

AGNIESZKA GUDOWSKA 

Autor korespondencyjny / Corresponding author: gudowska@isez.pan.krakow.pl

Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt Polskiej Akademii Nauk, Sławkowska 17, 31-016 Kraków, Polska

Institute of Systematics and Evolution of Animals Polish Academy of Sciences, Sławkowska 17, 31-016 Kraków, Poland

Jak zmiany klimatu wpływają na owady zapylające? Wyzwania i strategie adaptacyjne

How does climate change affect pollinating insects? Challenges and adaptation strategies

DOI: <https://doi.org/10.12775/KOSMOS.2025.028>

Abstrakt

Owady zapylające odgrywają kluczową rolę w funkcjonowaniu ekosystemów oraz w produkcji żywności, jednak postępujące zmiany klimatu coraz silniej wpływają na ich kondycję i przeżywalność. Wzrost średnich temperatur oraz rosnąca częstość i intensywność fal upałów prowadzą do przekraczania granic tolerancji termicznej, powodując spadek wydolności fizjologicznej oraz wzrost śmiertelności. Zależność między temperaturą ciała a funkcjonowaniem organizmu dobrze opisuje krzywa wydolności termicznej, która pozwala ocenić wrażliwość zapylaczy na stres cieplny, w tym skutki działania temperatur subletalnych. Istotną rolę w odpowiedzi na ocieplenie odgrywają cechy takie jak wielkość ciała, stopień melanizacji oraz zdolność do regulacji temperatury poprzez behawior i procesy fizjologiczne. Strategie unikania przegrzania różnią się między gatunkami i stadiami rozwojowymi, a ich skuteczność zależy od warunków mikroklimatycznych oraz oddziaływania innych stresorów środowiskowych. Złożoność tych zależności utrudnia prognozowanie przyszłych zmian liczebności zapylaczy i wymaga podejścia integrującego ekologię, biologię (m.in. fizjologię) i naukę o klimacie.

Słowa kluczowe: fale upałów, krzywa wydolności termicznej, stres cieplny, termoregulacja zapylaczy; zmiany klimatu

Abstract

Pollinating insects play a crucial role in ecosystem functioning and food production, yet ongoing climate change increasingly affects their performance and survival. Rising mean temperatures and the growing frequency and intensity of heat waves lead to the exceedance of thermal tolerance limits, resulting in reduced physiological performance and increased mortality. The relationship between body temperature and organismal performance is captured by the thermal performance curve, which provides a useful framework for assessing pollinator vulnerability to thermal stress, including the effects of sublethal temperatures. Responses to warming are strongly influenced by traits such as body size, degree of melanization, and the ability to regulate body temperature through behavioral and physiological mechanisms. Strategies to avoid overheating differ among species and across life stages, and their effectiveness depends on microclimatic conditions and interactions with other environmental stressors. The complexity of these processes makes predicting future pollinator responses challenging and highlights the need for integrative approaches combining ecology, physiology, and climate science.

Keywords: heat waves, thermal performance curve, thermal stress, thermoregulation, climate change

WPROWADZENIE

Zapylacze – zarówno dzikie, jak i hodowlane – świadczą niezwykle ważne usługi ekosystemowe, od których bezpośrednio zależy bioróżnorodność oraz dobrostan ludzi (Potts i in., 2016a). Około 80% roślin kwitnących oraz około 75% gatunków upraw na świecie (Potts, i in., 2016b) jest przynajmniej częściowo uzależnionych od owadów odwiedzających kwiaty. Zapylacze zapewniają różnorodność biologiczną oraz znacząco zwiększają plon i jakość wielu roślin, co przekłada się na stabilną i różnorodną produkcję żywności (Bishop i Nakagawa, 2021; Hutchinson i in., 2022). Dotyczy to m.in. nasion, orzechów oraz większości owoców – produktów kluczowych dla zdrowej, zbilansowanej diety człowieka (Klein i in., 2007; Siopa i in., 2024).

W czasach rosnącego globalnego zapotrzebowania na żywność zaobserwowano spadek liczebności i różnorodności zapylaczy zwany w literaturze „kryzysem zapylaczy” (Dicks i in., 2021; Potts i in., 2010). W Europie około 1/3 populacji pszczoł i motyli maleje, a 10% jest na skraju wyginięcia. Co więcej około 20% zagrożonych gatunków pszczoł jest endemicznych, co oznacza, że występują one tylko na ograniczonym, ściśle określonym obszarze (Parlament Europejski, 2019). „Kryzys zapylaczy” jest bardzo niepokojącym zjawiskiem, ponieważ korzyści jakie możemy czerpać z ekosystemów natu-

ralnych i rolniczych są obecnie, a w przyszłości mogą być jeszcze bardziej ograniczone i zredukowane. W związku z tym konieczne jest rozpoznanie czynników przyczyniających się do spadku zapylaczy, a także wypracowanie metod zarządzających ekosystemami w celu utrzymania różnorodności biologicznej i gospodarki rolnej (Murphy i in., 2022).

Przyczyny spadku liczebności zapylaczy są bardzo złożone (Sánchez-Bayo i Wyckhuys, 2019). Do największych zagrożeń należy utrata i degradacja siedlisk oraz intensyfikacja rolnictwa i monokultury, co prowadzi do niedoboru pożywienia dla zapylaczy. Jednocześnie w intensywnym rolnictwie używa się wiele środków owadobójczych, grzybobójczych i chwastobójczych, które szkodzą zapylaczom przez obniżenie zdolności do nawigacji i rozmnażania. Osłabione, niedożywione zapylacze są bardziej podatne na choroby i pasożyty, a także przegrywają konkurencję z gatunkami inwazyjnymi. Kolejnym czynnikiem jest rosnąca urbanizacja, która ogranicza tereny zielone oraz dostępność miejsc gniazdowania. Rozrastające się miasta często sprzyjają uproszczeniu składu gatunkowego pszczoł, prowadząc do stopniowej homogenizacji ich fauny. Badania prowadzone w Poznaniu wykazały, że miejskie zbiorowiska pszczoł stanowią jedynie część gatunków obecnych na terenach podmiejskich i wiejskich, co pokazuje, jak istotną rolę dla zachowania peł-

nej różnorodności zapylaczy odgrywają obszary mniej przekształcone przez człowieka (Banaszak-Cibicka i Żmihorski, 2020). W miastach Wielkiej Brytanii występuje średnio o 43% mniej gatunków owadów zapylających niż na terenach mniej zurbanizowanych (Ellis i in., 2025). „Kryzys zapylaczy” jest intensyfikowany dodatkowo przez zmiany klimatu. Wzrost temperatury i ekstremalne zjawiska pogodowe, takie jak fale upału i fale zimna, intensywne opady deszczu i długotrwałe susze mają negatywny wpływ na populacje zapylaczy, jednak współczesna wiedza o roli i mechanizmach tych zjawisk jest ograniczona. Stosunkowo niewiele przeprowadzonych badań dotyczyło wpływu ocieplenia klimatu na zapylacze, co budzi obawy, że zjawisko to jest słabo poznanym, ale potencjalnie krytycznym zagrożeniem dla owadów zapylających w antropocenie (Dicks i in., 2021).

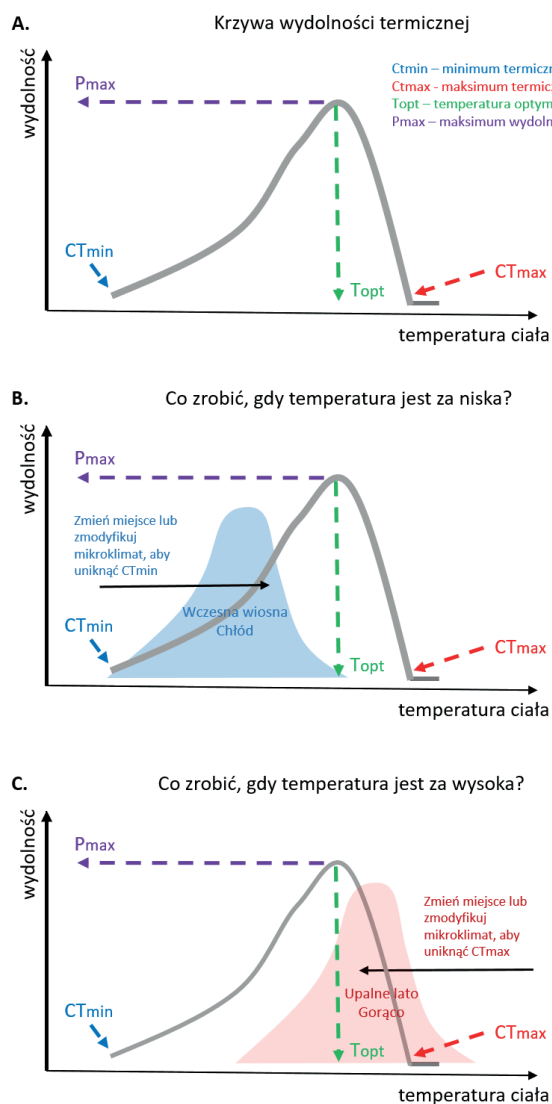
CIEPLEJSZA PRZYSZŁOŚĆ Z WIĘKSZĄ LICZBĄ ZJAWISK EKSTREMALNYCH

W skali globalnej, temperatura powierzchni lądu wzrosła o blisko 1,6°C od połowy XIX wieku, a ostatnie lata były najcieplejsze w historii pomiarów (Intergovernmental Panel On Climate Change (IPCC), 2023). Wzrost temperatur nie zawsze działa na niekorzyść. W chłodniejszych regionach cieplejsze lato czy łagodniejsza zima mogą nawet sprzyjać niektórym owadom, poszerzając ich zasięg występowania i wydłużając okres aktywności. W niektórych przypadkach umożliwia to powstawanie dodatkowych pokoleń w ciągu roku. Jednak korzyści te szybko znikają, gdy temperatura zbliża się do wartości krytycznych dla organizmu. Rośnie nie tylko średnia temperatura, lecz także jej zmienność – coraz częściej pojawiają się dłuższe i silniejsze fale upałów, obejmujące większe obszary i trwające dłużej niż kiedykolwiek wcześniej (Meehl i Tebaldi, 2004; Zhou i in., 2023). To właśnie ekstremalne fale upałów, a nie jedynie ogólny wzrost średnich temperatur, mogą najbardziej kształtować przyszłość owadów zapylających. To, co uznajemy za falę upałów, zależy od miejsca i pory roku, ale z perspektywy zwierząt liczy się jedno: temperatura przekracza granice ich

tolerancji, prowadząc do spadku kondycji, zaburzeń w funkcjonowaniu, a w skrajnych przypadkach – śmierci (Angilletta, 2009). Badania pokazują, że takie epizody wysokiej temperatury mogą stać się istotnym czynnikiem naturalnej selekcji. Letnie fale upałów coraz częściej prowadzą do masowej śmiertelności owadów, a zimowe ocieplenia zaburzają ich spoczynek i prowadzą do szybszego zużycia zapasów energii i wcześniejszego zakończenia diapauzy (Vilchez-Russell i Rafferty, 2024; Gudowska i in., 2025). Modele klimatyczne przewidują, że owady zapylające będą coraz częściej narażone na ekstremalne warunki. Co więcej, górne granice tolerancji cieplnej owadów wydają się być bardzo podobne niezależnie od szerokości geograficznej, co sugeruje, że możliwość „przyzwyczajenia się” do coraz wyższych temperatur jest ograniczona (Pottier i in., 2022; Gudowska i Moroń, 2024).

KRZYWA WYDOLNOŚCI TERMICZNEJ

Krzywe wydajności termicznej opisują, jak temperatura wpływa na funkcjonowanie organizmu (Lutterschmidt i Hutchison, 1997). Każdy gatunek ma określony zakres temperatur, w którym może być aktywnym (Ryc. 1). Wraz ze wzrostem temperatury ciała wydolność organizmu stopniowo rośnie, osiąga szczyt – czyli temperaturę optymalną – a następnie gwałtownie spada, gdy robi się zbyt gorąco lub zbyt zimno. Poza wartościami krytycznymi, czyli zbyt niskimi lub zbyt wysokimi temperaturami, funkcje życiowe praktycznie ustają powodując natychmiastową niewydolność fizjologiczną. Wykreślenie krzywych dla różnych gatunków oraz różnych stadiów rozwojowych jest ważnym narzędziem w ekologii, ponieważ pomaga zrozumieć, które gatunki będą mogły funkcjonować w cieplejszym środowisku, a które mogą być szczególnie zagrożone. Dotychczas zebrane dane dokumentują, że górna krytyczna granica temperatury dla pszczoły miodnej (*Apis mellifera*) wynosi 43,5°C, trzmieła ziemnego (*Bombus terrestris*) – 44,9°C, czy murarki ogrodowej (*Osmia bicornis*) – 49,7°C (Gonzalez i in., 2024; Gudowska i Moroń, 2024). Opieranie się



Ryc. 1. A. Krzywa zależności wydolności fizjologicznej od temperatury ciała ($^{\circ}\text{C}$). Wydolność rośnie wraz ze wzrostem temperatury do wartości optymalnej (T_{opt}), przy której osiągane jest maksimum wydolności (P_{max}), a następnie gwałtownie spada przy dalszym wzroście temperatury. CT_{min} oznacza krytyczne minimum termiczne, poniżej którego funkcjonowanie organizmu jest silnie niemożliwe, natomiast CT_{max} to krytyczne maksimum termiczne, powyżej którego dochodzi do załamania procesów fizjologicznych. Zaznaczone obszary wskazują zakresy temperatur niekorzystnych (B – zbyt niskich, C – zbyt wysokich) dla organizmu oraz potencjalne strategie behawioralne, takie jak zmiana miejsca przebywania lub modyfikacja mikroklimatu, pozwalające uniknąć przekroczenia granic tolerancji termicznej.

jednak tylko i wyłącznie na wartościach krytycznych grozi przeszacowaniem odporności gatunków na zmiany klimatu (Walsh i in., 2019). Konieczne jest bardziej kompleksowe podejście, uwzględniające nie tylko górne i dolne granice termiczne, ale także temperatury subletalne, które osłabiają kluczowe cechy, takie jak rozmnażanie, które są niezbędne dla stabilności populacji i długotrwałego przetrwania.

ROLA WIELKOŚCI CIAŁA W REGULACJI TEMPERATURY

Wielkość ciała odgrywa kluczową rolę w tym, jak owady zapylające radzą sobie z temperaturą otoczenia. Zapyłacze są niewielkie i żyją w świecie mikroklimatów – temperatury, których doświadczają na powierzchni kwiatów, w słońcu lub w cieniu, mogą znacznie różnić się od tych rejestrowanych przez stacje meteorologiczne (Woods i in., 2015). To sprawia, że przewidywanie rzeczywistej temperatury ich ciała jest wyjątkowo trudne. Jednocześnie owady nie są biernymi ofiarami warunków środowiskowych, w których żyją. Większość zapyłaczy aktywnie reguluje temperaturę ciała, łącząc zachowania takie jak wybór odpowiedniego miejsca do zdobywania pokarmu czy zmiana pory aktywności z mechanizmami fizjologicznymi, które pozwalają utrzymać temperaturę jak najbliżej optimum (Potter i in., 2013).

Rozmiar ciała silnie wpływa na tempo nagrzewania się i wychładzania owadów. Mniejsze zapyłacze, ze względu na duży stosunek powierzchni ciała do objętości, bardzo szybko wymieniają ciepło z otoczeniem (Stevenson, 1985). Oznacza to, że w pełnym słońcu mogą błyskawicznie osiągać niebezpiecznie wysokie temperatury, ale jednocześnie szybko się ochładzać w cieniu. Z kolei większe owady, takie jak trzmiele, wolniej reagują na zmiany temperatury otoczenia, a podczas lotu potrafią same wytwarzać znaczne ilości ciepła metabolicznego. Ta zdolność do „wewnętrzznego ogrzewania” pozwala im być aktywnymi w chłodniejszych warunkach, ale w ciepłym środowisku może zwiększać ryzyko przegrzania (Kenna i in., 2021). W efekcie ani mały, ani duży rozmiar ciała nie

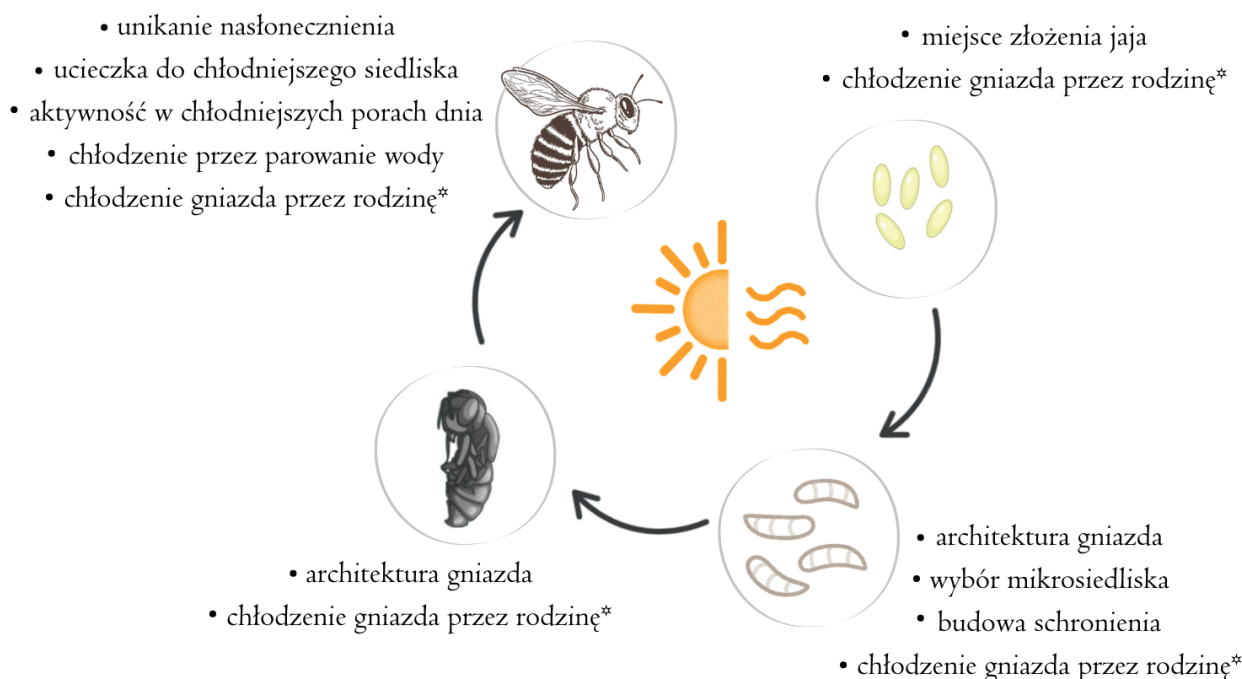
daje jednoznacznej przewagi – różne grupy zapylaczy są narażone na stres cieplny w różnych sytuacjach. To zróżnicowanie sprawia, że wielkość ciała stanowi jeden z kluczowych czynników decydujących o wrażliwości zapylaczy na zmiany klimatu i stanowi ważny punkt wyjścia do bardziej szczegółowych analiz ich fizjologii i ekologii.

MECHANIZMY UNIKANIA PRZEGRZANIA

Owady zapylające dysponują wieloma mechanizmami unikania przegrzania, które można podzielić na behawioralne, fizjologiczne, morfologiczne oraz ekologiczne (Ryc. 2). Działają one często łącznie i pozwalają utrzymać temperaturę ciała w zakresie umożliwiającym lot, zdobywanie pokarmu i rozród (Johnson i in., 2023).

Cechy budowy ciała, poza wspomnianą już wcześniej wielkością ciała, wpływają na tempo nagrzewania i chłodzenia. Zmiany właściwo-

ści kutikuli, a w szczególności stopień melanizacji oraz gęstości włosów na ciele mogą mieć wpływ na regulację termiczną. Hipoteza melanizmu cieplnego zakłada, że zmiennocieplne zwierzęta, które mają ciemniejsze ubarwienie mają przewagę w chłodniejszym klimacie, ponieważ pochłaniają więcej promieniowania cieplnego (Clusella Trullas i in., 2007). Odwrotne mechanizmy będą zachodziły w klimacie gorącym – aby zmniejszyć ryzyko przegrzania, owady mogą zredukować stopień melanizacji. Liczne badania sugerują, że stopień melanizmu może różnić się w zależności od warunków rozwoju, czy subpopulacji gatunków, co sugeruje, że zarówno zmienność plastyczna, jak i ewolucyjna melanizacji może pomóc owadom zapylającym w zmniejszeniu promieniowania cieplnego w miarę ocieplania się klimatu (Van Dyck i Wiklund, 2002). Należy jednak pamiętać, że melanizacja ma również inne funkcje, między innymi wpływa na zdolności kamuflażu, doboru



* mechanizm dotyczy tylko owadów społecznych

Ryc. 2. Strategie behawioralne, ekologiczne i fizjologiczne służące regulacji temperatury przez zapylacze w warunkach stresu cieplnego. Gwiazdką (*) oznaczono strategie stosowane tylko przez owady społeczne.

plciowego, a także chroni przed uszkodzeniami spowodowanymi promieniowaniem UV, co może stanowić konkurencyjną siłę selekcyjną.

Na termikę organizmu mają również wpływ włoski na ciele, ich długość, gęstość oraz rozmieszczenie. Dłuższe włoski tworzą warstwę izolacyjną zatrzymując powietrze między powierzchnią ciała, a otoczeniem. W badaniach na trzmielach wykazano, że osobniki z cieplejszego klimatu mają zazwyczaj krótsze włoski, co sugeruje, że cecha ta mogła wyewoluować w odpowiedzi na temperaturę otoczenia (Peters i in., 2016). Włoski zapylaczy pełnią ważną rolę w zbieraniu pyłku, co może ograniczyć zmiany rozwojowe i ewolucyjne w celach termoregulacyjnych.

Niektóre zapylacze potrafią aktywnie regulować temperaturę ciała poprzez mechanizmy fizjologiczne. U owadów zapylających zdolnych do wytwarzania ciepła poprzez własny metabolizm podczas lotu odgrywa kluczową rolę w regulacji temperatury ciała, ale jednocześnie może zwiększać ryzyko przegrzania w gorących warunkach. Przez długi czas uważano, że ilość ciepła produkowanego podczas lotu jest stała i niezależna od temperatury otoczenia, jednak nowsze badania pokazują, że reakcje zapylaczy są bardziej zróżnicowane. Część gatunków potrafi skutecznie odprowadzać nadmiar ciepła, utrzymując stabilny poziom aktywności nawet w wysokich temperaturach. Inne ograniczają intensywność lotu i obniżają tempo metabolizmu, aby uniknąć przegrzania (Parmezan i in., 2021). Te różnice wskazują, że zapylacze wykształciły odmienne strategie radzenia sobie z wysoką temperaturą, co ma istotne znaczenie dla ich funkcjonowania i podatności na coraz częstsze fale upałów związane ze zmianami klimatu.

Gdy temperatura otoczenia przekracza temperaturę ciała owada, a ograniczenie produkcji ciepła metabolicznego nie jest już możliwe, zapylacze mogą sięgać po mechanizmy chłodzenia oparte na parowaniu wody (Nicolson i Louw, 1982; Glass i in., 2024). U niektórych pszczoł i os, zwłaszcza tych zdolnych do endotermii, parowanie może obniżać temperaturę ciała i zapobiegać śmiertelnemu przegrzaniu, szczególnie podczas intensywnego lotu. Źródłem wody

do takiego chłodzenia może być zarówno woda powstająca w wyniku metabolizmu, jak i nektar zbierany z kwiatów. Mimo to, dostępne badania sugerują, że aktywne wykorzystywanie parowania jako głównego mechanizmu termoregulacji jest u zapylaczy stosunkowo rzadkie. U wielu gatunków wzrost utraty wody w wysokich temperaturach wydaje się raczej biernym efektem ubocznym lotu niż celową strategią chłodzenia i ma ograniczone znaczenie dla bilansu cieplnego. Wyraźnym wyjątkiem są robotnice pszczoły miodnej, u których parowanie odgrywa kluczową rolę w ochronie przed przegrzaniem w skrajnie gorących warunkach (Glass i in., 2024). Jednocześnie intensywna utrata wody niesie ze sobą poważne ryzyko odwodnienia, co prawdopodobnie ogranicza powszechność tej strategii u wielu zapylaczy. Mechanizmy parowania u owadów pozostają słabo poznane, ale obejmują m.in. wydzielanie kropli płynu, zwracanie cieczy z wola na aparat gębowy czy zwiększoną utratę wody przez powłoki ciała (Hadley i in., 1991). Ponieważ lot sam w sobie wiąże się z dużymi stratami wody, zdolność do równoważenia chłodzenia i ryzyka wysychania może być jednym z kluczowych czynników decydujących o odporności zapylaczy na coraz częstsze i intensywniejsze fale upałów.

JAK ZAPYLACZE MOGĄ UNIKNĄĆ PRZEGRZANIA W RÓŻNYCH STADIACH ŻYCIOWYCH?

Jaja, larwy i poczwarki zapylaczy również mogą unikać przegrzania, choć każde stadium rozwojowe radzi sobie inaczej (Ryc. 2). Temperatura, jakiej doświadczy jajo, zależy przede wszystkim od miejsca jego złożenia – u pszczoł samotnych jest to decyzja samicy, natomiast u gatunków społecznych o warunkach cieplnych decyduje cała rodzina, aktywnie regulując temperaturę gniazda. Badania pokazują, że samice murarki ogrodowej potrafią rozpoznawać temperaturę potencjalnych miejsc lęgowych i wybierają te, które zapewniają chłodniejsze mikrośrodowisko, unikając lokalizacji narażonych na silne nasłonecznienie i przegrzewanie potomstwa (Ostap-Chec i in. 2021). Analiza

zdolności termoregulacji 14 gatunków motyli dziennych wykazała, że larwy dysponują bardzo ograniczoną fizjologiczną zdolnością regulacji temperatury ciała, dlatego polegają głównie na zachowaniach behawioralnych, takich jak wybór odpowiedniego mikrosiedliska (Ashe-Jepson i in. 2023). W przypadku gatunków społecznych robotnice mogą aktywnie wentylować ul, pozwalając na dopływ chłodniejszego powietrza do środka. Poczwaraki, które są nieaktywne i szczególnie wrażliwe na stres cieplny, chronione są przede wszystkim przez cechy strukturalne gniazda – głębokość, izolację z materiałów takich jak gleba czy wosk – oraz w przypadku owadów socjalnych przez zachowania rodziny ograniczające dopływ ciepła z otoczenia. Badania naukowe nie poświęcają jednak temu stadium rozwojowemu szczególnej uwagi, mimo iż nieruchomość i podatność poczwarki sugerują, że może to być kluczowy etap życia, na który wpływa ocieplenie klimatu.

DLACZEGO TRUDNO PRZEWIDZIEĆ WPŁYW ZMIAN KLIMATU?

Przewidywanie wpływu zmian klimatu na owady zapylające jest wyjątkowo trudne, ponieważ ich reakcje wynikają z jednoczesnego oddziaływania wielu czynników środowiskowych i biologicznych. Prognozy klimatyczne, choć coraz bardziej zaawansowane, wciąż opisują przyszłość na poziomie uśrednionych wartości temperatury czy opadów, które nie odzwierciedlają warunków rzeczywiście odczuwanych przez owady. Te funkcjonują przede wszystkim w skali mikroklimatu – w cieniu roślin, na powierzchni kwiatów, w gniazdach czy w glebie – gdzie temperatura i wilgotność mogą znacznie różnić się od danych ze stacji meteorologicznych (Potter i in., 2013; Woods i in., 2015). Dlatego zmiany klimatu nie przekładają się w prosty sposób na temperaturę ciała owadów, która bezpośrednio decyduje o ich aktywności, rozwoju i przeżyciu.

Sama temperatura również nie działa w sposób liniowy. Niewielkie ocieplenie może poprawiać funkcjonowanie owadów w chłodniejszych regionach, przyspieszając rozwój lub wydłużając okres aktywności (Altermatt, 2010). Jednak prze-

kroczenie górnych progów tolerancji prowadzi do gwałtownego spadku wydolności, zmniejszenia zdolności lotnych, a w przypadku fal upałów – do zwiększonej śmiertelności. Równocześnie zapylacze narażone są na liczne pośrednie skutki ocieplenia, takie jak zmiany fenologii roślin, przesunięcia w dostępności pokarmu, zmniejszająca się zawartość składników odżywczych w pyłku i nektarze, rosnąca presja pasożytów oraz przekształcenia krajobrazu ograniczające dostęp do miejsc gniazdowania (García-Robledo i in., 2016; Hassall i in., 2017; Nürnberger i in., 2019). Te nakładające się stresory mogą znacząco nasilać negatywne skutki temperatur.

Wpływ zmian klimatu na zapylacze różni się ponadto w zależności od regionu geograficznego. W lasach tropikalnych zacienione warstwy roślinności chronią owady przed skrajnymi upałami, podczas gdy temperatury w koronach drzew mogą osiągać poziomy niebezpieczne dla większości gatunków. Z kolei otwarte środowiska takie jak łąki, pola uprawne, tundra czy pustynie nagrzewają się szybko i często przekraczają górne limity tolerancji cieplnej wielu owadów (Hardwick i in., 2015). Równie istotną rolę odgrywa wilgotność: w środowiskach bardzo wilgotnych oddawanie nadmiaru ciepła jest utrudnione, natomiast w suchych zwiększa się ryzyko odwodnienia.

Dodatkowo owady zapylające charakteryzują się złożonymi strategiami termoregulacji. Mogą wybierać korzystniejsze mikrośrodowiska, przesuwając okresy aktywności w ciągu dnia czy sezonu, a część gatunków dysponuje mechanizmami fizjologicznymi pozwalającymi podnosić lub obniżać temperaturę ciała (Pyke i in., 2011; Johnson i in., 2023). W efekcie reakcja na ocieplenie jest silnie zależna od gatunku, jego fizjologii, historii ewolucyjnej i strategii życiowej. Ten gatunkowy zróżnicowany kontekst sprawia, że nie istnieje uniwersalny model zachowania zapylaczy w sytuacji globalnego ocieplenia.

Wszystkie te czynniki pokazują, że reakcje owadów zapylających na ocieplenie klimatu nie są jednowymiarowe. Zależą od interakcji między fizjologią organizmu, lokalnym mikroklimatem, dostępnością zasobów i dodatkowymi stresorami środowiskowymi dlatego przewidy-

wanie ich przyszłych losów wymaga zintegrowanego podejścia, łączącego ekologię, fizjologię, klimatologię i nauki o globalnych zmianach środowiska. Ujęcie tych wszystkich zależności sprawia, że przewidywanie przyszłości owadów zapylających jest jednym z najtrudniejszych zadań współczesnej ekologii (Winfrey i in., 2009; LeBuhn i in., 2013; LeBuhn i Vargas Luna, 2021).

PODSUMOWANIE I PERSPEKTYWY DALSZEGO ROZWOJU BADAŃ

Owady zapylające odgrywają kluczową rolę w funkcjonowaniu ekosystemów i bezpieczeństwie żywnościowym człowieka, jednak w obliczu zmian klimatu stają przed bezprecedensowymi wyzwaniami. Globalne ocieplenie nie oznacza jedynie stopniowego wzrostu średnich temperatur, lecz także coraz częstsze i intensywniejsze zjawiska ekstremalne takie jak fale upałów. Jak pokazują liczne badania, kluczowe znaczenie ma nie tylko to, jak bardzo ociepla się klimat, lecz także jak zmienia się jego zmienność oraz częstość przekraczania granic tolerancji termicznej organizmów. Zapyłacze nie są jednak biernymi ofiarami zmian środowiska. Dysponują szerokim wachlarzem strategii pozwalających ograniczyć ryzyko przegrzania – od wyboru korzystnych mikrośrodków i zmiany pory aktywności, przez modyfikacje budowy ciała, aż po złożone mechanizmy fizjologiczne i społeczne. Skuteczność tych strategii jest jednak silnie zróżnicowana między gatunkami, stadiami rozwojowymi oraz środowiskami, w których żyją i często wiąże się z kosztami, takimi jak ryzyko odwodnienia, ograniczenia w zbieraniu pokarmu czy ograniczenie aktywności związanej z lotem. Dodatkowo wrażliwe stadia rozwojowe, takie jak jaja, larwy i poczwarki, w dużej mierze zależą od decyzji behawioralnych dorosłych osobników lub warunków panujących w gniazdach. Złożoność tych procesów sprawia, że przewidywanie przyszłości owadów zapylających wymaga uwzględnienia nie tylko temperatury, lecz także interakcji z innymi stresorami środowiskowymi takimi jak utraty siedlisk, intensyfikacji rolnictwa, urbanizacji oraz zabu-

rzeń w dostępności i jakości zasobów pokarmowych oraz różnic regionalnych i gatunkowych. Przyszłość zapyłaczy – a wraz z nimi stabilność ekosystemów i bezpieczeństwo żywnościowe ludzi wymaga podejścia integrującego ekologię, fizjologię, behawior i naukę o klimacie.

OŚWIADCZENIE AUTORÓW

Artykuł powstał w ramach realizacji grantów przyznanych przez Narodowe Centrum Nauki (UMO-2021/41/B/NZ8/01854 oraz UMO-2024/55/D/NZ8/00597).

BIBLIOGRAFIA

- Altermatt, F. 2010. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 1685, 1281–1287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1910>.
- Angilletta, M.J. 2009. *Thermal Adaptation, a Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1>.
- Ashe-Jepson, E., Hayes, M.P., Hitchcock, G.E., Wingader, K., Turner, E.C., i in. 2023. Day-flying lepidoptera larvae have a poorer ability to thermoregulate than adults. *Ecology and Evolution*, 13, 10, e10623. <https://doi.org/10.1002/ece3.10623>.
- Banaszak-Cibicka, W., Żmihorski, M. 2020. Are cities hotspots for bees? Local and regional diversity patterns lead to different conclusions. *Urban Ecosystems* 23, 713–722. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00972-w>.
- Bishop, J., Nakagawa, S. 2021. Quantifying crop pollinator dependence and its heterogeneity using multi-level meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 58, 5, 1030–1042. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13830>.
- Clusella Trullas, S., Van Wyk, J.H., Spotila, J.R. 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 32, 5, 235–245. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.01.013>.
- Dicks, L.V., Breeze, T.D., Ngo, H.T., Senapathi, D., An, J., i in. 2021. A global-scale expert assessment of drivers and risks associ-

- ated with pollinator decline. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 10, 1453–1461. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01534-9>.
- Ellis, E.E., Campbell, S.A., Edmondson, J.L. 2025. Drivers of nocturnal and diurnal pollinating insect declines in urban landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 292, 20250102. <https://doi.org/10.1098/rspb.2025.0102>.
- García-Robledo, C., Kuprewicz, E.K., Staines, C.L., Erwin, T.L., Kress, W.J. 2016. Limited tolerance by insects to high temperatures across tropical elevational gradients and the implications of global warming for extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 3, 680–685. <https://doi.org/10.1073/pnas.1507681113>.
- Glass, J.R., Burnett, N.P., Combes, S.A., Weisman, E., Helbling, A., i in. 2024. Flying, nectar-loaded honey bees conserve water and improve heat tolerance by reducing wing-beat frequency and metabolic heat production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121, 4, e2311025121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2311025121>.
- Gonzalez, V.H., Herbison, N., Robles Perez, G., Panganiban, T., Haefner, L., i in. 2024. Bees display limited acclimation capacity for heat tolerance. *Biology Open*, 13(3), bio060179. <https://doi.org/10.1242/bio.060179>.
- Gudowska, A., Morón, D. 2024. The heat is on: impact of heat waves on critical thermal maxima in larvae and adults of solitary bee *Osmia bicornis* (Hymenoptera: Megachilidae). *Apidologie*, 55, 5, 70. <https://doi.org/10.1007/s13592-024-01112-5>.
- Gudowska, A., Okrutniak, M., Grześ, I., Kadłub, D., Gudowski, M., i in. 2025. Overwintering challenges for solitary bee *Osmia bicornis* in the face of global warming-induced warm spells. *Apidologie*, 56, 5, 95. <https://doi.org/10.1007/s13592-025-01226-4>.
- Hadley, N.F., Quinlan, M.C., Kennedy, M.L. 1991. Evaporative Cooling in the Desert Cicada: Thermal Efficiency and Water/Metabolic Costs. *Journal of Experimental Biology*, 159, 1, 269–283. <https://doi.org/10.1242/jeb.159.1.269>.
- Hardwick, S.R., Toumi, R., Pfeifer, M., Turner, E.C., Nilus, R., i in. 2015. The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: Forest disturbance drives changes in microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 201, 187–195. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.11.010>.
- Hassall, C., Owen, J., Gilbert, F. 2017. Phenological shifts in hoverflies (Diptera: Syrphidae): linking measurement and mechanism. *Ecography*, 40, 7, 853–863. <https://doi.org/10.1111/ecog.02623>.
- Hutchinson, L.A., Oliver, T.H., Breeze, T.D., Greenwell, M.P., Powney, G.D., i in. 2022. Stability of crop pollinator occurrence is influenced by bee community composition. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 6, 943309. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2022.943309>.
- Intergovernmental Panel On Climate Change (Ippc) 2023. Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>. Dostęp: 22 grudzień 2025.
- Johnson, M.G., Glass, J.R., Dillon, M.E., Harrison, J.F. 2023. How will climatic warming affect insect pollinators? *Advances in Insect Physiology* 64, 1–115. <https://doi.org/10.1016/bs.aiip.2023.01.001>.
- Kenna, D., Pawar, S., Gill, R.J. 2021. Thermal flight performance reveals impact of warming on bumblebee foraging potential. *Functional Ecology*, 35, 11, 2508–2522. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13887>.
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., i in. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1608, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>.
- LeBuhn, G., Droege, S., Connor, E.F., Gemmill-Herren, B., Potts, S.G., i in. 2013. Detecting Insect Pollinator Declines on Regional and Global Scales. *Conservation Biology*, 27, 1,

- 113–120. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01962.x>.
- LeBuhn, G., Vargas Luna, J. 2021. Pollinator decline: what do we know about the drivers of solitary bee declines? *Current Opinion in Insect Science*, 46, 106–111. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.05.004>.
- Lutterschmidt, W.I., Hutchison, V.H. 1997. The critical thermal maximum: history and critique. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 10, 1561–1574. <https://doi.org/10.1139/z97-783>.
- Meehl, G.A., Tebaldi, C. 2004. More Intense, More Frequent, and Longer Lasting Heat Waves in the 21st Century. *Science*, 305, 5686, 994–997. <https://doi.org/10.1126/science.1098704>.
- Murphy, J.T., Breeze, T.D., Willcox, B., Kavanagh, S., Stout, J.C. 2022. Globalisation and pollinators: Pollinator declines are an economic threat to global food systems. *People and Nature*, 4, 3, 773–785. <https://doi.org/10.1002/pan3.10314>.
- Nicolson, S.W., Louw, G.N. 1982. Simultaneous measurement of evaporative water loss, oxygen consumption, and thoracic temperature during flight in a carpenter bee. *Journal of Experimental Zoology*, 222, 3, 287–296. <https://doi.org/10.1002/jez.1402220311>.
- Nürnberg, F., Härtel, S., Steffan-Dewenter, I. 2019. Seasonal timing in honey bee colonies: phenology shifts affect honey stores and varroa infestation levels. *Oecologia*, 189, 4, 1121–1131. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04377-1>.
- Ostap-Chec, M., Kierat, J., Kuszewska, K., Woyciechowski, M. 2021. Red mason bee (*Osmia bicornis*) thermal preferences for nest sites and their effects on offspring survival. *Apidologie*, 52, 3, 707–719. <https://doi.org/10.1007/s13592-021-00858-6>.
- Parlament Europejski. 2019. Co powoduje spadek liczebności pszczół i innych zapylaczy? <https://www.europarl.europa.eu/topics/pl/article/20191129STO67758/co-powoduje-spadek-liczebnosci-pszczol-i-innych-zapylaczy-infografiki> (dostęp: 27.01.2026).
- Parmezan, A.R.S., Souza, V.M.A., Žliobaitė, I., Batista, G.E.A.P.A. 2021. Changes in the wing-beat frequency of bees and wasps depending on environmental conditions: a study with optical sensors. *Apidologie*, 52, 4, 731–748. <https://doi.org/10.1007/s13592-021-00860-y>.
- Peters, M.K., Peisker, J., Steffan-Dewenter, I., Hoiss, B. 2016. Morphological traits are linked to the cold performance and distribution of bees along elevational gradients. *Journal of Biogeography*, 43, 10, 2040–2049. <https://doi.org/10.1111/jbi.12768>.
- Potter, K.A., Arthur Woods, H., Pincebourde, S. 2013. Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biology*, 19, 10, 2932–2939. <https://doi.org/10.1111/gcb.12257>.
- Pottier, P., Burke, S., Zhang, R.Y., Noble, D.W.A., Schwanz, L.E., i in. 2022. Developmental plasticity in thermal tolerance: Ontogenetic variation, persistence, and future directions. *Ecology Letters*, 25, 10, 2245–2268. <https://doi.org/10.1111/ele.14083>.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., i in. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 6, 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>.
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H.T., Aizen, M.A., Biesmeijer, i in. 2016a. Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540, 7632, 220–229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>.
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V.L., Ngo, H.T. (eds). 2016b. IPBES. The assessment report on pollinators, pollination and food production. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany. 552 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3402856>.
- Pyke, G.H., Inouye, D.W., Thomson, J.D. 2011. Activity and abundance of bumble bees near Crested Butte, Colorado: diel, seasonal, and elevation effects. *Ecological Entomology*, 36, 4, 511–521. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2011.01295.x>.
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A re-

- view of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>.
- Siopa, C., Carvalheiro, L.G., Castro, H., Loureiro, J., Castro, S. 2024. Animal-pollinated crops and cultivars—A quantitative assessment of pollinator dependence values and evaluation of methodological approaches. *Journal of Applied Ecology*, 61, 6, 1279–1288. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14634>.
- Stevenson, R.D. 1985. Body Size and Limits to the Daily Range of Body Temperature in Terrestrial Ectotherms. *The American Naturalist*, 125, 1, 102–117. <https://doi.org/10.1086/284330>.
- Van Dyck, H., Wiklund, C. 2002. Seasonal butterfly design: morphological plasticity among three developmental pathways relative to sex, flight and thermoregulation. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 2, 216–225. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00384.x>.
- Vilchez-Russell, K.A., Rafferty, N.E. 2024. Effects of heat shocks, heat waves, and sustained warming on solitary bees. *Frontiers in Bee Science*, 2, 1392848. <https://doi.org/10.3389/frbee.2024.1392848>.
- Walsh, B.S., Parratt, S.R., Hoffmann, A.A., Atkinson, D., Snook, R.R., i in. 2019. The Impact of Climate Change on Fertility. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 3, 249–259. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.12.002>.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D.P., LeBuhn, G., Aizen, M.A. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90, 8, 2068–2076. <https://doi.org/10.1890/08-1245.1>.
- Woods, H.A., Dillon, M.E., Pincebourde, S. 2015. The roles of microclimatic diversity and of behavior in mediating the responses of ectotherms to climate change. *Journal of Thermal Biology*, 54, 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.10.002>.
- Zhou, S., Yu, B., Zhang, Y. 2023. Global concurrent climate extremes exacerbated by anthropogenic climate change. *Science Advances*, 9, 10, eabo1638. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abo1638>.