett, A. T. D., ja I. C. Cuthill. 1994. „Ultraviolet vision in birds: What is its function?“ *Vision Research, The Biology of Ultraviolet Reception*, 34 (11): 1471–78. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)90149-X](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)90149-X).

Briolat, Emmanuelle S., Emily R. Burdfield-Steel, Sarah C. Paul, Katja H. Rönkä, Brett M. Seymoure, Theodore Stankowich, ja Adam M. M. Stuckert. 2019. „Diversity in Warning Coloration: Selective Paradox or the Norm?“ *Biological Reviews* 94 (2): 388–414. <https://doi.org/10.1111/brv.12460>.

Brower, L P, J van Brower, ja J M Corvino. 1967. „Plant poisons in a terrestrial food chain.“ *Proceedings of the National Academy of Sciences* 57 (4): 893–98. <https://doi.org/10.1073/pnas.57.4.893>.

Donovan, B. J., ja S. S. Wier. 1978. „Development of hives for field population increase, and studies on the life cycles of the four species of introduced bumble bees in New Zealand“. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 21 (4): 733–56. <https://doi.org/10.1080/00288233.1978.10427476>.

Edmunds, Malcolm, ja Tom Reader. 2014. „Evidence for Batesian Mimicry in a Polymorphic Hoverfly“. *Evolution* 68 (3): 827–39. <https://doi.org/10.1111/evo.12308>.

Evans, Howard E. 1968. „Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera) IV. Examples of Dual Sex-Limited Mimicry in *Chirodamus*“. *Psyche: A Journal of Entomology* 75:1–22. <https://doi.org/10.1155/1968/76089>.

Gokcezade, J, B.-A Gereben-Krenn, Johann Neumayer, ja Harald Krenn. 2010. „Feldbestimmungsschlüssel für die Hummeln Österreichs, Deutschlands und der Schweiz (Hymenoptera, Apidae)“. *Linzer Biologische Beiträge* 42 (juuli).

Goulson, Dave. 2010. *Bumblebees: Behaviour, Ecology, and Conservation*. 2nd ed. Oxford Biology. Oxford ; New York: Oxford University Press.

- Hill, Geoffrey E. 1990. „Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait“. *Animal Behaviour* 40 (3): 563–72. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80537-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80537-8).
- Kikuchi, David W., ja David W. Pfennig. 2013. „Imperfect Mimicry and the Limits of Natural Selection“. *The Quarterly Review of Biology* 88 (4): 297–315. <https://doi.org/10.1086/673758>.
- Müller, F. 1878. Über die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. *Zoologischer Anzeiger* 1: 54-55.
- Plath, Otto Emil. 1934. *Bumblebees and Their Ways*. Macmillan.
- Rasmont, Pierre, Markus Franzén, Thomas Lecocq, Alexander Harpke, Stuart Roberts, Koos Biesmeijer, Leopoldo Castro, et al. 2015. *Climatic Risk and Distribution Atlas of European Bumblebees. BIORISK ? Biodiversity and Ecosystem Risk Assessment*. Kd 10. <https://doi.org/10.3897/biorisk.10.4749>.
- Rasmont, Pierre, Guillaume Ghisbain, ja Michael Terzo. 2021. *Bumblebees of Europe and neighbouring regions*.
- Rojas, Bibiana, Janne Valkonen, ja Ossi Nokelainen. 2015. „Aposematism“. *Current Biology* 25 (9): R350–51. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.02.015>.
- Rowe, Candy, ja Christina Halpin. 2013. „Why Are Warning Displays Multimodal?“ *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67 (9): 1425–39. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1515-8>.
- Saunders, Edward. 1907. *Wild Bees, Wasps and Ants and Other Stinging Insects*. London, New York: G. Routledge & Sons; E.P. Dutton & Co. <https://books.google.com/books?isbn=1465545646>.
- Schmid-Hempel, R., ja P. Schmid-Hempel. 1998. „Colony Performance and Immunocompetence of a Social Insect, *Bombus Terrestris*, in Poor and Variable Environments“. *Functional Ecology* 12 (1): 22–30. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00153.x>.
- Sherratt, Thomas N. 2008. „The Evolution of Müllerian Mimicry“. *Naturwissenschaften* 95 (8): 681–95. <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0403-y>.
- Skaldina, Oksana, ja Jouni Sorvari. 2019. „Ecotoxicological Effects of Heavy Metal Pollution on Economically Important Terrestrial Insects“, 137–44. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96511-6_7.
- Skelhorn, John, Christina G. Halpin, ja Candy Rowe. 2016. „Learning about aposematic prey“. *Behavioral Ecology* 27 (4): 955–64. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw009>.
- Tuule, Aarne. s.a. „Herilaseviu“. Aasta lind 2015. Vaadatud 21. mai 2024. <https://www.eoy.ee/viu/viud/herilaseviu>.
- Williams, P. H. 1994. „Phylogenetic Relationships among Bumble Bees (*Bombus* Latr.): A Reappraisal of Morphological Evidence“. *Systematic Entomology (United Kingdom)* 19 (4): 327-344. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1994.tb00594.x>.

Williams, Paul. 2007. „The Distribution of Bumblebee Colour Patterns Worldwide: Possible Significance for Thermoregulation, Crypsis, and Warning Mimicry: BUMBLEBEE COLOUR-PATTERN GROUPS“. *Biological Journal of the Linnean Society* 92 (1): 97–118. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00878.x>.

Wilson, Joseph S., Aaron D. Pan, Sussy I. Alvarez, ja Olivia Messinger Carril. 2022. „Assessing Müllerian Mimicry in North American Bumble Bees Using Human Perception“. *Scientific Reports* 12 (1): 17604. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-22402-x>.

Lisade 1 – 3 viidete lingid

1. <https://www.digar.ee/arhiiv/et/download/119770>
2. <https://biodiversityireland.ie/surveys/bumblebee-monitoring-scheme/>
3. <https://www.beelife.org/uk-bumblebee-species/>
4. https://artsdatabanken.no/Pages/231205/Oversikt_over_alle_humler_i
5. <https://fi.wikipedia.org/wiki/Kimalaiset>
6. https://drive.google.com/drive/folders/1hoTqeCmVBhM8711XBumt0EWwETO_iqxe?fbclid=IwAR3axDNtGNAZ31EgMCLmXKDA6mgVr8ODU9plYUibQpFjDtsNLhKMjdS5LbE
7. <https://lv.wikipedia.org/wiki/Kamenes>
8. https://www.researchgate.net/publication/261690444_Kamanes_The_bumblebees
9. https://www.researchgate.net/publication/314869184_A_distribution_atlas_of_bumblebees_in_Poland
10. <http://user.mendelu.cz/apridal/text/016.pdf>
11. <https://wildlifeinfrance.com/bees-in-france/complete-list-of-bumble-bees-in-france>
12. https://www.researchgate.net/publication/314082291_Updated_list_of_bumblebees_Hymenoptera_Apidae_from_the_Spanish_Pyrenees_with_notes_on_their_decline_and_conservation_status
13. <https://www.abejassilvestres.es/resources/bees-guide>
14. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6160786/>
15. https://www.researchgate.net/publication/331261861_The_bumblebee_fauna_of_Greece_An_annotated_species_list_including_new_records_for_Greece_Hymenoptera_Apidae_Bombini

16. https://www.researchgate.net/publication/268303163_New_records_of_bumble_bees_from_the_Northwestern_mountainous_region_of_Greece_Hymenoptera_Apidae
17. <http://www.atlashymenoptera.net/page.aspx?id=103>
18. https://www.researchgate.net/publication/42387353_The_Bumble_Bees_of_Ukraine_Species_Distribution_and_Floral_Preferences

Lisad

Viide	1.	2.	3.	4.	5.	6.				
Liikide arv	29	20	24	35	37	45	37			31
Värvimustrite arv	11	7	12	10	13	11	12		12	11
Riik/piirkond	Eesti	lirimaa	Uhendkuningriik	Norra	Soome	Austria	Sveits	Saksamaa	Rootsi	
<i>Bombus pascuorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus hypnorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus distinguendus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus subterraneus</i>	1		1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus lapidarius</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus ruderarius</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus lucorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus terrestris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus pratorum</i>	1		1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus hortorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus jonellus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus soroensis</i>	1		1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus veteranus</i>	1			1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus sylvorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus schrencki</i>	1				1					
<i>Bombus humilis</i>	1		1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus laesus</i>	1					1				
<i>Bombus muscorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus confusus</i>	1					1				
<i>Bombus cryptarum</i>	1	1		1	1	1				
<i>Bombus semenoviellus</i>	1			1	1	1		1	1	1
<i>Bombus magnus</i>		1	1	1	1	1		1	1	1
<i>Bombus monticola</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus argillaceus</i>						1				
<i>Bombus ruderatus</i>			1				1	1	1	1
<i>Bombus sporadicus</i>	1				1	1				1
<i>Bombus cingulatus</i>					1	1				1
<i>Bombus wurflenii</i>					1	1	1	1	1	1
<i>Bombus consobrinus</i>					1	1				1
<i>Bombus lapponicus</i>					1	1				1
<i>Bombus hyperboreus</i>					1	1				1
<i>Bombus balteatus</i>					1	1				1
<i>Bombus alpinus</i>					1	1	1	1	1	1
<i>Bombus pyrrhopygus</i>					1	1				
<i>Bombus pyrenaicus</i>						1	1	1	1	
<i>Bombus armeniacus</i>						1				
<i>Bombus cullumanus</i>										
<i>Bombus fragrans</i>						1				
<i>Bombus gerstaeckeri</i>						1	1	1	1	
<i>Bombus haematurus</i>						1				
<i>Bombus inexpectatus</i>						1	1	1	1	
<i>Bombus mendax</i>						1	1	1	1	
<i>Bombus mesomelas</i>						1	1	1	1	
<i>Bombus mucidus</i>						1	1	1	1	
<i>Bombus pomorum</i>						1	1	1	1	
<i>Bombus rupestris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus sichelii</i>						1	1	1	1	
<i>Bombus campestris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus bohemicus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus barbutellus</i>	1	1	1		1	1	1	1	1	
<i>Bombus norvegicus</i>	1			1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus sylvestris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus quadricolor</i>	1			1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus vestalis</i>		1	1			1	1	1	1	
<i>Bombus flavidus</i>				1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus maxillosus</i>										
<i>Bombus brodmannicus</i>										
<i>Bombus konradini</i>										
<i>Bombus renardi</i>										
<i>Bombus xanthopus</i>										
<i>Bombus zonatus</i>										
<i>Bombus niveatus</i>										
<i>Bombus deuteronymus</i>										
<i>Bombus mlokosievitzi</i>										
<i>Bombus portschinsky</i>										
<i>Bombus alagesianus</i>										
<i>Bombus erzurumensis</i>										
<i>Bombus incertus</i>										
<i>Bombus handlirschianus</i>										
<i>Bombus sulfureus</i>										
<i>Bombus melanurus</i>										
<i>Bombus brodmanni</i>										
<i>Bombus persicus</i>										
<i>Bombus velox</i>										

Lisa 1. Riigid koos nendes elavate kimalaste ja nende värvimustritega. Jätkub järgmisel ja ülejärgmisel lehel.

Vide	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.		
Liikide arv	27	30	36	33	35	43	37		
Värvimustrite arv	11	11	12	11	11	13	10		
Riik/piirkond	Läti	Leedu	Poola	Bohemia	Morava	Slovakkia	Prantsusmaa	Pürenee mäestik	Pürenee poolsaa
<i>Bombus pascuorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus hypnorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus distinguendus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus subterraneus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus lapidarius</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus ruderarius</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus lucorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus terrestris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus pratorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus hortorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus jonellus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus soroensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus veteranus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus sylvarum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus schrencki</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus humilis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus laesus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus muscorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus confusus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus cryptarum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus semenoviellus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus magnus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus monticola</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus argillaceus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus ruderatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus sporadicus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus cingulatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus wurflenii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus consobrinus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus lapponicus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus hyperboreus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus balteatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus alpinus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus pyrrhopygus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus pyrenaeus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus armeniacus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus cullumanus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus fragrans</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus gerstaeckeri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus haematurus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus inexpectatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus mendax</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus mesomelas</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus mucidus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus pomorum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus rupestris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus sichelii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus campestris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus bohemicus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus barbutellus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus norvegicus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus sylvestris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus quadricolor</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus vestalis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus flavidus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus maxillosus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus brodmannicus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus konradini</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus renardi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus xanthopus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus zonatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus niveatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus deuteronymus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus mlokosievitzi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus portschinsky</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus alagesianus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus erzurumensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus incertus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus handlirschi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus sulfureus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus melanurus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus brodmanni</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus persicus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Bombus velox</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	

Lisa 2. Lisa 1 jätk.

Viide	14.				15.,16.	17.	18.
Liikide arv	41	30	13	11	33	44	41
Värvimustrite arv	14	11	7	6	13	11	12
Riik/piirkond	Alpid	Apenniinid	Itaalia saared	Toscana saaresti	Kreeka	Türgi	Ukraina
<i>Bombus pascuorum</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus hypnorum</i>	1	1			1		1
<i>Bombus distinguendus</i>	1						1
<i>Bombus subterraneus</i>	1	1			1	1	1
<i>Bombus lapidarius</i>	1	1	1		1	1	1
<i>Bombus ruderarius</i>	1	1			1	1	1
<i>Bombus lucorum</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus terrestris</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus pratorum</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus hortorum</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus jonellus</i>	1	1					1
<i>Bombus soroensis</i>	1	1			1	1	1
<i>Bombus veteranus</i>	1						1
<i>Bombus sylvarum</i>	1	1	1		1	1	1
<i>Bombus schrencki</i>							1
<i>Bombus humilis</i>	1	1			1	1	1
<i>Bombus laesus</i>					1	1	1
<i>Bombus muscorum</i>	1	1		1	1	1	1
<i>Bombus confusus</i>	1						1
<i>Bombus cryptarum</i>	1				1	1	
<i>Bombus semenoviellus</i>							1
<i>Bombus magnus</i>	1						
<i>Bombus monticola</i>	1	1			1		
<i>Bombus argillaceus</i>	1	1			1	1	1
<i>Bombus ruderatus</i>	1	1	1	1			1
<i>Bombus sporadicus</i>							
<i>Bombus cingulatus</i>							
<i>Bombus wurflenii</i>	1	1			1	1	1
<i>Bombus consobrinus</i>							
<i>Bombus lapponicus</i>							
<i>Bombus hyperboreus</i>							
<i>Bombus balteatus</i>							
<i>Bombus alpinus</i>	1						
<i>Bombus pyrrhopygus</i>							
<i>Bombus pyrenaicus</i>	1				1		1
<i>Bombus armeniacus</i>					1	1	1
<i>Bombus cullumanus</i>							1
<i>Bombus fragrans</i>						1	1
<i>Bombus gerstaeckeri</i>	1	1					1
<i>Bombus haematurus</i>					1	1	1
<i>Bombus inexpectatus</i>	1						
<i>Bombus mendax</i>							
<i>Bombus mesomelas</i>	1	1			1	1	1
<i>Bombus mucidus</i>	1	1					
<i>Bombus pomorum</i>	1				1	1	1
<i>Bombus rupestris</i>	1	1	1		1	1	1
<i>Bombus sichelii</i>	1	1	1			1	
<i>Bombus campestris</i>	1	1	1		1		1
<i>Bombus bohemicus</i>	1	1			1	1	1
<i>Bombus barbutellus</i>	1	1	1	1		1	1
<i>Bombus norvegicus</i>						1	1
<i>Bombus sylvestris</i>	1	1			1	1	1
<i>Bombus quadricolor</i>	1	1				1	1
<i>Bombus vestalis</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bombus flavidus</i>	1						
<i>Bombus maxillosus</i>					1	1	1
<i>Bombus brodmannicus</i>	1					1	
<i>Bombus konradini</i>		1					
<i>Bombus renardi</i>				1			
<i>Bombus xanthopus</i>				1			
<i>Bombus zonatus</i>					1	1	1
<i>Bombus niveatus</i>					1	1	
<i>Bombus deuteronymus</i>					1		
<i>Bombus mlkosievitzi</i>					1		1
<i>Bombus portschinsky</i>							1
<i>Bombus alagesianus</i>							1
<i>Bombus erzurumensis</i>							1
<i>Bombus incertus</i>							1
<i>Bombus handlirschi</i>							1
<i>Bombus sulfureus</i>							1
<i>Bombus melanurus</i>							1
<i>Bombus brodmanni</i>							1
<i>Bombus persicus</i>							1
<i>Bombus velox</i>							1

Lihtlitsents

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.

Mina, Sten Saare,

1. Annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Hoiatusvärvuse mitmekesisus kimalastel“, mille juhendaja on Villu Soon, 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* 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.

Sten Saare

27.05.2024