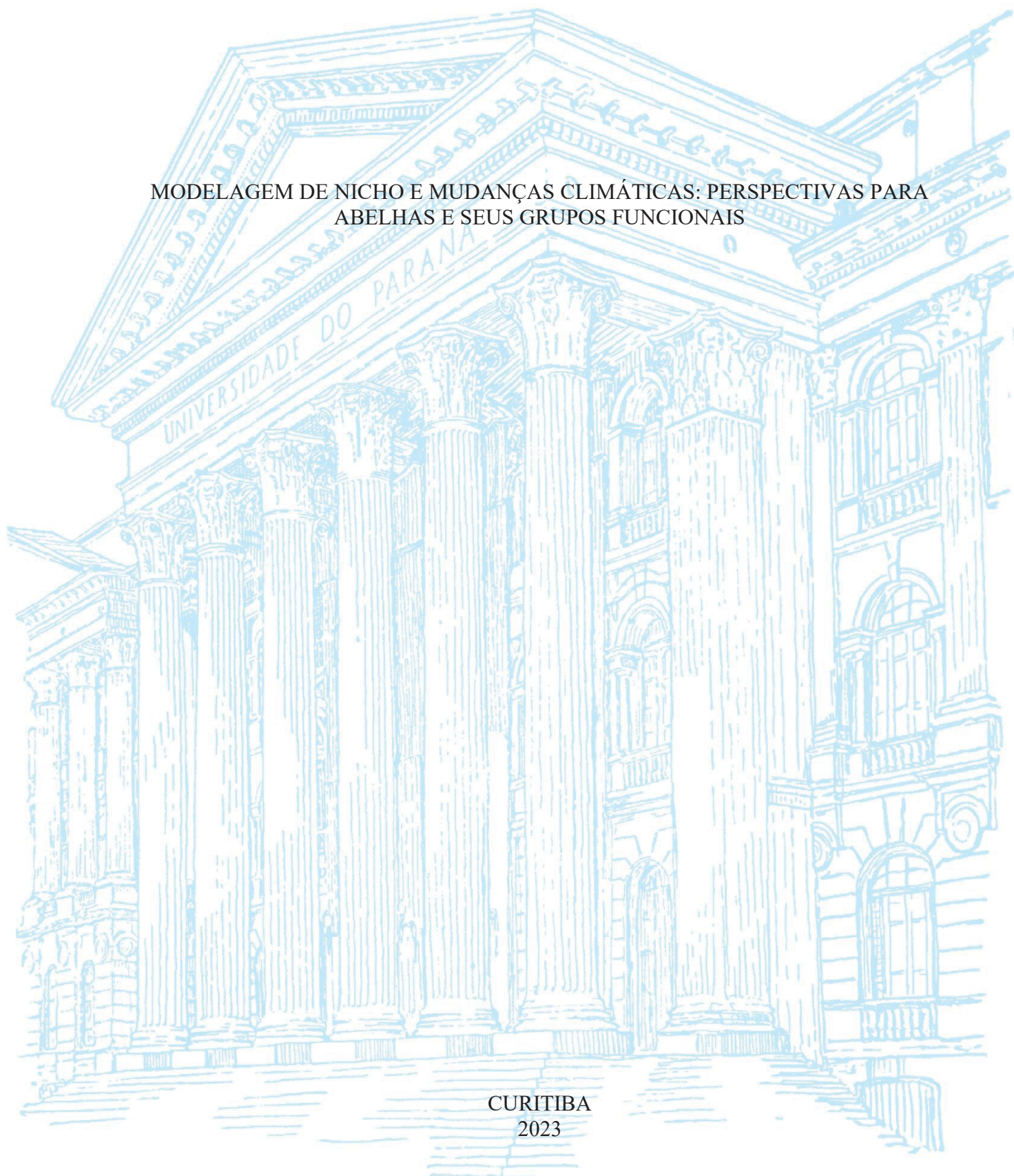


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FELIPE WALTER PEREIRA

MODELAGEM DE NICHOS E MUDANÇAS CLIMÁTICAS: PERSPECTIVAS PARA
ABELHAS E SEUS GRUPOS FUNCIONAIS



CURITIBA
2023

FELIPE WALTER PEREIRA

MODELAGEM DE NICHOS E MUDANÇAS CLIMÁTICAS: PERSPECTIVAS PARA
ABELHAS E SEUS GRUPOS FUNCIONAIS

Dissertação apresentada ao curso de Pós-Graduação em Entomologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Entomologia.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo B. Gonçalves

Coorientador: Prof. Dr. Mauricio O. Moura

CURITIBA
2023

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SISTEMA DE BIBLIOTECAS – BIBLIOTECA DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Pereira, Felipe Walter.

Modelagem de nicho e mudanças climáticas: perspectivas para as abelhas e seus grupos funcionais. / Felipe Walter Pereira. – Curitiba, 2023.

1 recurso on-line : PDF.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia).

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo B. Gonçalves.

Coorientador: Prof. Dr. Mauricio O. Moura.

1. Abelhas - Ecologia. 2. Biogeografia. 3. Biodiversidade - Conservação. 4. Zoogeografia. 5. Entomologia. 6. Modelagem. 7. Nicho (Ecologia). 8. Mudanças climáticas. I. Gonçalves, Rodrigo Barbosa, 1982-. II. Moura, Mauricio Osvaldo, 1969-. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia). IV. Título.



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ENTOMOLOGIA) - 40001016005P5

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ENTOMOLOGIA) da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de **FELIPE WALTER PEREIRA** intitulada: **Modelagem de nicho e mudanças climáticas perspectivas para as abelhas e seus grupos funcionais**, sob orientação do Prof. Dr. RODRIGO BARBOSA GONÇALVES, que após terem inquirido o aluno e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 25 de Agosto de 2023.

Assinatura Eletrônica

28/08/2023 11:18:20.0

RODRIGO BARBOSA GONÇALVES
Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica

29/08/2023 09:26:08.0

FERNANDA THIESEN BRUM
Avaliador Externo (THE NATURE CONSERVANCY)

Assinatura Eletrônica

01/09/2023 17:15:59.0

GABRIEL AUGUSTO RODRIGUES DE MELO
Avaliador Interno (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica

29/08/2023 15:07:39.0

DANIEL DE PAIVA SILVA
Avaliador Externo (INSTITUTO FEDERAL GOIANO)

Departamento de Zoologia - Centro Politécnico - CURITIBA - Paraná - Brasil

CEP 81531-980 - Tel: (41) 3361-1763 - E-mail: pgento@ufpr.br

Documento assinado eletronicamente de acordo com o disposto na legislação federal Decreto 8539 de 08 de outubro de 2015.

Gerado e autenticado pelo SIGA-UFPR, com a seguinte identificação única: 310201

Para autenticar este documento/assinatura, acesse <https://siga.ufpr.br/siga/visitante/autenticacaoassinaturas.jsp> e insira o código 310201

À minha avó paterna, Maria Rosa Walter de Lima, quem me ensinou as primeiras letras e números e que me mostrou pela primeira vez uma mamangava em uma flor de maracujá.

AGRADECIMENTOS

Se aqui cheguei, muito foi devido às pessoas que me ajudaram ao longo do caminho. Tenho bem claro comigo que, apesar de qualquer dificuldade, nunca faltaram mãos (e corações) dispostas a me ajudar, sem pedir nada em troca. Por isso, quero expressar meus agradecimentos sinceros a todos que acompanharam gentilmente os meus passos até aqui.

Acredito que uma das razões para alguém querer permanecer na carreira acadêmica, ou desistir dela, é a orientação. Dito isso, quero agradecer aos meus incríveis orientadores, foi uma honra ser orientado por professores, pesquisadores e seres humanos que admiro tanto! Sou muito grato ao meu orientador, Rodrigo Gonçalves, que me orientou no estudo das abelhas desde os primeiros passos, quando abriu às portas do Laboratório de Abelhas (LAbE) para mim em 2018. Muito além da orientação acadêmica, agradeço pelos incentivos, conselhos de vida e, sem dúvidas, pelos papos sobre música nos intervalos de café. Sua forma de orientar é uma inspiração para mim, levo comigo como uma referência para o professor que um dia quero ser.

Sou muito grato também ao meu coorientador, Mauricio Moura, que gentilmente topou participar lá no início do projeto, quando eu sequer sabia o que era modelagem de nicho ecológico. Desde a graduação digo que é um dos professores mais incríveis que já tive, que com empolgação e humanidade inspira tantos estudantes, como eu, a querer se aprofundar em ecologia e evolução. Sou eternamente grato pela disponibilidade, sempre gentil, em esclarecer dúvidas e trocar ideias que colaboraram em tanto para que eu conseguisse atingir o que almejei – e ir muito além disso. Sem dúvidas, uma das minhas maiores inspirações dentro da vida acadêmica, referência de professor e orientador que quero um dia ser!

Ao meu pai, Rubens Walter Pereira, que sempre me incentivou nos estudos e me apoiou nas escolhas que fiz. Lembro muito bem de uma conversa que tivemos, quando eu tinha seis ou sete anos, em que perguntei quando que eu iria parar de estudar e você respondeu que, se eu quisesse, jamais pararia de estudar. Naquele momento pouco entendi. Pois bem, cá estou eu. Com você, aprendi a lutar, persistir e nunca desistir, não importa o tamanho da pedra que esteja no caminho. Nunca me faltou apoio, sou muito grato por isso.

À minha mãe, Rosilene Prieto, pela presença e apoio nesses últimos dois anos, desde que nos reencontramos. Agradeço muito pelo incentivo e carinho, mesmo que de longe, isso daqui também é por você. Estendo meus agradecimentos à minha querida irmã, Jhébica, meus sobrinhos Artur e Rafa, meu padrasto Claudio, minhas tias, Nena e Valdirene, e meus avós, Maria e Domingos. Estar com vocês nas férias foi de grande importância para que eu conseguisse permanecer bem durante período da vida.

À minha namorada, Danúbia, pela presença maravilhosa ao longo desses anos que venho me sentindo tão amado. Agradeço muito por tê-la em minha vida e sinto o quanto construímos e crescemos juntos nesses dois anos de mestrado. É incrível compartilhar as conquistas que estamos tendo, apenas o começo de muitas que virão. Sou muito feliz pela vida que tenho com você, a Mimiko e o Jorge – sem a menor dúvida, razões de grandes alegrias e inspirações. Obrigado por ser quem você é, amo você, amo nós.

Aos meus incríveis e queridos amigos, sem esses eu não seria quem sou e a vida não teria o brilho que tem. Aos meus amigos de longa data que tanto amo e por quem eu me sinto tão amado: Antônio, Claudia, Dan, Jhony, Lepeco, Luani, Luisinho, Luiz César, Marcos e Pedro. Aos amigos um pouco mais recentes, que foram adições maravilhosas na minha vida: Alessa, Bia, Bianja, Edu (Schumacher), Edu (Zanette), Eliezer, Pri, Thaís e Tiago. Aos meus amigos e colegas que fiz nesses cinco anos integrando o LAbe: Cami, Davi, Isa, Jú Henke, Júlia de preto, Lepeco, Letícia, Mafê, Marcos, Oda, Pri e Victor. Foi incrível contar com pessoas tão incríveis e queridas em um ambiente de trabalho tão aconchegante e acolhedor. Obrigado pelos memoráveis momentos de descontração juntos, os almoços no RU, os intervalos de café e as muitas conversas construtivas (e não construtivas) que tivemos. Também agradeço aos amigos e colegas que tive a oportunidade de conhecer no PGENTO: Allan, André, Ayane, Cinara, Cindy, Diego, Frederico, Harryson, Jefferson, Joshua, Junior, Leo, Lucas, Luísa, Mônica e Suianne.

Expresso minha gratidão ao professor Dr. Gabriel Melo, que desde o começo do projeto me auxiliou na escolha das espécies e trouxe comentários construtivos e ideias interessantíssimas. Agradeço muito por ter sugerido algumas das espécies selecionadas, além de ajudar muito com os dados de ocorrências e checagem das identificações taxonômicas. É incrível ter a oportunidade de ouvir uma referência máxima no estudo das abelhas (e Hymenoptera!) durante esses anos. Além de tudo, uma grande inspiração para mim.

Agradeço ao professor Andrés Lira Noriega (INECOL), pela disciplina “Ecologia e Distribuição Geográfica”, ofertada no PPG em Botânica da UFPR em 2021. Foi nessa disciplina que tive a oportunidade de me aprofundar em modelagem de nicho ecológico, compreender a metodologia que segui, além de ter conhecido o pacote *kuenm*, fundamental para o trabalho de mestrado que realizei. Agradeço o Dr. Marlon E. Cobos, primeiro autor do *kuenm*, que atenciosamente respondeu às minhas dúvidas e dificuldades nas análises. Também sou muito grato à Dra. Fernanda Brum, pela disciplina “Tópicos Especiais em Ecologia II – Modelagem de Nicho Ecológico”, ofertada no PPG em Ecologia e Conservação da UFPR em 2022. Aprendi muito com as suas aulas, foram de importância fundamental e que contribuíram em muito para

o desenvolvimento do meu trabalho de mestrado. Agradeço também por ter sido gentil e acessível para esclarecer as dúvidas que tive ao longo do caminho.

Sou grato ao professor Dr. Eduardo Almeida (FFCLRP-USP), por ter me recebido atenciosamente e aberto as portas do Laboratório de Biologia Comparada e Abelhas (LBCA) para estudar o material de *Tetraglossula* e *Mourella caerulea*, além das conversas entusiasmantes sobre biologia e biogeografia de abelhas. Estendo meus agradecimentos aos colegas queridos que conheci e que me receberam na memorável estadia em Ribeirão Preto: Felipe (Nei), Matheus (Padawan) e Sávio.

Agradeço também ao Instituto Nacional de Ciência & Tecnologia (INCT) em Ecologia, Evolução e Conservação da Biodiversidade (EECBio) pelo o acesso à *cluster* do servidor EcoEvol para parte das análises.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa, sem a qual seria impossível esse mestrado. Agradeço ao governo Lula, pela retomada dos investimentos na Ciência e pelo aumento nos valores das bolsas, que estavam há mais de 10 anos sem reajustes, tornando quase impossível a permanência de pesquisadores de baixa renda, como eu.

Por fim, agradeço à Universidade Federal do Paraná, que foi a minha segunda casa nesses 8 anos de tanto crescimento e oportunidades. Viva à Universidade Pública!

*“Soy America Latina
Un pueblo sin piernas pero que camina”*

Calle 13 – Latinoamerica, 2010

*“Nada a temer senão o correr da luta
Nada a fazer senão esquecer o medo
Abrir o peito a força, numa procura
Fugir às armadilhas da mata escura”*

Milton nascimento – Caçador de Mim, 1981

RESUMO

A iminência das alterações desencadeadas pelas mudanças climáticas antropogênicas ameaça a biodiversidade como um todo, com perspectivas preocupantes para as próximas décadas. A preocupação se estende para as abelhas, grupo reconhecido pelo protagonismo na polinização em ambientes naturais e agrícolas. O presente trabalho teve como objetivo investigar os possíveis impactos das mudanças climáticas na distribuição de abelhas, em especial o deslocamento para maiores latitudes ao sul, tendo como enfoque uma das regiões de maior diversidade de abelhas no mundo – sul e sudeste da América do Sul. Para isso, utilizou-se modelagem de nicho ecológico para acessar as áreas de adequabilidade no presente e em dois cenários de mudanças climáticas (um otimista e um pessimista) para 2050. Foram selecionadas 20 espécies (19 gêneros) de diferentes grupos taxonômicos e funcionais, com representantes das cinco subfamílias de abelhas que ocorrem no continente. Para seis dos gêneros selecionados, foram adicionadas outras seis espécies, porém com distribuição mais ao norte, para comparações par-a-par quanto às mudanças de distribuição e sobreposição geográfica entre pares de espécies evolutivamente próximas. Para as 20 espécies da região de interesse, foram quantificadas as áreas de estabilidade, perdas e ganhos de adequabilidade nos cenários futuros. As mudanças nas áreas de distribuição foram classificadas em (i) deslocada, (ii) reduzida, (iii) expandida e (iv) inalterada. No geral, os modelos apontam para predominância nas áreas estáveis de adequabilidade (~60%), entretanto com valores bastante expressivos de perdas (~20%) e um pouco menores de ganhos (~16%) de adequabilidade. O deslocamento das áreas de distribuição foi a resposta mais frequente para as espécies (35%), seguidas por reduções (30–35%) e expansões (25%) das áreas de adequabilidade. Além disso, os resultados indicam perdas drásticas de riqueza no sul da América do Sul nos cenários futuros. Quanto aos grupos funcionais, foi possível identificar maiores suscetibilidades à perda de adequabilidade para as espécies solitárias, as com nidificação em solo e as especialistas em recursos florais. Por outro lado, espécies eussociais, com nidificação acima do solo e generalistas demonstraram-se menos sensíveis à perda de adequabilidade, inclusive com maiores propensões a deslocamento ou expansão nas áreas de distribuição. Em relação aos pares de espécies de mesmo gênero, são preditas reduções nas áreas de coocorrências no futuro, com tendência a deslocamento da sobreposição em direção ao sul. Para cinco dos seis gêneros (*Augochlora*, *Bombus*, *Paroxystoglossa*, *Tetraglossula* e *Thectochlora*), as espécies distribuídas mais ao norte demonstraram-se mais sensíveis a perdas de adequabilidade do que as distribuídas ao sul. Diferentemente, para *Rhinocorynura* foi apontada a expansão da espécie ocorrendo mais ao norte e redução da espécie com distribuição ao sul. Por fim, destaca-se o interesse em considerar espécies de diferentes grupos taxonômicos e funcionais em esforços de mensurar impactos das mudanças climáticas na distribuição de espécies, de forma a melhor avaliar as diferentes respostas potenciais e dar suporte a tomadas de decisão robustas para mitigar os impactos na biodiversidade.

Palavras-chave: Abelhas. Biogeografia ecológica. Conservação. Distribuição de espécies. Modelagem de nicho ecológico. Mudanças climáticas

ABSTRACT

The imminence of the impacts of anthropogenic climate change threatens biodiversity as a whole, with worrying prospects for the coming decades. The concern extends to the bees, a group recognized for their role in pollination in natural and agricultural environments. The main aim of this study was to investigate the potential impacts of climate change on the distribution of bees, especially the range-shift to the south, focusing on one of the most diverse regions in the world – South and Southeast South America. For this purpose, ecological niche modeling (ENM) has been used to assess the areas of suitability in the present and in two climate change scenarios (one optimistic and one pessimistic) for 2050. A sample of 20 bee species (19 genera) was selected from different taxonomic and functional groups, with representatives of the five subfamilies that occur on the continent. For six selected genera, another six close-related species (of the same genus, but with a more northern distribution) were selected for pairwise comparisons of changes in distribution and geographical overlapping. For the 20 southern species, the projections were quantified in terms of suitable stability, losses and gains of suitability. Also, the projections were classified into range-shift classes: (i) displaced, (ii) reduced, (iii) expanded and (iv) unchanged. Overall, the models point to predominance in suitable stable areas (~60%), however with rather expressive values of losses (~20%) and slightly lower gains (~16%). Displaced distributions were the most effect for the species in the future scenarios (35%), followed by reduced (30–35%) and expanded (25%) distributions. In addition, the models indicate drastic richness declines in the region in climate change scenarios. For the functional groups, it was possible to identify higher susceptibility to losses of suitable areas for the solitary species, those with below ground nesting and the floral resources specialists. On the other hand, eusocial species, those with above ground nesting and generalists tended to be less susceptible, with more frequent tendencies to displacement or expansion of distribution range. The models predicted reductions in the overlapping areas of species from the same genus, with a tendency to shift the overlapping areas towards the south. For five of the six genera (*Augochlora*, *Bombus*, *Paroxystoglossa*, *Tetraglossula*, and *Thectochlora*), species with more Northern distribution tend to be more susceptible to loss of suitability than those with Southern distribution. In contrast, for *Rhinocorynura* was predicted the expansion of the northern species and reduction of the southern species. Finally, it is highlighted the importance of considering species from different taxonomic and functional groups in efforts to measure impacts of climate change on species distribution in order to better evaluate the different potential responses and provide support for robust decision-making to mitigate impacts on biodiversity.

Keywords: Bees. Climate change. Conservation. Ecological biogeography. Ecological niche modeling. Species distribution

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 – DIAGRAMA BAM	19
FIGURA 2 – EXEMPLOS DE PROJEÇÕES CATEGORIZADAS NAS CLASSES DE MUDANÇAS DE DISTRIBUIÇÃO	42
FIGURA 3 – PORCENTAGENS DE ESTABILIDADE, GANHOS E PERDAS DE ADEQUABILIDADE PARA CADA ESPÉCIE E CENÁRIO	45
FIGURA 4 – MAPAS DE RIQUEZA GERAL DE ABELHAS.....	46
FIGURA 5 – PORCENTAGENS DE DESLOCAMENTO E DE BALANÇO POR ESPÉCIE E CENÁRIO.....	47
FIGURA 6 – MAPAS DE RIQUEZA NOS DOIS GRUPOS FUNCIONAIS DE COMPORTAMENTO SOCIAL	49
FIGURA 7 – MAPAS DE RIQUEZA NOS DOIS GRUPOS FUNCIONAIS DE ESPECIALIZAÇÃO FLORAL	50
FIGURA 8 – MAPAS DE RIQUEZA NOS DOIS GRUPOS FUNCIONAIS DE SUBSTRATO DE NIDIFICAÇÃO	51
FIGURA 9 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA O PAR DE ESPÉCIES DE <i>Augochlora</i>	52
FIGURA 10 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA O PAR DE ESPÉCIES DE <i>Bombus</i>	52
FIGURA 11 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA O PAR DE ESPÉCIES DE <i>Paroxystoglossa</i>	53
FIGURA 12 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA O PAR DE ESPÉCIES DE <i>Rhinocorynura</i>	53
FIGURA 13 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA O PAR DE ESPÉCIES DE <i>Tetraglossula franki</i>	54
FIGURA 14 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA O PAR DE ESPÉCIES <i>Thectochlora basiatra</i> E <i>T. alaris</i>	54
FIGURA 15 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA O PAR DE ESPÉCIES <i>Thectochlora hamata</i> E <i>T. alaris</i>	55

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 – ESPÉCIES SELECIONADAS31

TABELA 2 – VARIÁVEIS CLIMÁTICAS DO WORLDCLIM V. 2.134

TABELA 3 – MODELOS DE CIRCULAÇÃO GLOBAL (GCMs).36

TABELA 4 – PARÂMETROS UTILIZADOS NO PACOTE *grinnell* PARA AS
SIMULAÇÕES37

TABELA 5 – RESULTADOS OBTIDO PARA CADA CENÁRIO DE 205044

TABELA 6 – RESULTADOS SEPARADOS POR GRUPO FUNCIONAL48

TABELA 7 – ÁREA DE SOBREPOSIÇÃO, EM PORCENTAGEM, EM RELAÇÃO À
ÁREA TOTAL DE ADEQUABILIDADE DO PAR DE ESPÉCIES.55

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	15
1.1 OBJETIVOS	17
2 REVISÃO DE LITERATURA	18
2.1 MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICO: PRESSUPOSTOS TEÓRICOS	18
2.1.1 O espaço ambiental (E)	18
2.1.2 A estrutura conceitual Biótica-Abiótica-Mobilidade	18
2.1.3 A relação entre a área acessível (M) e área de calibração dos modelos de nicho ecológico.....	20
2.2 ALGORITMOS DE MODELAGEM DE NICHOS.....	22
2.2.1 MaxEnt (Phillips et al., 2006).....	23
2.3 MÉTRICAS DE AVALIAÇÃO DOS MODELOS	26
2.4 REGIÃO GEOGRÁFICA DE INTERESSE	27
2.4.1 Relação da região de interesse com o gradiente latitudinal de diversidade de abelhas... ..	27
3 MATERIAL E MÉTODOS	30
3.1 CRITÉRIO DE INCLUSÃO DE ESPÉCIES	30
3.2 DADOS DE DISTRIBUIÇÃO	32
3.3 DADOS CLIMÁTICOS	33
3.4 SELEÇÃO DOS MODELOS DE CIRCULAÇÃO GLOBAL (GCMS)	35
3.5 SELEÇÃO DAS ÁREAS DE CALIBRAÇÃO DOS MODELOS	36
3.6 CALIBRAÇÃO, AVALIAÇÃO E ESCOLHA DOS MELHORES MODELOS.....	38
3.7 PROJEÇÕES	39
3.8 ANÁLISES PÓS-MODELOS	40
4 RESULTADOS	44
4.1 GRUPOS FUNCIONAIS	47
4.2 SOBREPOSIÇÃO GEOGRÁFICA ENTRE OS PARES DE ESPÉCIES.....	52
5 DISCUSSÃO	55
5.1 GRUPOS FUNCIONAIS	60
5.2 SOBREPOSIÇÃO GEOGRÁFICA ENTRE OS PARES DE ESPÉCIES.....	62
5.3 IMPLICAÇÕES PARA A CONSERVAÇÃO DAS ABELHAS	65
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS	66
REFERÊNCIAS	69
APÊNDICE 1 – SIMULAÇÕES DE DISPERSÃO, RESULTADOS DAS CALIBRAÇÕES, MODELOS FINAIS E PROJEÇÕES FINAIS.....	84
APÊNDICE 2 – PARAMETRIZAÇÕES SELECIONADAS PARA OS MODELOS DE CADA ESPÉCIE	85
APÊNDICE 3 – MAPAS DE PROJEÇÕES PARA CADA UMA DAS ESPÉCIES E PONTOS DE OCORRÊNCIAS UTILIZADOS NOS MODELOS	88
APÊNDICE 4 – VALORES E CLASSES DE MUDANÇAS POR ESPÉCIE E CENÁRIO	97
ANEXO A – DADOS DE OCORRÊNCIAS UTILIZADOS E RESPECTIVAS REFERÊNCIAS	99

1 INTRODUÇÃO

As abelhas constituem um grupo monofilético de himenópteros aculeados (isto é, fêmeas com o ovipositor modificado em ferrão). Morfologicamente, as abelhas diferem dos demais himenópteros principalmente pela presença de cerdas ramificadas e basitarso posterior mais largo que os demais tarsômeros (Silveira et al., 2002; Michener, 2007). Além disso, a relação direta com plantas com flores e a dependência de recursos florais para a alimentação das larvas são características biológicas marcantes das abelhas (Michener, 2007). Dentro do grupo é observada uma ampla diversidade de aspectos biológicos, ligadas a diferentes interações e respostas ao meio, incluindo diversos comportamentos sociais, diferentes substratos de nidificação, cleptoparasitismo, forrageamento crepuscular e especialização em recursos florais e não florais (Silveira et al., 2002; Michener, 2007). As abelhas são agrupadas em sete subfamílias dentro de uma família, Apidae *sensu lato* (Melo & Gonçalves, 2005). No Brasil, há representantes de cinco dessas subfamílias: Andreninae, Apinae, Colletinae, Halictinae e Megachilinae (Silveira et al., 2002; Melo & Gonçalves, 2005). Atualmente, são reconhecidas mais de 20 mil espécies em todo o mundo (Ascher & Pickering, 2023), sendo que cerca de 10% dessas (N = 1965 spp.) ocorrem no território brasileiro (Melo, 2022).

Considerando-se a importância ecológica, as abelhas são frequentemente lembradas como as protagonistas no serviço ecossistêmico de polinização. As abelhas são tidas como os agentes polinizadores mais importantes em condições naturais (Winfree et al., 2009; Goulson et al., 2015), sendo também fundamentais para a produção de várias culturas agrícolas em todo o mundo (Kleijn et al., 2015). Este posto se dá pela dependência restrita de pólen para a alimentação de suas larvas, o que confere fidelidade e constância nas visitas florais (Michener, 2007; Kleijn et al., 2015) No Brasil, as abelhas são visitantes florais em 92% dos cultivos, sendo reconhecidamente polinizadoras de 63% e exclusivas em mais de 50% (Wolowski et al., 2019). Muito além dos benefícios econômicos imediatos, a motivação para a conservação biológica parte também da rica e complexa biodiversidade, da qual as abelhas fazem parte (Kleijn et al., 2015).

A iminência das alterações desencadeadas pelos impactos das ações humanas ameaça a conservação da biodiversidade como um todo (Hautier et al., 2015). Em relação às abelhas, são reportados declínios populacionais cada vez mais frequentes e drásticos, sendo a alteração e fragmentação de habitat as principais causas, em especial ao transformar um ambiente complexo em uma monocultura agrícola ou pecuária (Potts et al., 2010; Zattara & Aizen, 2021). Adicionalmente, a impermeabilização do solo, decorrente da expansão urbana, também é um

fator que influencia negativamente a persistência das abelhas (Potts et al., 2010; Cardoso & Gonçalves, 2015; Pereira et al., 2021). Além disso, são crescentes as evidências dos impactos dos agrotóxicos nas comunidades de abelhas (Goulson et al., 2015). Não menos importantes, mas mais recentemente estudadas, as mudanças climáticas antropogênicas representam grande ameaça em escala global, com evidências recentes quanto às contribuições para os declínios populacionais e extinções locais de abelhas (Giannini et al., 2012; Soroye et al., 2020). No Brasil, uma evidência marcante foi o desaparecimento local de *Bombus bellicosus* no limite norte da sua distribuição, no estado do Paraná (Martins & Melo, 2009; Martins et al., 2015). Outros estudos preditivos também apontam para reduções na distribuição de abelhas em cenários futuros (Giannini et al., 2012; Lima & Marchioro, 2021), ao passo que outros trabalhos apontam para propensões a aumento de distribuição para algumas espécies, especialmente as generalistas (Silva et al., 2015).

Um dos grandes obstáculos para acessar o estado de conservação de espécies de abelhas, assim como para a maioria dos organismos, é a falta de dados de distribuição em ampla escala e de boa qualidade (Martins et al., 2015), o chamado déficit Wallaceano (Whittaker et al., 2005), o que também ocorre para muitos outros grupos de insetos (Diniz-Filho et al., 2010). Uma alternativa para lidar parcialmente com o déficit Wallaceano é utilizar a abordagem de modelagem de nicho ecológico (ou modelagem de distribuição de espécies), estimando a distribuição potencial a partir dos dados existentes de ocorrência junto a variáveis ambientais e climáticas (Kearney, 2006; Peterson et al., 2011). Dessa forma, a modelagem de nicho ecológico permite apontar áreas de interesse que ainda não foram amostradas (Silva et al., 2013), identificar áreas de grande biodiversidade e que não estejam delimitadas por áreas de conservação (Nóbrega & De Marco, 2011) e investigar os efeitos das mudanças climáticas na futura distribuição das espécies (Loyola et al., 2012; Martins et al., 2015). É neste último tópico em que se ancora a presente dissertação.

A proposta foi investigar os impactos das mudanças climáticas na distribuição de abelhas no sul da América do Sul em um futuro próximo (horizonte temporal de 2050). Embora não haja uma definição para esta região, o recorte geográfico contempla principalmente os domínios do Chaco (províncias do Pampa, Chaco e sul de Cerrado), Paraná (províncias Floresta do Paraná, Floresta de Araucária e *Esteros del Iberá*) e a zona de transição da América do Sul (províncias de Monte e Puna) (Morrone et al., 2022), assim como está dentro da zona climática *Southeastern South America* (SES), segundo a classificação utilizada no 6º relatório do IPCC (AR6) para análises climáticas subcontinentais (Christensen et al., 2013; Iturbide, 2020). A região é predominantemente de clima subtropical úmido, apontada como uma das regiões de

maior diversidade de abelhas no mundo (Michener, 1979; Orr et al., 2023), além de centro de origem e diversificação de várias linhagens (Michener, 1979). A região também compreende áreas altas montanhosas do sudeste do Brasil, que representa o limite norte de distribuição de algumas espécies de abelhas (Silveira & Cure, 1993). Sob esse recorte, partiu-se da hipótese de perda de adequabilidade no limite norte e deslocamento para maiores latitudes frente às mudanças climáticas, conforme foi descrito para *B. bellicosus* (Martins et al., 2015).

Adicionalmente, foram incluídas algumas espécies distribuídas mais ao norte, do mesmo gênero que as escolhidas no recorte de interesse, para investigar os impactos do aquecimento global na sobreposição entre essas. Espécies próximas filogeneticamente tendem a compartilhar substancialmente as características biológicas e fisiológicas que determinam os seus nichos fundamentais (Hutchinson, 1957; Wiens & Donoghue, 2004), referindo-se a um padrão evolutivo chamado de conservação filogenética de nicho (Peterson, 1999; Ackerly et al., 2003; Ricklefs, 2006; Rangel et al., 2007). A conservação de nicho é um dos componentes principais para compreender os efeitos esperados de flutuações ambientais na evolução de nicho das espécies, com consequências biogeográficas e nos padrões de assembleias (Webb et al., 2002; Ackerly, 2003; Wiens, 2004; Rangel et al., 2007). Uma vez havendo conservacionismo de nicho em um clado, o nicho ancestral determina as regiões e habitats em que os representantes do clado se distribuem, assim como onde irão persistir em cenários de mudanças climáticas (Wiens & Donoghue, 2004). Mesmo que em escala temporal de poucas décadas, é interessante utilizar espécies próximas (do mesmo gênero), assumidamente com nichos fundamentais semelhantes, mas com distribuições geográficas distintas, para investigar as possíveis diferenças nas respostas frente às mudanças climáticas.

1.1 OBJETIVOS

O objetivo geral é investigar as implicações das mudanças climáticas do futuro próximo (2050) na distribuição de abelhas do sul da América do Sul, a partir da modelagem de nicho ecológico. Como objetivos específicos tem-se: (i) construir modelos robustos para acessar os impactos das mudanças climáticas na distribuição de abelhas; (ii) compreender como diferentes grupos funcionais responderão às mudanças climáticas; (iii) identificar grupos taxonômicos mais suscetíveis às mudanças climáticas; (iv) investigar as implicações das mudanças climáticas na sobreposição geográfica de espécies evolutivamente próximas.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICOS: PRESSUPOSTOS TEÓRICOS

2.1.1 O espaço ambiental (E)

Operacionalmente, seguindo Soberón e Peterson (2005), a conceitualização do nicho parte do espaço ambiental multivariado (E), que é delimitado por variáveis abióticas, como variáveis de clima e topografia (Peterson et al., 2011). Dentro desse espaço multivariado, obtém-se um hipervolume que contempla as variáveis que permitem a existência de uma dada espécie. Essas variáveis influenciam, em uma determinada escala geográfica, as taxas de crescimento intrínseco e instantâneo de uma espécie (Peterson et al., 2011), o que remete ao nicho Grinnelliano (Soberón, 2007). Os modelos correlacionais de nicho ecológico partem do princípio do nicho de Grinnell (1917), em que as exigências ambientais (as variáveis abióticas aqui mencionadas) da espécie determinam os locais onde essa espécie pode permanecer (Grinnell, 1917).

2.1.2 A estrutura conceitual Biótica-Abiótica-Mobilidade

A estrutura conceitual **Biótica-Abiótica-Mobilidade**, também chamada de diagrama BAM, foi proposta por Soberón e Peterson (2005) com o objetivo de estruturar a conceitualização dos fatores limitantes da distribuição geográfica das espécies (Soberón & Peterson, 2005; Owens et al., 2013). A conceitualização é simbolizada graficamente por um Diagrama de Venn, baseado na teoria dos conjuntos (FIGURA 1). A linha de raciocínio parte da dualidade de Hutchinson (Hutchinson, 1957; Colwell & Rangel, 2009), em que todo ponto situado dentro do espaço geográfico (G) tem o seu correspondente no espaço ambiental (E). Enquanto a relação inversa não é verdadeira. Isso porque pode haver dois ou mais pontos na superfície do planeta com valores iguais das variáveis ambientais (Soberón et al., 2017) – a não ser que sejam usadas variáveis suficientes e em uma precisão adequada (Aiello-Lammens et al., 2015), neste caso estabelecendo uma relação de um para um entre os pontos do espaço G e o espaço E (Soberón et al., 2017). Isto é, toda combinação de variáveis abióticas possíveis e disponíveis, dentro da extensão espacial e temporal considerada, tem a sua correspondência no espaço geográfico, dentro do espaço e tempo considerado (Jackson & Overpeck, 2000). Da mesma forma, toda unidade geográfica considerada (ex. um pixel de dada resolução espacial) apresenta uma

combinação de componentes abióticos que deve estar presente dentro do espaço ambiental (**E**). Tal associação permite projetar o nicho e inferir a distribuição geográfica de uma espécie (Diniz-Filho & Loyola, 2012; Soberón et al., 2017).

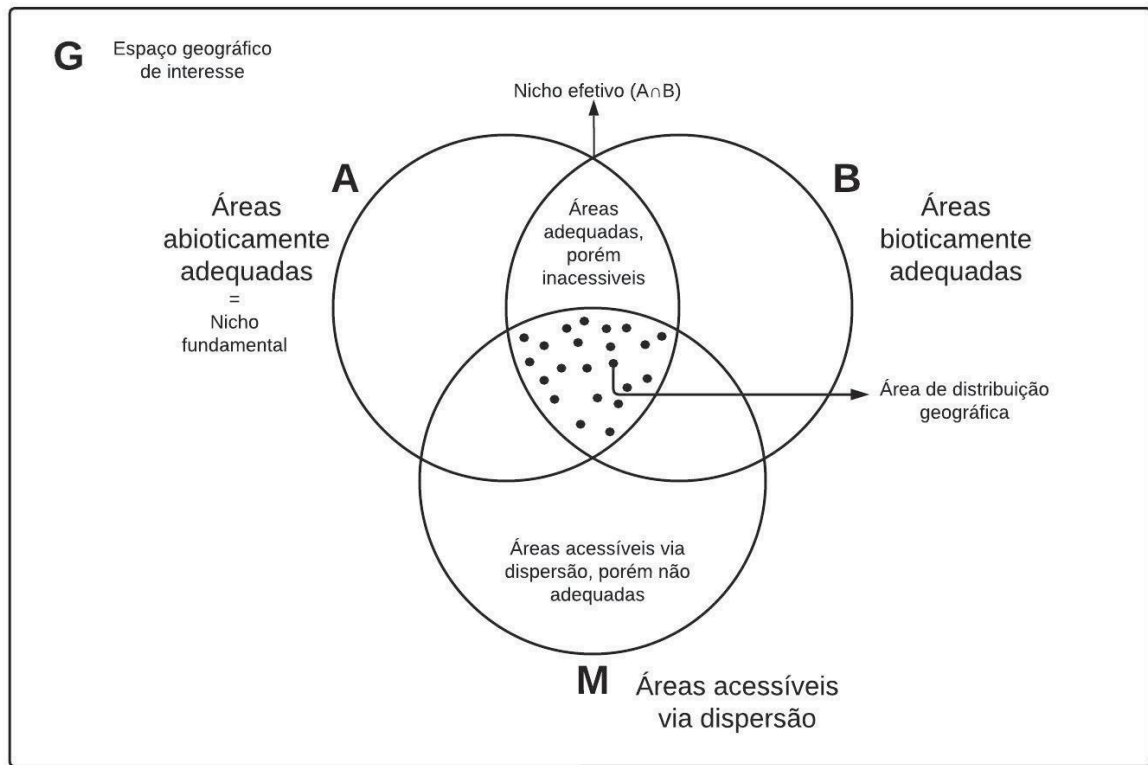


FIGURA 1 – DIAGRAMA BAM, ADAPTADO DE SOBERÓN E PETERSON (2005), DENOTANDO AS INTERAÇÕES ENTRE OS FATORES ABIÓTICOS (A), BIÓTICOS (B) E ACESSIBILIDADE VIA DISPERSÃO (M), DENTRO DE UM ESPAÇO GEOGRÁFICO DE INTERESSE (G).

Dessa forma, a região geográfica, com a sua área equivalente no espaço ambiental, que apresenta as condições abióticas favoráveis para a existência da espécie em questão é chamada de **A**. Inclui-se aqui os fatores quantificáveis em relação ao meio abiótico, como por exemplo as quantificações referentes a temperatura, precipitação, altitude e radiação solar – todos ligados, direta ou indiretamente, às tolerâncias fisiológicas da espécie. Esse componente **A** pode ser associado ao nicho potencial (Jackson & Overpeck, 2000), ou então ao nicho fundamental da espécie (Hutchinson, 1957; Soberón & Peterson, 2005), ou, mais recentemente, ao nicho fundamental existente (Peterson et al., 2011). Se indivíduos da espécie em questão chegarem a essa região, seja por dispersão, seja por introdução, qualquer outro aspecto limitando o seu estabelecimento ou crescimento populacional será de ordem biótica (Soberón & Peterson, 2005).

A região geográfica **B** denota a expressão em que as interações interespecíficas são obrigatórias ou muito fortes para a ocorrência da espécie, sendo, então, os componentes bióticos que limitam a distribuição geográfica (Soberón & Peterson, 2005). A região **B** apresenta conjuntos de combinações bióticas favoráveis ligadas às dinâmicas populacionais, dentre elas os recursos alimentares limitados, competidores, predadores e mutualistas. A região de interseção entre **A** e **B** (denotada como $A \cap B$) é expressa geograficamente como as partes do mundo em que há: 1) condições abióticas existentes e favoráveis para a ocorrência da espécie e 2) disponibilidade de mutualistas e recursos alimentares, ao mesmo tempo em que os predadores, competidores e outros antagonistas não irão impedir a permanência da espécie (Soberón & Peterson, 2005). Essa interseção $A \cap B$ é a expressão geográfica do nicho efetivo (*Realized Niche*) (Hutchinson, 1957).

Por último, a região **M** refere-se ao espaço geográfico que a espécie de interesse pôde acessar durante a sua história evolutiva via dispersão (Soberón & Peterson, 2005). Cabe a ressalva para as introduções biológicas por ações antropogênicas, que transcendem as barreiras biogeográficas e história evolutiva da espécie (Soberón & Peterson, 2005). Ao considerar a **M**, deve-se ter em mente que a espécie em questão não teria visitado regiões fora da **M** por razões não relacionadas aos fatores abióticos **A** (Anderson & Raza, 2010; Barve et al., 2011). De maneira mais sucinta, a região **M** é a região geográfica acessível para a espécie dado um período relevante (Soberón et al., 2005; Barve et al., 2011). Essa área é uma expressão complexa dos processos ecológicos atuando sobre a espécie e de sua história evolutiva (Brown et al., 1996; Barve et al., 2011). Dessa forma, os fatores que determinam as áreas de distribuição são complexos e dinâmicos ao longo do tempo, como fatores abióticos relacionados a tolerâncias e requerimentos fisiológicos, conjunto de complexas interações bióticas e a capacidade de dispersão e colonização (Grinnell, 1917; MacArthur, 1972; Pulliam, 2000; Soberón & Peterson, 2005). A delimitação da região **M** deve passar por um olhar interdisciplinar, que leva em conta as dinâmicas ecológicas, história evolutiva, processos biogeográficos e filogeografia do grupo em estudo (Barve et al., 2011).

2.1.3 A relação entre a área acessível (M) e área de calibração dos modelos de nicho ecológico

Muito se discute sobre a importância da delimitação da área de calibração – isto é, a área em que os modelos são construídos – dos modelos de nicho ecológico (Barve et al., 2011; Saupe et al., 2012; Machado-Stredel et al., 2021a). O tamanho da área de calibração está

intrinsecamente ligado aos resultados obtidos nos modelos (Giovanelli et al. 2010; Acevedo et al., 2017; Cooper & Soberón, 2018). Por isso, tem-se que a área de calibração deve ser o mais próximo possível da área acessível (**M**) da espécie (Barve et al., 2011). Ao se estimar a área acessível (**M**), deve-se considerar como diferentes barreiras facilitaram ou restringiram a dispersão de espécies para novas regiões (Machado-Stredel et al., 2021a). Portanto, obter uma área de calibração mais realística é crítico e imprescindível para propiciar modelos mais robustos, assim como levar a melhores interpretações (Barve et al., 2011; Saupe et al., 2012; Machado-Stredel et al., 2021a).

Uma das abordagens mais utilizadas, se não a mais utilizada, é a delimitação de *buffers* em cada ponto de ocorrência, determinando um valor de raio que remeta à capacidade de dispersão da espécie em questão. Embora simples, essa abordagem possibilitou muitos avanços dentro da modelagem de nicho (Machado-Stredel et al., 2021a). Por outro lado, é uma abordagem que pode ser considerada como ultrapassada, uma vez que uma área baseada em círculos a partir de cada ponto de ocorrência está longe de representar a área que a espécie pôde ter acesso ao longo de um período relevante, principalmente levando em conta as irregularidades da superfície terrestre e das barreiras climáticas (Machado-Stredel et al., 2021a).

Outra abordagem bastante utilizada é a baseada em ecorregiões (ou biomas), em que a área de calibração é delimitada pelos polígonos referentes às ecorregiões em que a espécie ocorre. Essa abordagem também pode ser complementada pela inclusão das ecorregiões adjacentes (Machado-Stredel et al., 2021a). Trata-se de uma abordagem bastante interessante, em que são consideradas barreiras biogeográficas para a área de calibração dos modelos. Entretanto, é uma hipótese de área de calibração que exige cautela. Dependendo do caso de estudo, a área de calibração pode ser muito maior do que se julgaria como plausível para a acessibilidade da espécie. Tal problema pode levar a predições que apontam determinadas regiões como adequadas para a ocorrência da espécie, sendo que podem ser regiões de extrapolação estrita – que são muito distintas das regiões onde a espécie ocorre e que são resultantes de extrapolações dos modelos, quando consideradas projeções para além da área de calibração (Owens et al., 2013; Machado-Stredel et al., 2021a).

Recentemente, Machado-Stredel e colaboradores (2021a) propuseram um método muito interessante e inovador para a seleção de áreas de calibração. Trata-se de uma abordagem baseada em simulações de dispersão, ideia esboçada inicialmente por Barve e colaboradores (2011), mas que não tinha sido implementada até então. A proposta de Machado-Stredel e colaboradores (2021a) oferece a possibilidade de construir a área acessível (**M**) a partir de premissas biologicamente realísticas. Primeiro, ao incorporar mudanças climáticas relevantes

nas simulações de dispersão. Segundo, partindo do conceito de nicho fundamental e do espaço ambiental (**A**) que o define (Peterson & Soberón, 2012), assim como assumindo a premissa de que o nicho fundamental é conservado (Peterson et al., 1999; Peterson, 2011). O nicho fundamental é estimado a partir de um *ellipsoid envelope model* (Green, 1974; Soberón & Peterson, 2020), construído com os dados de ocorrências e os componentes principais (os três primeiros eixos resultantes de uma PCA) que representam o clima presente (Machado-Stredel et al., 2021a). O elipsoide é definido pelo centroide e a matriz de covariação, sendo que os limites do que é adequado ou inadequado (nicho fundamental) são calculados usando a distribuição de probabilidade cumulativa de qui-quadrado, a partir da distância de Mahalanobis do centroide do elipsoide (Etherington, 2019; Machado-Stredel et al., 2021a).

A partir disso, é possível simular os processos de dispersão, colonização e extinção frente a diferentes condições climáticas. Na proposta, são considerados os climas do presente e do Último Máximo Glacial (LGM, cerca de 25–21 mil anos atrás), assim como cenários de transição entre esses dois, a partir de interpolações. As simulações de dispersão ocorrem a partir dos pontos de ocorrências conhecidos, amostrando uma determinada proporção desses pontos para chamar de “população inicial”. Os eventos de dispersão partem dos *pixels* (das camadas climáticas, dada a resolução escolhida) em que estão as ocorrências, podendo alcançar apenas os *pixels* adjacentes. Após a rodada de dispersão, para cada novo *pixel* acessado pode resultar em uma colonização ou não, a depender se esse *pixel* é adequado para a permanência da espécie – a partir do nicho fundamental estimado e do cenário climático (Machado-Stredel et al., 2021a). Esses eventos são simulados por um número escolhido de vezes por cada cenário climático (LGM, presente e cenários de transição). Considerando a robustez e inovação do método, foi escolhida essa abordagem para a delimitação das áreas de calibração dos modelos no presente trabalho – os detalhes dos parâmetros utilizados estão descritos na seção de metodologia.

2.2 ALGORITMOS DE MODELAGEM DE NICHOS

A crescente disponibilidade de programas e pacotes do R que propiciam o uso acessível e fácil de diferentes e complexos algoritmos para modelagem de nicho gera entusiasmo, ao poupar tempo e oferecer possibilidades de metodologias, ao primeiro olhar, robustas. Por outro lado, abre-se uma série de problemas decorrentes do uso de algoritmos complexos sem o conhecimento mínimo acerca do funcionamento e dos pressupostos conceituais por trás de cada método (Diniz-Filho & Loyola, 2011). Assim sendo, optou-se por

usar apenas o algoritmo MaxEnt (Phillips et al., 2006), buscando a compreensão de seus parâmetros e facetas. O MaxEnt é possivelmente o algoritmo mais utilizado em modelagem de nicho, acompanhando um grande conhecimento acumulado na literatura a respeito de seu funcionamento (Elith et al., 2011). O pacote para R *kuenm*, criado por Cobos e colaboradores (2019a), possibilita a exploração dos diferentes parâmetros do MaxEnt, de modo a testar uma grande possibilidade de combinações em modelos candidatos e selecionar aqueles com as melhores performances. Abaixo é discutido sobre os parâmetros do MaxEnt e adiante, na metodologia, são descritos os procedimentos metodológicos usados no pacote.

2.2.1 MaxEnt (Phillips et al., 2006)

MaxEnt é o programa *oper-source* que implementa o algoritmo de Máxima Entropia, proposto por Phillips e colaboradores (2006), seguindo uma fórmula matemática precisa em um princípio de funcionamento de aprendizagem de máquina (Phillips et al., 2006). O pressuposto da máxima entropia no espaço geográfico é escolher os modelos que são o mais similar possível às expectativas prévias, ao mesmo tempo que é consistente com os dados apresentados (Dudik et al., 2004, Merow et al., 2013). As expectativas prévias remetem, usualmente, à distribuição uniforme no espaço, sendo que todas as células têm igual probabilidade de conter uma presença (Merow et al., 2013). Dessa forma, o princípio da máxima entropia seleciona o modelo que é mais semelhante às expectativas prévias (Merow et al., 2013). Por muito tempo, o funcionamento do MaxEnt foi um mistério, entretanto as suas funções foram sendo atualizadas e seu funcionamento tornou-se melhor conhecido (Phillips et al., 2017).

Ao utilizar o MaxEnt, o usuário se depara com uma variedade de decisões para a modelagem. Essas decisões vão desde os dados de entrada, passando pelas configurações dos parâmetros existentes no algoritmo, até as escolhas relacionadas aos resultados e validações dos modelos. Tais decisões devem ser suportadas por justificativas biológicas, tendo por trás hipóteses específicas, levando em consideração os objetivos do estudo, aspectos espécie-específicos, além de refletir pressupostos definidos *a priori* (Peterson et al., 2011; Araújo & Peterson 2012; Merow et al., 2013). No entanto, uma grande parte dos trabalhos utilizando MaxEnt, mesmo os recentes, acabam por seguir as predefinições padrões (*default*) (Morales et al., 2017) – algo que pode ser atribuído à falta de familiaridade com o funcionamento do algoritmo (Merow et al., 2013). Por outro lado, há mais de uma década vem sendo demonstrado que as alternativas explorando as parametrizações são frequentemente as mais apropriadas e

geram melhores resultados (Elith et al., 2010; 2011, Merow et al., 2013, Morales et al., 2017; Cobos et al., 2019b).

O funcionamento do MaxEnt parte da separação da área de estudo em uma grade de células, conforme a resolução das variáveis utilizadas. Os pontos de ocorrência estão contidos dentro dessa área, que abrange também regiões em que as presenças são desconhecidas (seja por falta de amostragem, seja por inadequação para a ocorrência da espécie). Essa área deve ser relacionada à área acessível (**M**), a área definida para a calibração, como discorrido acima (Barve et al., 2011). Dentro da área de calibração, o MaxEnt amostra uma dada quantidade de células de fundo (*background*), que não são as células em que foram contabilizadas presenças, e contrasta essas contra as células de presenças (Elith et al., 2011, Merow et al., 2011). A partir disso, as células são comparadas em relação às variáveis preditoras. Os resultados “brutos” do MaxEnt são os valores de ROR (*Relative Occurrence Rate* – taxa relativa de ocorrência). A partir de uma transformação dessas taxas, pode-se interpretar valores de probabilidade de presença (Merow et al., 2013).

Merow e colaboradores (2013) apresentam o seguinte dilema ao utilizar o MaxEnt: 1. assumir que os pontos de ocorrência são decorrentes de amostragens aleatórias (o que é questionável) e prever os valores de ROR (uma interpretação razoável dos resultados); 2. assumir que os dados de presença representam uma amostragem aleatória do espaço (uma suposição razoável, caso o viés de amostragem não for um problema) e prever as probabilidades de presença (o que é uma interpretação questionável dos resultados do MaxEnt). Por outro lado, de acordo com o objetivo do estudo, é possível simplesmente interpretar os resultados do MaxEnt como índices de adequabilidade de habitat (Merow et al., 2013).

O MaxEnt apresenta classes de características (ou *feature classes*), que são transformações matemáticas dos preditores, derivadas para cada variável preditora (Merow et al., 2013). São essas: *linear*, *quadratic*, *product*, *threshold*, *hinge*. A função das classes de características está relacionada às curvas de resposta, que demonstram as predições de adequabilidade em função de uma variável preditora. As classes de características apresentam diferentes complexidades da resposta e podem ser usadas para interpretar o quão plausíveis biologicamente são os modelos (Merow et al., 2013). Abaixo são resumidas, a partir de Merow e colaboradores (2013), as classes de *features* utilizadas no MaxEnt:

Linear: a área predita corresponde aproximadamente aos valores das variáveis onde estão as presenças da espécie (nos dados de treino).

Quadratic: limita a covariância de um preditor em relação aos demais preditores, de forma que a área predita venha a corresponder às observações.

Product: utiliza a mesma lógica do *quadratic*, além de ser equivalente aos “termos de interação” na regressão, quando classes lineares são incluídas. É calculado para cada par de preditores.

Threshold: transforma um preditor contínuo em um preditor binário. Abaixo do valor do limiar é atribuído 0, enquanto valores acima do limiar correspondem a 1. Pode ser relacionado, a dados empíricos, quando existe uma tolerância fisiológica – acima de tal valor a espécie pode ocorrer, abaixo não pode ocorrer.

Hinge: semelhante ao *threshold*, entretanto utiliza uma função linear, em vez de uma função por etapas. É uma generalização das classes “linear” e “threshold”. Pode caracterizar um processo que se inicia em um limiar e cresce linearmente (ex. transpiração controlada por estômatos – Merow et al., 2013)

Gain function: uma função penalizada de máxima verossimilhança. O MaxEnt maximiza o ganho como uma regularização para reduzir o *overfitting* (Dudik et al., 2004, PHILLIPS et al. 2006). Dessa forma, encontra-se o modelo que melhor consegue diferenciar presenças de localidades de *background* (Merow et al., 2013). O efeito da regularização é menor conforme maior é o número de presenças (Merow et al., 2013).

Um outro conjunto de parametrizações são os multiplicadores de regularização (*regularization multipliers*), que selecionam *features* individuais para cada preditor que mais contribuem para o ajuste do modelo (Merow et al., 2013). Baseia-se em combinações de verossimilhança e penalidades complexas (Warren & Seifert, 2011; Merow et al., 2013). Pode ser interpretada também como a adição de uma distribuição de um *prior* bayesiano nos parâmetros (Goodman, 2003). Ao trabalhar os ajustes dentro das equações complexas do MaxEnt, a regularização reduz e evita a alta-complexidade e o *overfitting* (predições muito ajustadas aos dados de treino) do modelo (Elith et al., 2010; Merow et al., 2013). São controladas ao adicionar restrições e aplicar penalidades às equações relacionadas às intensidades das classes de características usadas para construir o modelo (Elith et al., 2010; Scheglovitova & Anderson, 2013; Morales et al., 2017). Em outras palavras, as diferentes parametrizações evitam que o resultado esteja muito ajustado aos dados de treino utilizados, oferecendo uma certa flexibilidade para prever áreas de adequabilidade (Phillips, 2017). Por padrão, é utilizado o valor de 1, valores abaixo disso levam a resultados mais localizados e ajustados aos dados de treino, enquanto valores maiores levam a resultados mais dispersos (Phillips, 2017). Dessa forma, é importante considerar uma amplitude de multiplicadores de regularização ao calibrar os modelos candidatos e, a partir das métricas de significância

estatística, acurácia de predição e complexidade, escolher a configuração que melhor se ajusta ao modelo (Cobos et al., 2019b).

2.3 MÉTRICAS DE AVALIAÇÃO DOS MODELOS

Uma das métricas possíveis para identificar o ajuste dos modelos é o AUC ROC (área abaixo da curva ROC). A curva é construída a partir dos valores de sensibilidade (proporção de presenças conhecidas preditas como áreas de presença), no eixo Y, contra os valores de 1 - especificidade (proporção de ausências *conhecidas* preditas como presenças, chamada também de taxa de falsos positivos ou erros de comissão) no eixo X. Os cálculos de AUC assumem que os erros de comissão variam de 0 a 1, o que em geral não ocorre em modelos de predição (Peterson et al., 2008). Nos modelos construídos no MaxEnt, como mencionado anteriormente, são utilizados pontos de *background*, que contemplam tanto possíveis ausências como também presenças desconhecidas, o que não segue a lógica do AUC em levar em conta presenças *versus* ausências verdadeiras (Merow et al., 2013). Por conta dos fatores mencionados, os cálculos de AUC não são recomendados para modelos preditivos (como os modelos de nicho ecológico), considerando que valores baixos de AUC (próximos a 0,5) podem ser artificialmente decorrentes do modelo não prever ao longo de todo o espectro de erros de comissão (Peterson et al., 2008). De outro modo, valores altos de AUC (>0,9) podem estar presentes em modelos com taxas de omissão maiores do que o desejado (Osorio-Olvera et al., 2020). Tendo isso como problema, Peterson e colaboradores (2008) propuseram uma modificação da análise de ROC que considera apenas o subconjunto onde há predições dentro do espectro, estando no eixo X a proporção da área total predita como presenças. Além disso, essa modificação torna a análise completamente independente dos dados de ausência (Peterson et al., 2008). Essa modificação é chamada de ROC parcial (ou *partial ROC*) e é seguida na metodologia deste trabalho como a métrica de significância estatística (Cobos et al., 2019a; Peterson et al., 2008).

Em propostas de modelagem de nicho, foi demonstrado que a taxa de omissão (o quanto um modelo falha em detectar presenças conhecidas como áreas de presença, falsos negativos) é mais importante para distinguir os modelos bons dos ruins (Anderson et al., 2003; Peterson et al., 2008). Dessa forma, um modelo que erra ao omitir dados de presenças conhecidas deve ser considerado mais falho do que um modelo que prevê adequabilidade em áreas de ocorrências desconhecidas (Raxworthy et al., 2003). Na análise de ROC parcial, os valores de AUC são calculados estritamente dentro da taxa de erro por omissão permitida, como forma de levar em conta a habilidade preditiva do modelo. A taxa de erro permitido pode ser

igual a zero ($E = 0$) se os dados utilizados são de extrema qualidade, ou pode assumir valores maiores ao aceitar que pode haver erros nos dados utilizados. A significância estatística do ROC parcial, ao comparar os AUCs com a predição nula ($= 0,5$), deve ser acessada por médias de réplicas por *bootstrapping* (Peterson et al., 2008). Aqui é atribuído o valor recomendado de $E = 5\%$, que corresponde também ao valor de taxa de omissão utilizado no critério de habilidade preditiva da seleção dos melhores modelos (Cobos et al., 2019b).

2.4 REGIÃO GEOGRÁFICA DE INTERESSE

A região geográfica foco do estudo é o sul da América do Sul, denominada *Southern South America* (SSA) na classificação das regiões de referência do 5º Relatório (AR5) do IPCC (Van Oldenborgh et al., 2013). Essas regiões de referência climática foram definidas por Christensen e colaboradores (2013) para análises subcontinentais de dados de modelos climáticos e demonstraram-se consistentes em escalas regionais sob os efeitos de escala global de mudanças climáticas (IPCC, 2014). Recentemente, Iturbide e colaboradores (2020) atualizaram a classificação, para o 6º relatório do IPCC (AR6), apresentando novas subdivisões dentro das divisões de Christensen e colaboradores (2013). O objetivo dessas revisões das regiões climáticas objetiva aumentar a consistência climática de regiões subcontinentais, propondo divisões de grande coerência climática, a partir de sínteses de tendências climáticas históricas e projeções de mudanças futuras (Iturbide et al., 2020). A delimitação das regiões seguiu como princípios básicos a consistência climática dentro das regiões e a melhor representação das características climáticas regionais (Iturbide et al., 2020). Na nova classificação (Iturbide et al., 2020), são propostas 46 regiões terrestres e 15 regiões oceânicas, sendo que a região de interesse para este trabalho é a *Southeastern South America* (SES). Os limites são basicamente os mesmos, com alterações apenas nos limites sul da região SSA do AR5, delimitando como *Southern South America* apenas a porção mais ao sul do continente, contendo predominantemente áreas desérticas (Iturbide et al., 2020). Portanto, houve apenas um refinamento da classificação antiga, a fim de assegurar maior consistência climática nas regiões (Iturbide et al., 2020). O limite norte das regiões SSA e SES situam-se na latitude de 20° Sul, um pouco acima do Trópico de Sagitário (23°27'S). Dessa forma, o recorte seguido reflete também o que podemos chamar de fauna subtropical de abelhas na América do Sul.

2.4.1 Relação da região de interesse com o gradiente latitudinal de diversidade de abelhas

Existe a generalização de que, para a maioria dos grupos de organismos, a diversidade é maior quanto mais próximo da Linha do Equador e decai conforme aumenta a latitude (Hillebrand, 2004). Entretanto, para alguns grupos o contrário é observado (Willig et al., 2003). Assim encontra-se maiores abundâncias e riquezas de abelhas em zonas de clima temperado quente, como é generalizado por Michener (1979). Especialmente em áreas xéricas da América do Sul, em que alguns grupos mais antigos de abelhas sobreviveram e onde, presumivelmente, diversos grupos se originaram (Michener, 1979). Inclusive, reconstruções biogeográficas, evidências filogenômicas e fósseis indicam a origem das abelhas para o começo do Cretáceo (~124 Ma) no oeste do Gondwana, pouco antes da separação entre África e América do Sul (Michener, 1979; Almeida et al., 2023). As condições climáticas das áreas temperadas de clima xérico também levam ao florescimento simultâneo de diferentes plantas, possibilitando a atividade simultânea de diferentes abelhas (Michener, 1979). Nessas condições, ocorre maior presença de abelhas especialistas florais, considerando que a especialização diminui a competição por recursos florais, ao mesmo tempo que aumenta a eficácia na polinização (Michener, 1979).

Com enfoque na região Neotropical, Michener (1979) constatou que áreas do sul do Brasil até a Argentina apresentam faunas mais especiosas de abelhas, comparando com as áreas mais ao norte, o que foi suportado por análises recentes da diversidade global de abelhas (Orr et al., 2023). Uma possível explicação está na relação negativa das abelhas com o aumento da precipitação anual, observada em menores latitudes (Faria Jr. & Gonçalves, 2013). Além da restrição nas atividades de forrageio, a alta precipitação também se torna um impeditivo para abelhas cuja nidificação ocorre em solo (Michener, 1979). A nidificação em solo ocorre em aproximadamente 65% das espécies de abelhas (Michener, 2007), o que explica em partes o gradiente inverso de diversidade em relação à latitude.

Vale ressaltar que diferentes grupos taxonômicos apresentam diferentes padrões de diversidade em relação ao gradiente latitudinal. Um exemplo encontra-se nas chamadas abelhas de língua curta (para América do Sul: Andreninae, Colletinae e Halictinae), que apresentam maior diversidade em maiores latitudes (Sakagami et al., 1967; Michener, 1979; Roubik, 1989). Por outro lado, a relação contrária com a latitude é encontrada para clados de abelhas que são mais especiosos em áreas de florestas em baixas latitudes, como as abelhas-sem-ferrão (Meliponini), em que a maioria nidifica acima do solo, e abelhas-das-orquídeas (Euglossini), em que todas nidificam acima do solo (Moure, 1967; Roubik & Hanson, 2004). As abelhas coletoras de óleo Centridini e algumas Tapinotaspidini são grupos característicos pela forte relação com formações vegetais abertas na região Neotropical (Aguiar & Melo, 2008; Silveira

& Campos, 1995; Zanella, 2002), portanto, mais distantes da Linha do Equador. Em outro escopo, ao investigar a fauna de abelhas de áreas de altas altitudes no sudeste do Brasil, Silveira e Cure (1993) reconheceram diferentes padrões de distribuição geográfica, destacando espécies restritas às montanhas do sudeste brasileiro, assim como espécies abundantes nessas montanhas e cuja distribuição se estende a áreas baixas ao sul, até aproximadamente 24° de latitude sul. Essas espécies estão relacionadas a climas mais amenos (Silveira & Cure, 1993), com limites de distribuição dentro da região de interesse do presente estudo, possivelmente estando bastante suscetíveis ao aumento de temperatura com as mudanças climáticas.

O ideal, de fato, seria investigar todas as espécies conhecidas para a região. Entretanto, não é algo viável a curto prazo, dado o tempo dedicado à curadoria dos dados de ocorrência e os procedimentos de modelagem para cada espécie. Além das limitações práticas, há problemas relacionados aos déficits de biodiversidade (Hortal et al., 2015). Há grandes lacunas de conhecimento sobre a distribuição da grande maior parte das espécies de abelhas conhecidas (Orr et al., 2023), muitas delas com pouquíssimos pontos de ocorrência (déficit Wallaceano – Hortal et al., 2015). Além disso, muitos grupos de abelhas não estão com a taxonomia resolvida, sem revisões taxonômicas para se ter maior confiabilidade quanto às identidades das espécies (déficit Linneano – Whittaker et al., 2005; Hortal et al., 2015). Por fim, as lacunas são maiores ainda quando se fala em relações filogenéticas entre as espécies dentro de seus respectivos gêneros (déficit Darwiniano – Diniz-Filho et al., 2013; Hortal et al., 2015). Por isso, o critério de inclusão de espécies passou também por esses déficits de biodiversidade. Embora não contemple toda a diversidade conhecida, as espécies selecionadas são relativamente bem amostradas, com a distribuição bem conhecida, taxonomia bem resolvida e, sempre que possível, de grupos com relações filogenéticas compreendidas. Dessa forma, buscou-se representar a diversidade de abelhas, em termos taxonômicos, evolutivos e ecológicos, a partir de espécies relativamente bem amostradas e bem conhecidas.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 CRITÉRIO DE INCLUSÃO DE ESPÉCIES

Para selecionar as espécies dentro da região de interesse, foi seguido o seguinte critério de inclusão:

1. Espécies com ocorrência predominantemente abaixo do limite norte da região climática SSA (*Southern South America* – Sul da América do Sul), segundo a classificação utilizada pelo IPCC das regiões de referência AR5 (https://www.ipcc-data.org/guidelines/pages/ar5_regions.html)
2. Ao menos uma espécie de cada uma das cinco subfamílias que ocorrem na América do Sul. Foi considerada a diversidade dentro de cada subfamília, escolhendo mais representantes das linhagens de Apinae e Halictinae, as mais diversas.
3. Inclusão de espécies de diferentes grupos funcionais, considerando três classes de atributos bem conhecidos para as abelhas: comportamento social, substrato de nidificação e especialização em recursos.
4. Taxonomia bem resolvida, considerada como revisão taxonômica recente (últimas quatro décadas), garantindo estabilidade do nome válido.
5. Adicionalmente aos critérios acima, para algumas espécies, com relações filogenéticas bem conhecidas, foram selecionadas espécies proximamente relacionadas (do mesmo gênero e, se possível, com relação de grupo-irmão conhecida) cuja distribuição está mais ao norte, remetendo a processos de especiação alopátrica.
6. Fácil reconhecimento e diagnose, para não ocorrer equívocos de identificação, além de permitir a validação de identificação de registros em plataformas de ciência cidadã (ex. *iNaturalist*).

A partir disso, foram selecionadas 26 espécies, sendo 20 espécies ocorrendo na região de interesse e seis espécies adicionais com distribuição mais ao norte, para a comparação par a par (TABELA 1). A lista completa de ocorrências compiladas por espécie (e respectivas referências) pode ser acessada no Anexo A.

TABELA 1 – ESPÉCIES SELECIONADAS, ORGANIZADAS EM SUBFAMÍLIAS E TRIBOS. (N) REFERE-SE AO NÚMERO DE OCORRÊNCIAS UTILIZADAS PARA A CONSTRUÇÃO DOS MODELOS. COMPORTAMENTO SOCIAL: (S) SOLITÁRIA, (E) EUSSOCIAL. SUBSTRATO DE NIDIFICAÇÃO: (SO) SOLO, (AS) ACIMA DO SOLO. ESPECIALIZAÇÃO FLORAL: (E) ESPECIALISTA, (G) GENERALISTA. • ESPÉCIES SELECIONADAS PARA AS COMPARAÇÕES DE SOBREPOSIÇÃO GEOGRÁFICA.

Espécie de abelha	N	Comp. soc.	Subst. de nidificação	Esp. flora
ANDRENINAE				
Calliopsini				
1. <i>Callonychium (Callonychium) petuniae</i> Cure & Wittmann, 1990	28	S	SO	E
APINAE				
Bombini				
2. <i>Bombus (Fervidobombus) bellicosus</i> Smith, 1879	85	E	AS	G
3. <i>Bombus (Fervidobombus) brasiliensis</i> Lepeletier, 1836 •	128	E	AS	G
Eucerini				
4. <i>Peponapis fervens</i> (Smith, 1879)	61	S	SO	E
Meliponini				
5. <i>Lestrimelitta sulina</i> Marchi & Melo, 2006	15	E	AS	G
6. <i>Mourella caerulea</i> (Friese, 1900)	58	E	SO	G
Tapinotaspidini				
7. <i>Caenomada bruneri</i> Ashmead, 1899	44	S	SO	E
8. <i>Lanthanomelissa betinae</i> Urban, 1995	48	S	SO	E
Xylocopini				
9. <i>Xylocopa (Neoxylocopa) augusti</i> Lepeletier, 1841	213	S	AS	G
COLLETINAE				
Diphaglossini				
10. <i>Caupolicana lugubris</i> Smith, 1878	30	S	SO	G
Neopasiphaeini				
11. <i>Tetraglossula anthracina</i> (Michener, 1989) •	21	S	SO	E
12. <i>Tetraglossula franki</i> (Friese, 1908)	12	S	SO	E
HALICTINAE				
Augochlorini				
13. <i>Augochlora (Augochlora) braziliensis</i> (Vachal, 1911) •	78	E	AS	G
14. <i>Augochlora (Augochlora) daphnis</i> Smith, 1853	157	E	AS	G
15. <i>Neocorynura dilutipes</i> (Vachal, 1904)	40	S	SO	G
16. <i>Paroxystoglossa brachycera</i> Moure, 1960	16	S	SO	G
17. <i>Paroxystoglossa jocasta</i> (Schrottky, 1910) •	17	S	SO	G
18. <i>Rhinocorynura inflaticeps</i> (Ducke, 1906) •	9	E	SO	G
19. <i>Rhinocorynura vernoniae</i> (Schrottky, 1914)	24	E	SO	G
20. <i>Thectochlora alaris</i> (Vachal, 1904) •	70	S	SO	G
21. <i>Thectochlora basiatra</i> (Strand, 1910)	23	S	SO	G
22. <i>Thectochlora hamata</i> Gonçalves & Melo, 2006	12	S	SO	G
MEGACHILINAE				
Anthidiini				
23. <i>Anthodioctes claudii</i> Urban, 1999	12	S	AS	G
24. <i>Moureanthidium paranaense</i> Urban, 1995	10	S	AS	G
Lithurgini				
25. <i>Lithurgopsis rufiventris</i> (Friese, 1908)	22	S	AS	E
26. <i>Microthurge pygmaeus</i> (Friese, 1908)	20	S	AS	E

Para fins comparativos, as classes de traços funcionais foram simplificadas, de modo a permitir comparações pareadas com o número limitado de espécies selecionadas. Dessa forma, as espécies foram classificadas conforme comportamento social, substrato de nidificação e especialização alimentar. Em relação ao comportamento social, as espécies eussociais e primitivamente eussociais foram agrupadas como “eussociais”, enquanto as demais foram agrupadas como “solitárias”. Quanto ao substrato de nidificação, foi simplificado em duas classes, as que nidificam em solo (ou abaixo do solo) e as que nidificam acima do solo (incluindo as de cavidade e que constroem ninhos externos). Já quanto à especialização floral, as abelhas são classificadas como especialistas (oligoléticas, especializadas em pólen de poucas espécies de plantas, em geral de uma mesma família botânica, e coletoras de óleos florais) e generalistas. As informações de traços funcionais foram obtidas a partir de Michener (2007) e literatura especializada.

3.2 DADOS DE DISTRIBUIÇÃO

Os dados de distribuição foram obtidos individualmente para cada espécie através de buscas nas bases de dados de biodiversidade *speciesLink* e *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF), registros de ciência-cidadã na plataforma *iNaturalist* e busca na literatura especializada em publicações taxonômicas e inventários de fauna de abelhas – neste último, considerando apenas trabalhos com a identificação taxonômica certificada por especialistas. Foram incluídos também registros não publicados de espécimes depositados na Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP) e na Coleção Entomológica Prof. J. M. F. Camargo (RPSP). Para os registros obtidos no *iNaturalist*, foram feitas checagens de identificação em cada um dos registros, com a exclusão dos registros em que a diagnose da espécie não é possível pela foto disponível. Os registros com coordenadas obscuras (privadas) ou imprecisas (registros que apresentam acurácia acima de 1km) foram excluídos, pois foi apontado que a inclusão desses dados imprecisos ou obscuros gera modelos com predições errôneas e com performances comprometidas (Contreras-Díaz et al., 2023). Para *B. bellicosus*, foram excluídos os dados históricos de ocorrências nas regiões do Paraná onde encontra-se extinta localmente (Martins & Melo, 2009; Martins et al., 2015), não sendo detectada desde a década de 1990. O mesmo foi feito para *X. augusti*, cujas ocorrências para o estado de São Paulo (década de 1940) foram removidas para a construção dos modelos, dada a ausência de registros recentes para o estado. Uma vez sendo localidades em que, sabidamente, as espécies estão ausentes, a inclusão desses pontos traria problemas para a construção dos modelos atuais.

A fim de reduzir os problemas relacionados à autocorrelação espacial, para cada espécie, os dados de ocorrência passaram pelo processo de rarefação espacial a uma distância de 10 km em raio utilizando o pacote “spThin” (Aiello-Lammens et al., 2015) no ambiente R (R Core Team, 2022) versão 4.2.2. Este processo consiste em desenhar *buffers*, com o raio estipulado, ao redor dos pontos de ocorrência e manter apenas um registro em áreas de sobreposição (Aiello-Lammens et al., 2015). Para cada conjunto de dados, foram feitas 20 réplicas e escolhida a réplica que manteve o maior número de pontos. Quando mais de uma réplica apresentou o mesmo número de pontos, escolheu-se aleatoriamente uma das réplicas. O valor de distância escolhido reduz o efeito de viés de amostragem, dada a densidade de pontos de ocorrência, ao mesmo tempo que evita a exclusão das condições ambientais em áreas muito heterogêneas, considerando a resolução das camadas ambientais utilizadas (Gonzalez et al., 2021). Por fim, os pontos de ocorrência resultantes da rarefação foram separados aleatoriamente em 50% para treino (calibração) e 50% testagem dos modelos, utilizando o pacote “kuenm” (Cobos et al., 2019a)

3.3 DADOS CLIMÁTICOS

Os dados climáticos foram obtidos a partir do WorldClim versão 2.1 (Fick & Hijmans, 2017), que disponibiliza 19 variáveis bioclimáticas (<https://www.worldclim.org/data/index.html>). Optou-se por usar as variáveis com resolução de 2,5 arco-minutos, considerando a precisão das coordenadas utilizadas (Gonzalez et al., 2021). Tais variáveis derivam de interpolações dos dados referentes às médias mensais de temperatura e precipitação (Hijmans et al., 2005). A série histórica de 1970–2000 é considerada para os dados do presente. Os dados climáticos futuros foram obtidos também no WorldClim para as trajetórias climáticas do último relatório do IPCC (CMIP6), seguindo a trajetória intermediária (SSP245) e a trajetória mais pessimista (SSP585). Foram excluídas previamente as quatro variáveis que combinam precipitação e temperatura na mesma camada (BIO08: temperatura média do trimestre mais úmido; BIO09: temperatura média do trimestre mais seco; BIO18: precipitação do trimestre mais quente; e BIO19: precipitação do trimestre mais frio), pois estas apresentam anomalias espaciais na forma de descontinuidades entre *pixels* vizinhos, não sendo recomendadas para o uso em modelos de nicho ecológico (Escobar et al., 2014; Booth, 2022). Com as 15 variáveis restantes (TABELA 2), para área de calibração de cada uma das espécies, foram feitas Análises de Componentes Principais (PCA), com as variáveis padronizadas (com média igual a 0 e desvio padrão igual a 1), a fim de reduzir a dimensionalidade das variáveis

preditoras. A seleção de variáveis por PCA para modelagem de nicho é recomendada por ser eficaz em diminuir as taxas de omissão, colinearidade e dimensionalidade dos dados e preservar a variância (Tourne et al., 2019). Foram selecionados os seis primeiros eixos, conforme recomendado por Cobos e colaboradores (2019b). De modo a assegurar a transferibilidade e comparabilidade, foram extraídos os seis principais eixos de cada modelo e cenário climático futuro, a partir das mesmas rotações dos PCs com os dados do presente – mantendo a estrutura de relação entre as variáveis. A partir dos 6 primeiros eixos de cada PCA, foram preparados 4 conjuntos de variáveis preditoras a serem usadas na calibração dos modelos (conjunto 1: 6 primeiros eixos; conjunto 2: 5 primeiros eixos; conjunto 3: 4 primeiros eixos; conjunto 4: 3 primeiros eixos). Este procedimento foi proposto por Cobos et al. (2019b), e é disponibilizado no pacote “*kuenm*” (Cobos et al., 2019a) no R, e é sugerido como uma opção de seleção otimizada de variáveis para modelagem ecológica de nicho.

TABELA 2 – AS 19 VARIÁVEIS CLIMÁTICAS DO WORLDCLIM V. 2.1, INDICANDO AS 15 SELECIONADAS E AS 4 EXCLUÍDAS PREVIAMENTE.

Incluídas	Excluídas
BIO01: Temperatura média anual	
BIO02: Amplitude diurna média (média mensal de (temp. máx. - temp. min))	
BIO03: Isotermalidade ((BIO02/BIO07) x 100)	
BIO04: Sazonalidade de temperatura (sd x 100)	
BIO05: Temperatura máxima do mês mais quente	
BIO06: Temperatura mínima do mês mais frio	
BIO07: Amplitude térmica anual (BIO05-BIO06)	
	BIO08: Temperatura média do trimestre mais úmido
	BIO09: Temperatura média do trimestre mais seco
BIO10: Temperatura média do trimestre mais quente	
BIO11: Temperatura média do trimestre mais frio	
BIO12: Precipitação anual	
BIO13: Precipitação do mês mais úmido	
BIO14: Precipitação do mês mais seco	
BIO15: Sazonalidade de precipitação (coeficiente de variação)	
BIO16: Precipitação do trimestre mais úmido	
BIO17: Precipitação do trimestre mais seco	
	BIO18: Precipitação do trimestre mais quente
	BIO19: Precipitação do trimestre mais seco

Para as projeções futuras, foram selecionados dois cenários para 2050 (2041–2060): 1) SSP245 – cenário ‘otimista’ de desenvolvimento e emissão de gases de efeito estufa, transitando para menores emissões, assegurando um aquecimento abaixo de 2°C até o fim do século (IPCC, 2022). 2) SSP585 – cenário pessimista, mantendo as emissões de gases de efeito estufa sem restrições, elevando o aquecimento médio do planeta a mais de 2°C (IPCC, 2022). Essa é uma escolha comum para projeções futuras para comparar os impactos de dois cenários de mudanças climáticas bastante diferentes e plausíveis. A escolha das projeções para 2050 (2041–2060) justifica-se pela proximidade temporal de poucas décadas, buscando resultados que deem suporte para tomadas de decisão rápidas frente à urgência climática.

3.4 SELEÇÃO DOS MODELOS DE CIRCULAÇÃO GLOBAL (GCMS)

Para as previsões climáticas frente aos diferentes cenários, há uma vasta e crescente diversidade de Modelos de Circulação Global (GCMs), desenvolvidos por diferentes grupos de pesquisa em todo o mundo (Parding et al., 2020). Cada um leva em conta diferentes nuances e formas de lidar com as incertezas do clima no planeta e fatores ligados ao desenvolvimento humano (Parding et al., 2020). Havendo dezenas de possibilidades de GCMs, esses representam uma das principais fontes de incertezas nos resultados obtidos em modelos preditivos de nicho ecológico frente às mudanças climáticas (Diniz-Filho et al., 2009). Dessa forma, a seleção arbitrária de GCMs pode resultar em modelos inconsistentes e com maiores incertezas (Diniz-Filho et al., 2009). Além disso, é conhecido que cada GCM é mais consistente nas previsões climáticas de certas regiões em detrimento de outras (Parding et al., 2020). Portanto, a seleção dos GCMs deve seguir critérios que permitam selecionar um conjunto que melhor represente a região climática de interesse, incluindo diferentes modelos que, quando combinados, oferecem menores fontes de incertezas e resultados de maior confiabilidade em mapas de consenso (Diniz-Filho et al., 2009). Tendo isso, recentemente, algumas propostas de metodologias e ferramentas para a seleção de GCMs foram desenvolvidas e publicadas (ex. Fajardo et al., 2020; Parding et al., 2020)

A seleção dos GCMs foi feita utilizando a ferramenta *online* e gratuita *GCMeval* (<https://gcmeval.met.no/>), proposta por Parding e colaboradores (2020). A ferramenta realiza cálculos dos atributos de performance de cada um dos GCMs e os classifica em *rankings*. As avaliações levam em conta até duas regiões de interesse, além de considerar diferentes variáveis de temperatura e precipitação e estações do ano, que podem receber pesos diferenciados, conforme definição do usuário. As pontuações são calculadas para cada um dos GCMs

disponíveis, baseando-se na comparação dos modelos com um conjunto de dados referencial, que representa o período recente (1980–2010).

Os cálculos são feitos com base em quatro métricas: 1. O viés absoluto do GCM com os dados de referência (a diferença entre as médias dos dois conjuntos de dados); 2. A correlação espacial do GCM e dos dados de referência (indica se o modelo e os dados de referência têm uma estrutura espacial similar); 3. A razão do desvio padrão espacial do GCM e dos dados de referência (compara a variabilidade espacial dos conjuntos de dados); 4. A raiz quadrada do erro médio da média anual do ciclo do GCM comparado com os dados de referência (representa a magnitude média das diferenças entre os ciclos anuais do GCM e dos dados de referência), como descrito por Parding e colaboradores (2020).

As regiões que podem ser selecionadas seguem a classificação de regiões climáticas de referência do AR5 do IPCC para análises subcontinentais (Christensen et al., 2013). Não havendo atualizações utilizando a classificação refinada do AR6, foi utilizada esta ferramenta disponível – além de que se justifica pela grande semelhança e utilidade das duas classificações. Sabendo que diferentes GCMs exibem desempenhos distintos para cada região climática, a seleção dos GCMs depende da distribuição conhecida da espécie em questão. Dessa forma, foi considerado mais adequado incluir como critério de seleção de GCMs a região focal SSA (*Southeastern South America*, do AR5). Para os demais parâmetros, manteve-se o mesmo peso do *default*, não havendo justificativas biológicas para a pesagem diferencial. Além disso, foram utilizados apenas os dados do CMIP6 para a seleção de GCMs, sendo que foi considerado apenas os cenários disponíveis no relatório mais recente do IPCC. Com isso, foram selecionados três GCMs para as projeções futuras (TABELA 3).

TABELA 3 – MODELOS DE CIRCULAÇÃO GLOBAL (GCMs) SELECIONADOS, A PARTIR DA FERRAMENTA *GCMeval*, PARA AS PROJEÇÕES FUTURAS.

GCM	Centro de modelagem / Nação
EC-Earth3-Veg	EC-EARTH consortium/Europa
HadGEM3-GC31-LL	Met Office Hadley Centre/UK
MPI-ESM1-2-HR	Max Planck Institute for Meteorology/Alemanha

3.5 SELEÇÃO DAS ÁREAS DE CALIBRAÇÃO DOS MODELOS

Como mencionado anteriormente, foi escolhida a abordagem de seleção de áreas de calibração baseada em simulações de dispersão, proposta por Machado-Stredel e colaboradores

(2021a). Foram obtidas as camadas climáticas para dois cenários: presente e Último Máximo Glacial (LGM). Para o cenário presente, foram utilizadas as camadas climáticas já mencionadas do WordClim v. 2.1, enquanto as camadas climáticas do LGM foram obtidas a partir dos dados do CMIP5 do modelo *cclgmbi* (disponível em: http://biogeo.ucdavis.edu/data/climate/cmip5/lgm/cclgmbi_2-5m.zip). Ambos os cenários na resolução de 2,5 arc-minutos. As camadas climáticas foram recortadas para uma região de interesse em que as simulações de dispersão ocorreram. Essa região foi selecionada para cada espécie, considerando 10 graus a mais nos limites mínimos e máximos de latitude e longitude (ex. se a distribuição da espécie ocorre entre -55 e -22 de longitude e entre -30 e -22 de latitude, foi feito um recorte de limites -65 e -12 de longitude e -40 e -12 de latitude). Os cenários climáticos, considerando 10 mil anos de estabilidade climática em cada (LGM e presente) e 5 mil anos de transição, é uma aproximação simplificada do que é conhecido sobre o clima do passado recente no planeta (Clark et al., 2012). As simulações foram feitas no R utilizando os pacotes “grinnell” (Machado-Stredel et al., 2021b) e “ellipsenm” (Cobos et al., 2022), enquanto para o processamento das camadas climáticas foram utilizados os pacotes “raster” (Hijmans et al., 2019), “rgdal” (Bivand et al., 2019) e “rgeos” (Bivand & Rundel, 2019). A parametrização utilizada para as simulações está descrita abaixo na Tabela 4.

TABELA 4 – PARÂMETROS UTILIZADOS NO PACOTE *grinnell* PARA AS SIMULAÇÕES, BREVE DESCRIÇÃO DE CADA PARÂMETRO E O VALOR UTILIZADO. (*) REFERE-SE AOS VALORES *DEFAULT*. ADAPTADO DE MACHADO-STREDEL E COLABORADORES (2021a).

Parâmetro	Descrição	Valor
<i>Starting proportion</i>	Proporção dos registros de ocorrência para serem utilizados como pontos iniciais da simulação	0,5*
<i>Suitability threshold</i>	Porcentagem de ocorrências a serem deixados de fora do elipsoide representando nichos ecológicos	0,01
<i>Dispersal kernel</i>	Função de densidade de probabilidade dos movimentos dos dispersores (em número de células) para qualquer posição relativa ao lugar de origem	Normal*
<i>Kernel standard deviation (SD)</i>	Valor de desvio padrão que determina a amplitude do Kernel de dispersão	1*
<i>Number of dispersal events (t)</i>	Número de iterações em que os eventos de dispersão ocorrem a partir de todas as células colonizadas durante cada período	25*
<i>Maximum number of dispersers (NdMax)</i>	Número de dispersores que se movem de cada célula colonizada (por evento de dispersão) de acordo com a sua adequabilidade.	2*

(continuação)

Parâmetro	Descrição	Valor
<i>Number of replicates (N)</i>	Número de vezes que a simulação é repetida com diferentes subconjuntos das populações "iniciais"	10*
<i>Time of transition period from past to glacial conditions</i>	Milhares de anos para o período de transição da condição do passado (semelhante ao presente) para o glacial (LGM)	5*
<i>Time of glacial period</i>	Milhares de anos em que as condições glaciais (LGM) se mantenham	10*
<i>Time of transition period from glacial to current-like period</i>	Milhares de anos para o período de transição das condições glaciais (LGM) para as condições atuais	5*
<i>Time of current-like period</i>	Milhares de anos em que as condições semelhantes às atuais se mantenham	10*
<i>Total simulation period</i>	Milhares de anos para a simulação completa	30*
<i>Scenario span</i>	Milhares de anos de cada cenário em que condição é mantida	1*
<i>Accessibility threshold</i>	Porcentagem da cauda inferior da distribuição a ser descartada ao selecionar o subconjunto de células mais frequentemente acessadas durante a simulação	5*

Para *Xylocopa augusti*, que foi recentemente introduzida de forma acidental no Chile (Montalva et al., 2013), as simulações foram feitas apenas com as ocorrências presentes na região de distribuição nativa da espécie, enquanto os registros não-nativos foram utilizados para delimitar uma área de calibração complementar baseada em *buffers* de 200 km em cada um desses registros. O raio de 200 km dos *buffers* foi escolhido para acessar predições na distribuição também na área não-nativa, a partir das ocorrências detectadas no presente. Dessa forma, a área de calibração para *X. augusti*, excepcionalmente, consistiu na complementariedade dessas duas abordagens.

3.6 CALIBRAÇÃO, AVALIAÇÃO E ESCOLHA DOS MELHORES MODELOS

Para a construção dos modelos, foi seguida a metodologia proposta por Cobos e colaboradores (2019b), em uma abordagem chamada pelos autores de “testagem exaustiva de todas as combinações de variáveis”. A utilidade do método é identificar o conjunto mais adequado de variáveis preditoras, assim como as configurações mais adequadas dos parâmetros

do MaxEnt, para o conjunto de dados usados para o estudo em questão (Cobos et al., 2019b). Em relação aos métodos heurísticos (ex. Jackknife, VIF, BRT) comumente utilizados para a seleção de variáveis, o método de testagem exaustiva é a alternativa presente que melhor lida com problemas de *overfitting* (isto é, quando o modelo apresenta desempenho excelente nos dados de treino, entretanto, apresenta alta taxa elevada de erro com os dados de teste) e *underfitting* (isto é, quando a taxa de erro já é elevada nos dados de treino) (Cobos et al., 2019b). A metodologia de testagem exaustiva para a seleção de modelos é possibilitada, de maneira replicável e de fácil execução e compreensão, pelo pacote *kuenm* (Cobos et al., 2019a) no R.

Assim sendo, são considerados para o MaxEnt diferentes combinações possíveis de configurações de parâmetros, sendo estes: oito regularizadores de multiplicação (de 0,1 a 1, em intervalos de 0,3, e de 2 a 5, em intervalos de 1) e sete classes de *features* (todas as combinações de linear, quadrático e produto). Além disso, são utilizados quatro conjuntos dos primeiros eixos da PCA (conjunto 1: 6 eixos; conjunto 2: 5 eixos; conjunto 3: 4 eixos; conjunto 4: 3 eixos). Dessa forma, para cada espécie foram calibrados 224 modelos candidatos (todas as combinações de parâmetros e conjuntos de variáveis preditoras). Os modelos candidatos foram avaliados quanto à significância estatística [ROC parcial (Peterson et al., 2008)], habilidade preditiva [taxa de omissão, $E = 5\%$ (Anderson et al., 2003)] e complexidade [AICc (Warren & Seifert, 2011)]. As melhores parametrizações foram escolhidas segundo o seguinte critério: significância estatística, taxa de omissão menor que 5% e delta AICc menor que 2, nesta ordem.

3.7 PROJEÇÕES

Uma vez calibrados os modelos, considerando a área acessível (**M**) da espécie, são feitas as projeções no espaço geográfico (**G**). Ao projetar além da área em que o modelo foi calibrado, precisa-se levar em conta os problemas de extrapolação – que ocorre ao atribuir os valores de adequabilidade para além do recorte de calibração. Como extrapolação podemos entender como áreas identificadas, além da área de calibração, que apresentam adequabilidade de nicho, mas que são muito dissimilares climaticamente do que é adequado dentro da área de calibração (Owens et al., 2013). Os problemas de extrapolação ocorrem devido à forma que os modelos lidam com as curvas de resposta de cada variável utilizada, podendo extrapolar uma alta adequabilidade para valores climáticos inexistentes no recorte de calibração (Owens et al., 2013). A limitação das áreas de projeções para extensões que façam sentido biogeográfica e ecologicamente reduz as áreas identificadas como puramente extrapolativas (Guillaumot et al., 2020). Para avaliar os riscos de extrapolação, foram desenvolvidas análises de semelhança

ambiental de superfícies para identificar áreas de extrapolação, sendo elas: 1. *Multivariate Environmental Similarity Surfaces* (MESS), proposta por Elith e colaboradores (2010); 2. *Mobility-Oriented Parity* (MOP), uma adaptação refinada do MESS apresentada por Owens e colaboradores (2013) e que é utilizada no pacote *kuenm* para acessar os riscos de extrapolação das projeções. Entretanto, o MOP envolve procedimentos analíticos bastante intensos e pesados computacionalmente e que demandam muita memória RAM em extensões geográficas grandes (M. E. COBOS, comunicação pessoal, junho de 2022), o que pode levar a muitas horas de processamento para cada espécie. As áreas de calibração selecionadas a partir de simulações de processos de dispersão são mais rigorosas para identificar os riscos de extrapolação do que outros métodos de seleção da M comumente utilizados (Machado-Stredel et al., 2021a). Além disso, ao considerar a robustez do método para a seleção da M, optou-se por projetar os modelos apenas nos limites das respectivas áreas de calibração – justificando o enfoque em compreender as alterações na adequabilidade climática e distribuições das espécies frente às mudanças climáticas no futuro próximo.

A partir das melhores parametrizações, para cada espécie foram criados modelos finais considerando o conjunto total de ocorrências utilizadas na etapa de calibração. Para cada modelo final, foram feitas 10 réplicas por *bootstrap* projetadas para os cenários futuros dentro da área de calibração. Para as projeções, o MaxEnt precisa lidar com as extrapolações (como cada variável preditora responde, em termos de adequabilidade, quando são feitas projeções para além dos limites das condições das calibrações). O MaxEnt apresenta três possibilidades: 1. Não extrapolar para além dos limites da calibração; 2. Extrapolação completa – a adequabilidade fora dos limites de calibração segue a tendência dos limites de calibração; 3. Extrapolação com *clamping* – a adequabilidade fora dos limites da calibração é igual ao valor encontrado nesses limites (Merow et al., 2013; Gonzalez et al., 2021). Dessa forma, quando as curvas de resposta foram em (ou tenderam ao) formato de sino, foi permitida a extrapolação completa (isto é, a adequabilidade para condições além dos limites da calibração é predita seguindo a tendência da curva de resposta). De outro modo, quando as curvas de respostas eram truncadas (isto é, aumentando e atingindo o valor máximo no limite das condições de calibração), optou-se pela extrapolação com *clamping* (Gonzalez et al., 2021).

3.8 ANÁLISES PÓS-MODELOS

Foram extraídas as medianas de todas as réplicas dos modelos finais (dentre as parametrizações escolhidas, quando mais de um conjunto de parametrização atingiu o critério

de inclusão) para representar as mudanças previstas nos cenários futuros. Os mapas contínuos de adequabilidade foram transformados em binários, para definir em duas classes: se cada pixel é adequado ou inadequado para a presença de uma dada espécie. As áreas adequadas foram definidas como aquelas que apresentaram valores de adequabilidade acima do limiar equivalente à taxa de omissão de 5% nas áreas de calibração (Cobos et al., 2019a, Gonzalez et al., 2021). Assim sendo, foram obtidos, para cada espécie, sete mapas binários de adequabilidade – um para o presente e três para cada cenário futuro (SSP245 e SSP585), sendo um para cada GCM utilizado. Foram quantificadas, por fim, as mudanças de adequabilidade nos dois cenários futuros, classificando as áreas em três categorias: (1) estabilidade (adequada no presente e no futuro); (2) perda (adequada no presente e inadequada no futuro); (3) ganho (inadequada no presente e adequada no futuro). Foram consideradas áreas de estabilidade aquelas identificadas como adequadas no presente e que permaneceram adequadas em ao menos um GCM. As perdas foram quantificadas como as áreas adequadas no presente e inadequadas nos três GCMs. As áreas de ganho são aquelas que são inadequadas no presente e que são identificadas como adequadas em ao menos um GCM. Essas etapas foram feitas também no pacote *kuenm* (Cobos et al., 2019a).

A partir dos valores quantificados, para os dois cenários climáticos futuros, cada espécie foi classificada em uma das cinco classes de mudanças de distribuição, de acordo com a proposta de Viza e colaboradores (2023). São essas categorias: (1) expandida; (2) deslocada; (3) inalterada; (4) reduzida e deslocada; (5) reduzida (FIGURA 2). Essas categorias partem dos valores de porcentagem de aumento e porcentagem de deslocamento. As fórmulas, conforme Viza e colaboradores (2023), são as seguintes:

$$\% \text{ balanço} = [(\Sigma \text{pixels futuros} - \Sigma \text{pixels presente}) \div \Sigma \text{pixels presente}] * 100$$

$$\% \text{ deslocamento} = (\Sigma \text{novos pixels} \div \Sigma \text{pixels futuros}) * 100$$

Em outros termos, a porcentagem de aumento corresponde à porcentagem da área de adequabilidade que aumenta no futuro, da mesma forma que valores negativos informam porcentagens de diminuição. Enquanto a porcentagem de deslocamento informa a porcentagem da área futura que corresponde a ganhos de adequabilidade. Esses termos podem ser visualizados em plano cartesiano, em que a porcentagem de balanço é visualizada no eixo X e a porcentagem de deslocamento no eixo Y (Viza et al., 2023). Assim sendo, as cinco categorias são classificadas da seguinte forma:

1. Expandida: X (entre 10 e $+\infty$), Y (entre 10 a $+\infty$)
2. Deslocada: X (entre -10 e 10), Y (≥ 10)
3. Inalterada: X (entre -10 e 10), Y (entre 0 e 10)
4. Reduzida e deslocada: $X < -10$, $Y \geq 10$
5. Reduzida: $X \leq -10$, Y (entre 0 e 10)

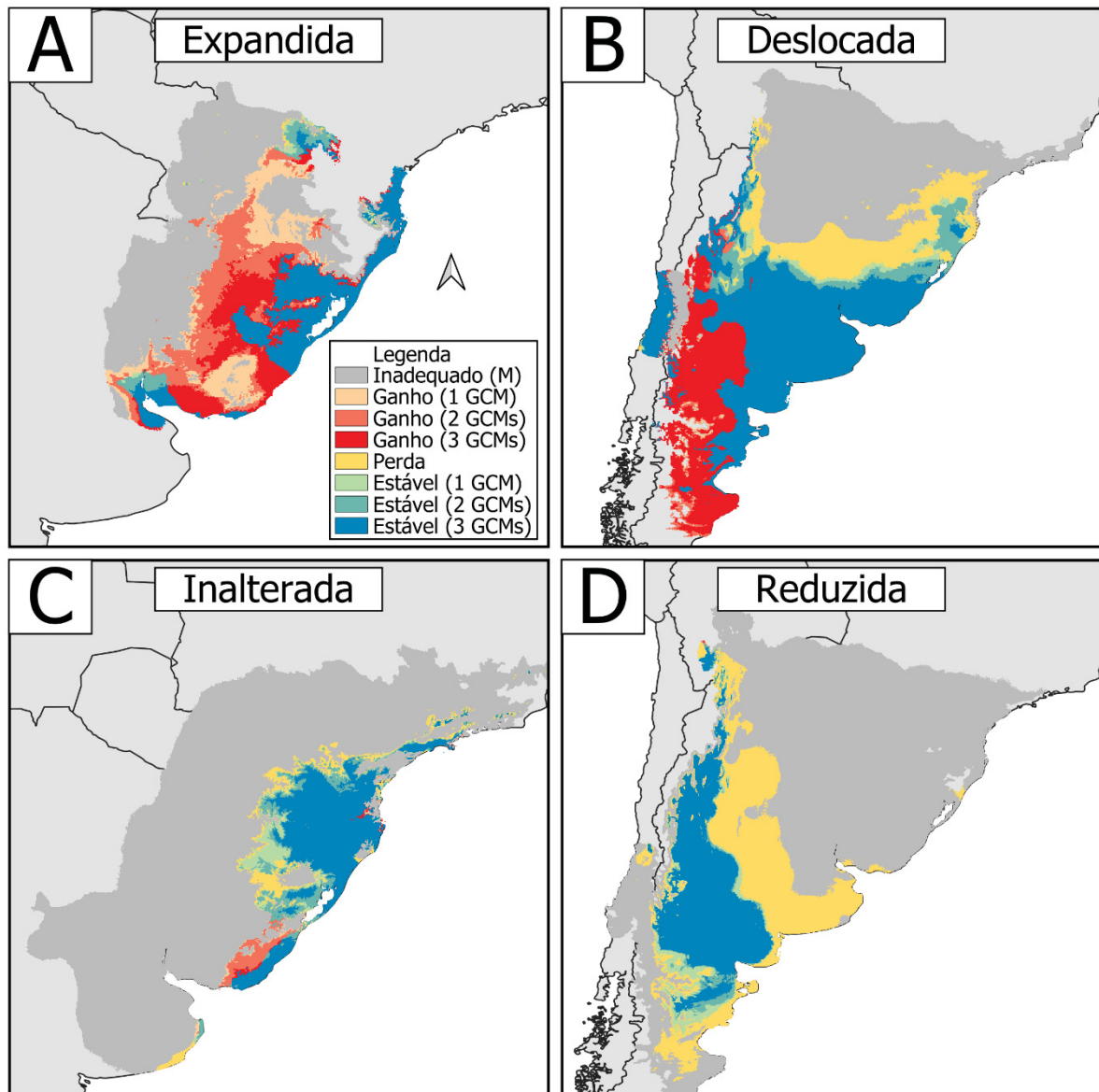


FIGURA 2 – EXEMPLOS DE PROJEÇÕES CATEGORIZADAS NAS CLASSES DE MUDANÇAS DE DISTRIBUIÇÃO. (A) EXPANDIDA (*Thectochlora hamata*); (B) DESLOCADA (*Xylocopa augusti*); (C) INALTERADA (*Paroxystoglossa jocasta*); (D) REDUZIDA (*Caupolicana lugubris*). NÃO HOUE NENHUM CASO DA CLASSE REDUZIDA E DESLOCADA.

Quanto aos pares de espécies proximoamente relacionadas, em que uma está mais ao sul e outro mais ao norte, foi quantificada a sobreposição das áreas de adequabilidade no

presente e nos cenários futuros, com o objetivo de acessar se as predições apontam para maiores ou menores sobreposições entre espécies filogeneticamente próximas. Primeiro, para cada par de espécies foram quantificadas as áreas de sobreposição, considerando em porcentagem o quanto da área total das duas espécies é de sobreposição. Segundo, foi quantificado quanto a sobreposição representa, em porcentagem, da área apenas da espécie de sul. Tendo isso, foi possível acessar as diferenças de sobreposições nas predições – com o objetivo de detectar se as predições apontam para uma maior ou menor sobreposição no futuro, podendo discutir também se as diferenças se devem por perda, ganho ou deslocamento das espécies consideradas. Esta etapa foi feita no QGIS versão 3.30.0 (QGIS.org, 2023), programa gratuito de geoprocessamento, a partir dos *rasters* dos modelos finais.

Todas as figuras com mapas foram feitas também no QGIS. Para cada cenário, os *rasters* em formato binário de adequabilidade para cada espécie foram empilhados e visualizados em mapas de riqueza. Embora não reflita a riqueza real de abelhas, essa abordagem é uma forma de acessar as predições da riqueza para o conjunto de espécies aqui consideradas, assim como separando por grupos funcionais. Foram visualizadas também as predições para cada espécie, conforme as áreas de estabilidade, perda e ganho (Anexo I). As visualizações dos dados em gráficos de barra, *boxplots* e gráficos de dispersão foram feitos no R, utilizando os pacotes “ggplot2” (Wickham, 2016), “tidyverse” (Wickham et al., 2019), “hrbrthemes” (Rudis, 2020), “viridis” (Garnier et al., 2023).

As simulações de dispersão (para delimitação da **M**), os resultados das calibrações dos modelos, os modelos finais selecionados e as projeções geradas podem ser acessados através do *link* disponibilizado no APÊNDICE 1.

4 RESULTADOS

O número de modelos selecionados variou expressivamente entre as espécies (de um a nove modelos selecionados por espécie). As parametrizações selecionadas variaram dentro de todo o espectro de possibilidades de reguladores de multiplicação e de classes de atributos, assim como diferentes conjuntos de variáveis preditoras. Isso indica que diferentes parametrizações possibilitaram modelos robustos, com grande capacidade preditiva, uma vez que todos os modelos selecionados atingiram os critérios de seleção (APÊNDICE 2).

As áreas que se mantiveram estáveis em adequabilidade (do presente para o futuro) foram predominantes em relação às de perda e ganho, com uma média de estabilidade de quase 60% para o conjunto total de espécies nos dois cenários (TABELA 5). As diferenças do cenário otimista (SSP245) para o pessimista (SSP585) são pouco expressivas, apresentando média de estabilidade um pouco menor e pequeno aumento nas médias de ganho e estabilidade da média de perda no cenário SSP585. Embora os valores de perda foram maiores que os de ganho, a média de balanço foram próximas a zero (TABELA 5). As áreas de ganho e de perda foram expressivas, com médias de perda (SSP245: 24,5%; SSP585: 24,5%) maiores do que as de ganho (16,7% e 16,9%), indicando maiores perdas com as mudanças climáticas (TABELA 5). As porcentagens de deslocamento também foram bastante expressivas, com pouquíssimo aumento do cenário SSP245 para o cenário SSP585 (21,3% e 21,5%).

TABELA 5 – PORCENTAGENS MÉDIAS DE ESTABILIDADE, GANHO, PERDA, BALANÇO E DESLOCAMENTO PARA OS DOIS CENÁRIOS DE 2050.

	SSP245	SSP585
Médias (%)		
Estabilidade (adequável)	58,70	58,55
Ganho	16,73	16,90
Perda	24,57	24,54
Balanço	0,30	0,55
Deslocamento	21,34	21,56

Os possíveis impactos das mudanças climáticas na distribuição potencial variaram entre as espécies (APÊNDICE 3), com diferentes respostas quanto às porcentagens de estabilidade, perda, ganho e orientação das mudanças (APÊNDICE 4). Áreas de estabilidade corresponderam às maiores porcentagens para todas as espécies, exceto para *Lestrimelitta sulina* (25,5% e 22,7%). Para o cenário SSP245, 12 espécies tiveram mais perdas do que ganhos e oito apresentaram mais ganhos do que perdas. Para o cenário SSP585, 13 espécies tiveram

mais perdas do que ganhos e sete apresentaram mais ganhos do que perdas (FIGURA 3). Com maior estabilidade de áreas de adequabilidade, destaca-se *Thectochlora basiatra* (81,8% e 78,3%), *Augochlora daphnis* (79% e 75,6%), e *Caenonomada bruneri* (78,7% e 79,4%). As maiores perdas foram nas projeções de *Caupolicana lugubris* (49% e 46,5%), *Peponapis fervens* (40,5% e 42,4%) e *L. sulina* (33% e 36,4%). Os maiores ganhos foram nas projeções de *Thectochlora hamata* (66,8% e 65,5%), *L. sulina* (41,4% e 40,8%) e *Moureanthidium paranaense* (41,1% e 38,8%). Os valores de balanço mais negativos foram nas projeções de *C. lugubris* (-49% e -46,4%), a espécie com maiores perdas, enquanto os mais positivos foram para *T. hamata* (199,9% e 185,5%), a espécie com maiores ganhos – e que puxou a média de balanço para cima (TABELA 5). Quanto ao deslocamento, as maiores porcentagens foram para *T. hamata* (67,1% e 66,3%), enquanto as menores foram para *Microthurge pygmaeus* (0% em ambos os cenários).

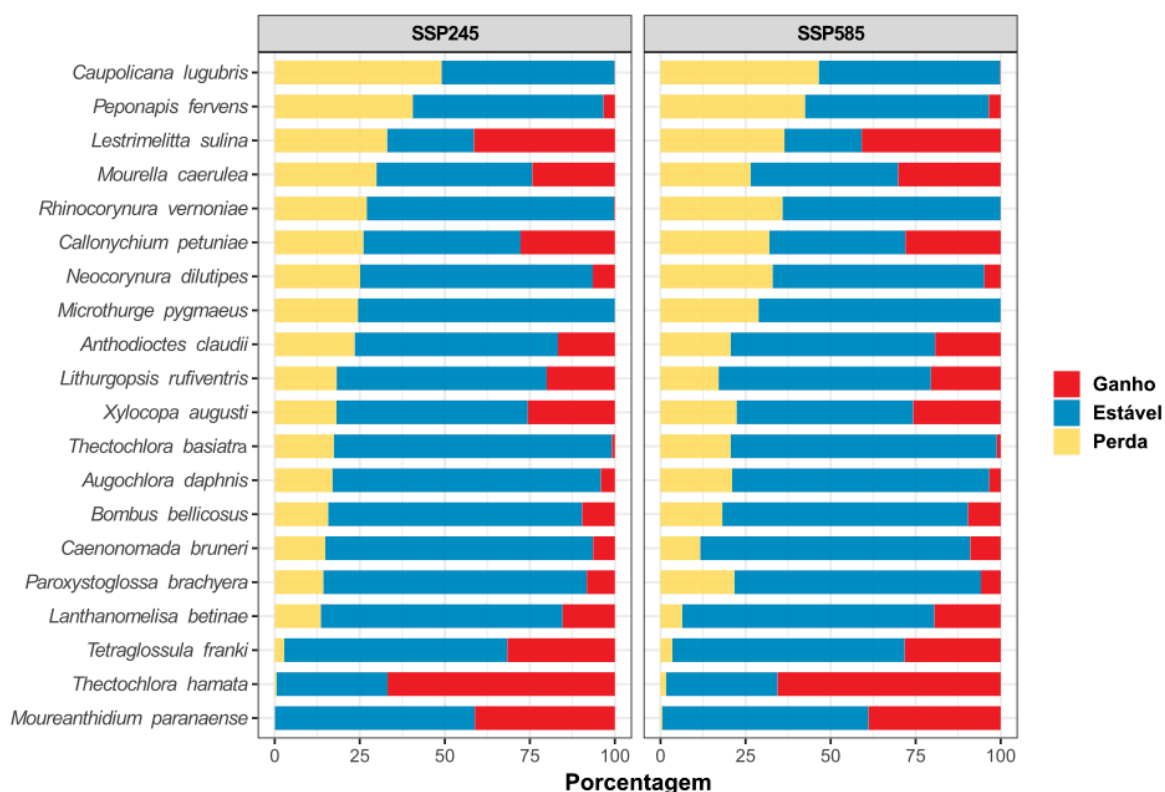


FIGURA 3 – VALORES EM PORCENTAGEM DE ESTABILIDADE, GANHOS E PERDAS DE ADEQUABILIDADE PARA CADA ESPÉCIE. À ESQUERDA O CENÁRIO MAIS OTIMISTA (SSP245) E À DIREITA O MAIS PESSIMISTA (SSP585). ORDENAÇÃO DAS ESPÉCIES POR ORDEM DECRESCENTE DE PERDAS DE ADEQUABILIDADE NO CENÁRIO SSP245.

Embora as projeções sejam bastante diferentes para cada espécie separadamente (APÊNDICE 3), ao sobrepor as projeções em cada cenário é visível uma grande perda de

riqueza do presente para os cenários futuros. A diminuição da riqueza é observada não somente ao norte, como também ao oeste e sul e, muito expressivamente, no centro de maior riqueza do conjunto de espécies selecionadas (FIGURA 4). Não foram observadas grandes diferenças entre os dois cenários futuros, entretanto são notáveis perdas maiores na região de maior riqueza no cenário SSP585 (FIGURA 4C).

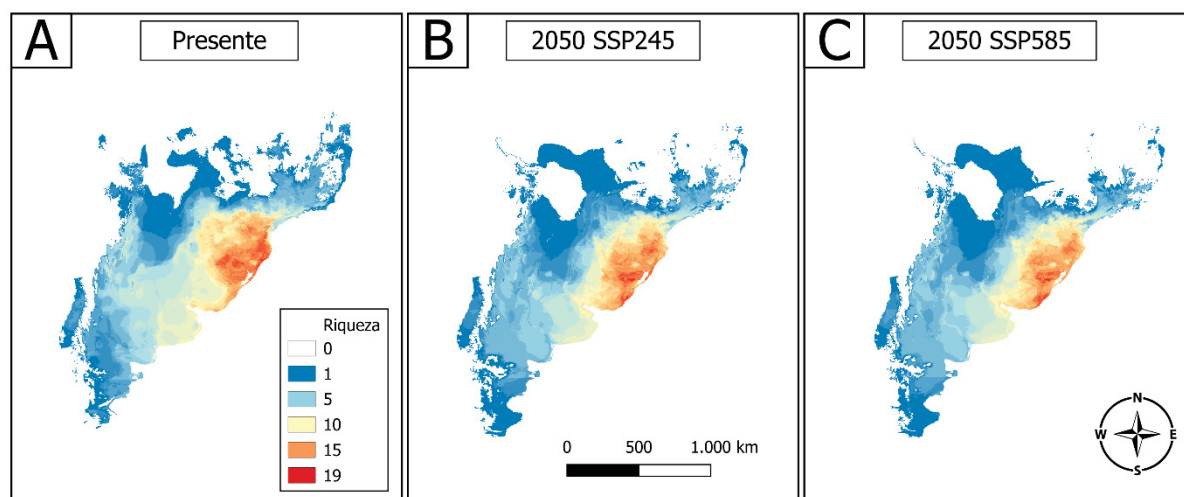


FIGURA 4 – MAPAS DE RIQUEZA DE ABELHAS PARA OS TRÊS CENÁRIOS: (A) PRESENTE, (B) 2050 SSP245, (C) 2050 SSP585. OS TRÊS MAPAS EM MESMA PROJEÇÃO E NA MESMA ESCALA DE CORES REPRESENTANDO A RIQUEZA.

Em relação às classes de mudanças de distribuição geográfica, não houve predomínio de nenhuma classe, sendo que distribuições deslocadas, reduzidas e expandidas foram as mais frequentes (FIGURA 5). A classe reduzida foi observada para sete espécies (35%) no cenário SSP245 e oito (40%) no SSP585. As projeções de sete espécies (35%) foram classificadas como deslocadas nos dois cenários futuros. Para quatro espécies (20%) as projeções são de expansão. Apenas duas espécies não tiveram as distribuições alteradas, *Caenonomada bruneri* em ambos os cenários e *Paroxystoglossa brachycera* apenas no cenário SSP245. Nenhuma das espécies com distribuição na região sul apresentou distribuição da classe reduzida e deslocada, entretanto três das seis espécies adicionais de norte apresentam projeções dessa classe (*Augochlora braziliensis*, *Bombus brasiliensis* e *Tetraglossula anthracina* – APÊNDICE 4). Para *A. braziliensis* e *B. brasiliensis* são observadas perdas expressivas de áreas de adequabilidade no norte máximo de distribuição e ganhos menores ao sul, enquanto *T. anthracina* perde adequabilidade ao longo de toda a áreas de distribuição atual e apresenta ganhos no norte de distribuição (APÊNDICE 3). Em geral, as espécies não mudaram de classe de mudança de distribuição entre os cenários futuros. Entretanto, três espécies mudam de classe do cenário

otimista para o pessimista (FIGURA 5): *L. betinae* (de deslocada para expandida), *L. sulina* (de expandida para deslocada) e *P. brachycera* (de inalterada para reduzida).

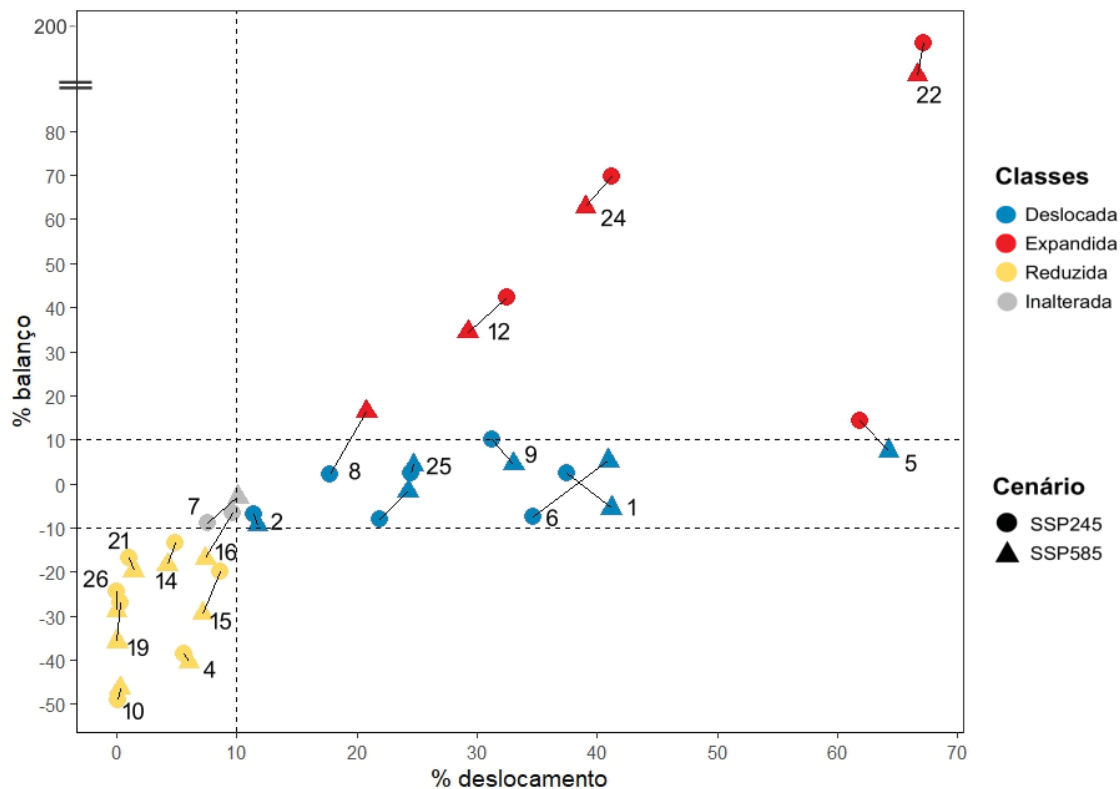


FIGURA 5 – PORCENTAGENS DE DESLOCAMENTO E DE BALANÇO POR ESPÉCIE E CENÁRIO. AS CORES REPRESENTAM CADA UMA DAS CLASSES DE MUDANÇAS (AZUL: DESLOCADA, VERMELHO: EXPANDIDA, AMARELO: REDUZIDA, CINZA: INALTERADA), OS CENÁRIOS ESTÃO REPRESENTADOS POR DIFERENTES SÍMBOLOS (CÍRCULOS: SSP245, TRIÂNGULOS: SSP585), SENDO QUE AS LINHAS CONECTAM OS CENÁRIOS PARA CADA ESPÉCIE. AS ESPÉCIES ESTÃO IDENTIFICADAS PELOS NÚMEROS, SEGUINDO A ENUMERAÇÃO DA TABELA 3.

4.1 GRUPOS FUNCIONAIS

Ao separar as projeções por grupos funcionais, nota-se que alguns grupos são mais sensíveis do que outros (TABELA 6). De maneira geral, as porcentagens de espécies com perda de área de distribuição (projeções reduzidas) aumentam do cenário SSP245 para o SSP585 em todos os grupos, exceto nas eussociais e nas de substrato de nidificação acima do solo. A classe deslocada aumenta para as eussociais, acima do solo e generalistas enquanto diminui para as demais. De maneira contrária, a classe expandida aumenta para as solitárias, nidificantes em solo e especialistas (TABELA 6).

TABELA 6 – MUDANÇAS NAS ÁREAS DE ADEQUABILIDADE POR GRUPO FUNCIONAL. A PRIMEIRA METADE REFERE-SE ÀS CLASSES DE MUDANÇAS DE DISTRIBUIÇÃO, EM QUE SÃO CONTABILIZADAS AS ESPÉCIES EM CADA CLASSE DE MUDANÇA COM A RESPECTIVA PORCENTAGEM ENTRE PARENTÊSES. NA SEGUNDA METADE ESTÃO OS VALORES MÉDIOS (EM PORCENTAGEM) DE ESTABILIDADE, GANHO, PERDA, BALANÇO E DESLOCAMENTO DAS ÁREAS DE ADEQUABILIDADE.

	Expandida							Estabilidade	Ganho	Perda	Balanço	Deslocam.
	Expandida	Deslocada	Inalterada	Reduzida	Estabilidade	Ganho	Perda	Balanço	Deslocam.			
Socialidade	Eusociais (n = 5)											
	SSP245	1 (20%)	2 (40%)	0 (0%)	2 (40%)	59,57	15,92	24,51	-8,01	22,61		
	SSP585	0 (0%)	3 (60%)	0 (0%)	2 (40%)	59,12	18,52	22,36	1,35	23,83		
	Solitárias (n = 15)											
	SSP245	3 (20%)	5 (33%)	2 (13%)	5 (33%)	62,78	18,02	19,20	10,44	20,40		
	SSP585	4 (27%)	4 (27%)	1 (6%)	6 (40%)	61,47	17,98	20,55	7,75	20,74		
Nidificação	Nidificantes de solo (n = 12)											
	SSP245	2 (16,5%)	3 (25%)	2 (16,5%)	5 (42%)	62,33	15,94	21,73	6,07	18,52		
	SSP585	3 (25%)	2 (16,5%)	1 (8,5%)	6 (50%)	60,26	16,30	23,45	3,70	19,26		
	Acima do solo (n = 8)											
	SSP245	2 (25%)	4 (50%)	0 (0%)	2 (25%)	61,44	19,82	18,74	5,48	24,61		
	SSP585	1 (12,5%)	5 (62,5%)	0 (0%)	2 (25%)	59,66	19,75	20,59	2,63	25,14		
Hábito alimentar	Oligoléticas (n = 7)											
	SSP245	1 (14,3%)	3 (42,8%)	1 (14,3%)	2 (28,6%)	65,05	14,91	20,04	-3,28	17,89		
	SSP585	2 (28,6%)	2 (28,6%)	1 (14,3%)	2 (28,6%)	64,25	15,51	20,24	-3,22	18,86		
	Poiléticas (n = 13)											
	SSP245	3 (23%)	4 (30,8%)	1 (7,7%)	5 (38,5%)	60,32	18,88	20,80	10,74	22,60		
	SSP585	2 (25,4%)	5 (38,5%)	0 (0%)	6 (46,1%)	57,74	18,85	23,42	6,77	23,09		

Quanto ao comportamento social, as espécies eussociais apresentam menores ganhos e maiores deslocamentos na área de distribuição do que as solitárias. Por outro lado, há maior porcentagem de espécies com projeções reduzidas nas solitárias. Também, as solitárias têm maior média estabilidade de áreas de adequabilidade. Ao comparar as projeções de riqueza separando pelo comportamento social (FIGURA 6), nota-se um padrão de perda de área nas solitárias, especialmente mais ao sul, sem evidentes deslocamentos (FIGURA 6A–C). Enquanto para as eussociais, são notáveis as perdas no norte da concentração de riqueza e deslocamento para o sul (FIGURA 6D–F).

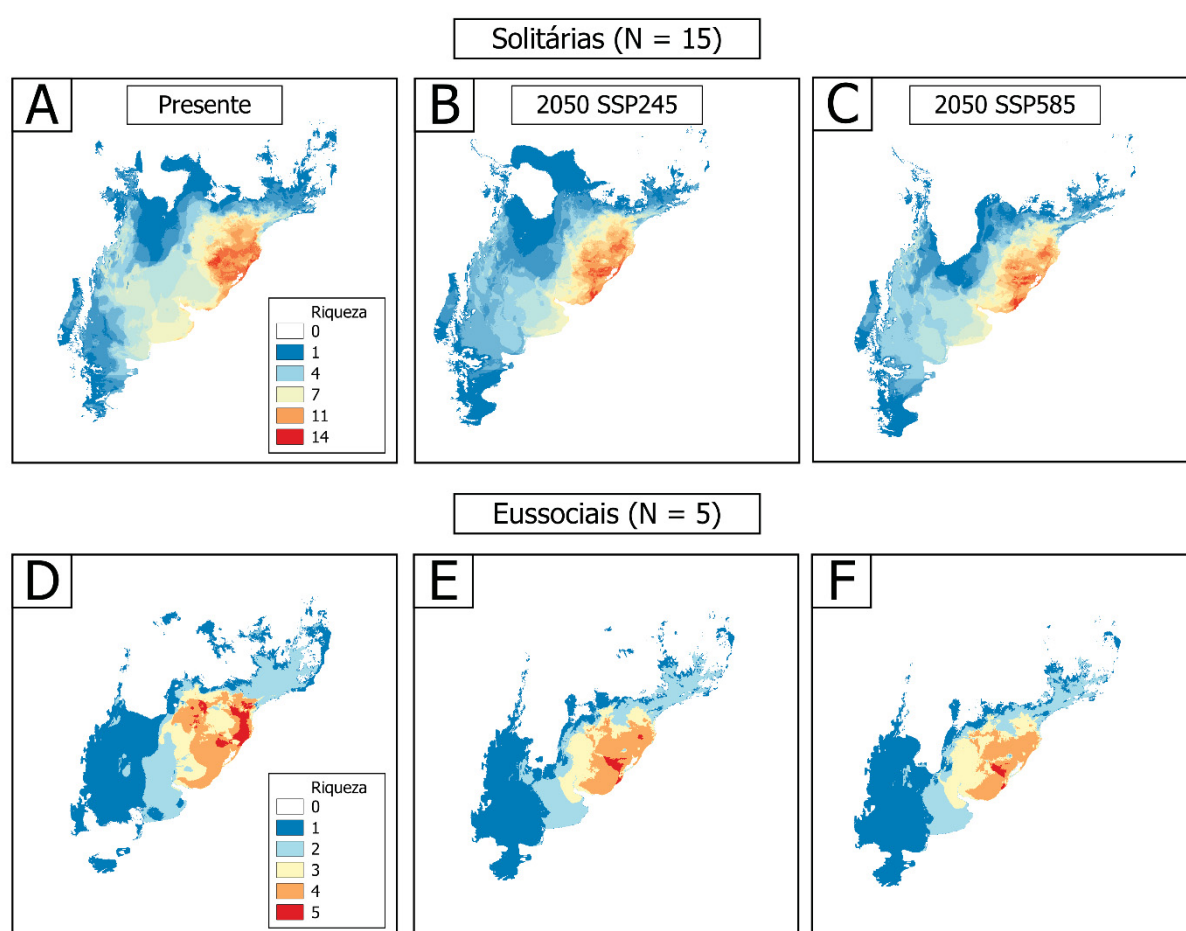


FIGURA 6 – MAPAS DE RIQUEZA NOS DOIS GRUPOS FUNCIONAIS DE COMPORTAMENTO SOCIAL, SOLITÁRIAS NO CONJUNTO SUPERIOR (A, B, C) E EUSSOCIAIS NO CONJUNTO INFERIOR (D, E, F). PROJEÇÕES PARA O PRESENTE (A, D), 2050 SSP245 (B, E) E 2050 SSP585 (C, F). SEGUINDO A MESMA ESCALA DE PROJEÇÃO QUE A FIGURA 4.

Em relação ao substrato de nidificação, as espécies nidificantes em solo são mais sensíveis às perdas de áreas de adequabilidade do que as que nidificam acima do solo (TABELA 6; FIGURA 7). As nidificantes em solo apresentam menores porcentagens de ganhos, maiores

perdas, balanços mais negativos e menores deslocamentos em relação àquelas que nidificam acima do solo. A maior proporção das nidificantes em solo tiveram projeções reduzidas (42% e 50%), enquanto apenas duas espécie acima do solo (25%) apresentaram redução de área nas projeções. Para aquelas que nidificam acima do solo, a maioria (50 e 62,5%) apresentou deslocamento das áreas de adequabilidade nas projeções futuras. Isso fica bastante evidente ao comparar os mapas de riqueza separados pelo substratos de nidificação (FIGURA 7). Para o grupo com nidificação em solo, as projeções demonstram perdas de riqueza muito expressivas, em todas as direções, com diminuição drástica nas áreas de maior riqueza (FIGURA 7A–C). O que é projetado para as nidificantes em solo se assemelha bastante às projeções para todas as espécies juntas (FIGURA 4), porém com perdas mais severas. Por outro lado, para o grupo com nidificação acima do solo é evidente o deslocamento para o sul, com perdas moderadas na região de maior riqueza (FIGURA 7D–F).

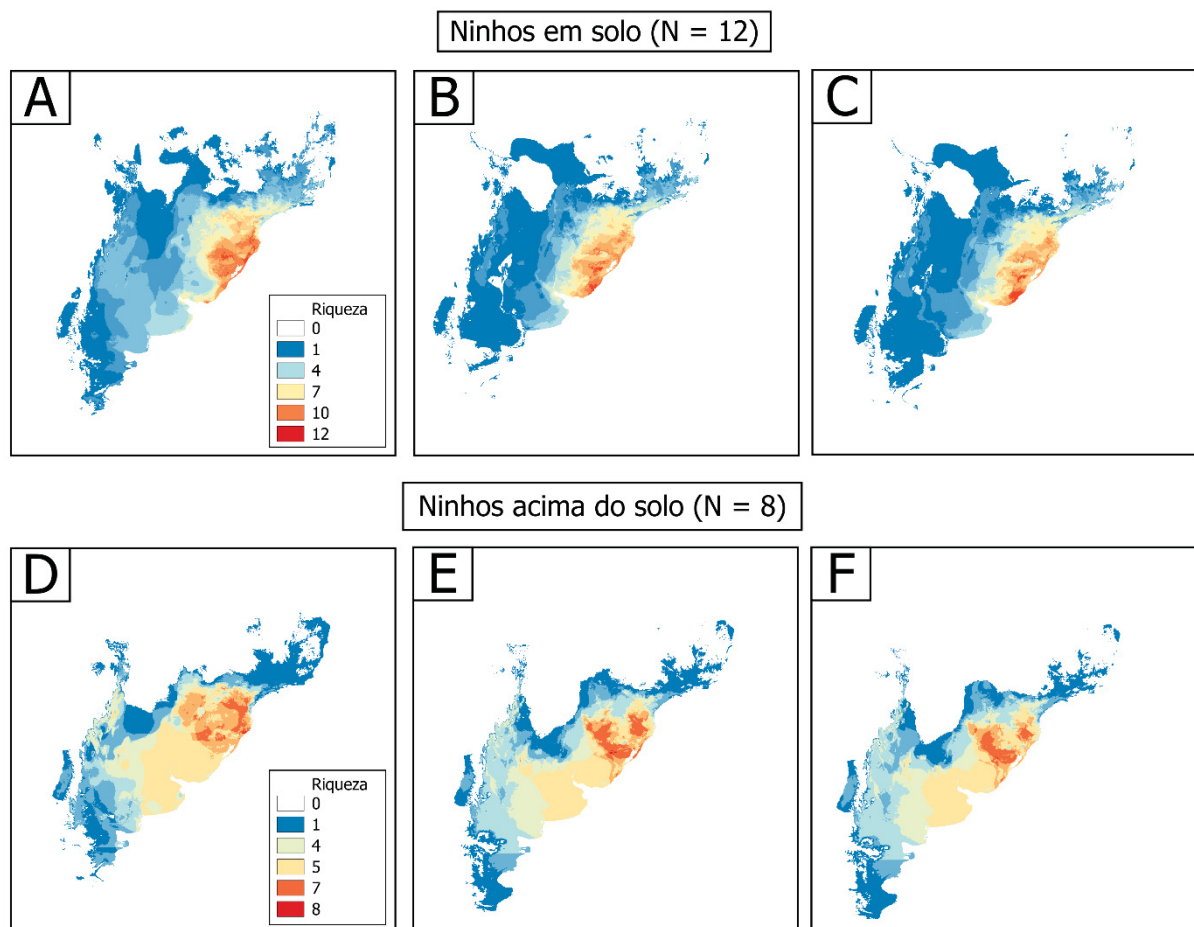


FIGURA 7 – MAPAS DE RIQUEZA NOS DOIS GRUPOS FUNCIONAIS DE SUBSTRATO DE NIDIFICAÇÃO, NIDIFICANTES EM SOLO (A, B, C) E ACIMA DO SOLO (D, E, F). PROJEÇÕES PARA O PRESENTE (A, D), 2050 SSP245 (B, E) E 2050 SSP585 (C, F). SEGUINDO A MESMA ESCALA DE PROJEÇÃO DA FIGURA 4.

Com respeito à especialização floral, o grupo de especialistas apresenta os menores ganhos e deslocamentos e os valores mais negativos de balanço (TABELA 6). Em contraste, as abelhas generalistas apresentam porcentagens maiores de ganho, balanço e deslocamento, ao passo que as perdas são semelhantes. Para as especialistas, as classes de mudança de distribuição geográfica no futuro mais frequentes foram a deslocada (42,8% e 28,6%) e a reduzida (28,6% em ambos os cenários), enquanto para as generalistas as projeções foram predominantes para reduzida (38,5% e 46,1%) e deslocada (30,8% e 38,5%). As projeções de riqueza para as especialistas apresentam perdas expressivas de áreas de adequabilidade em todas as direções, entretanto com deslocamento da região de maior riqueza levemente para o sul (FIGURA 8A–C). Para as generalistas, observa-se nas projeções perdas expressivas na região de maior riqueza, sem grandes perdas no entorno e com expressivos deslocamentos para o sul (FIGURA 8D–F).

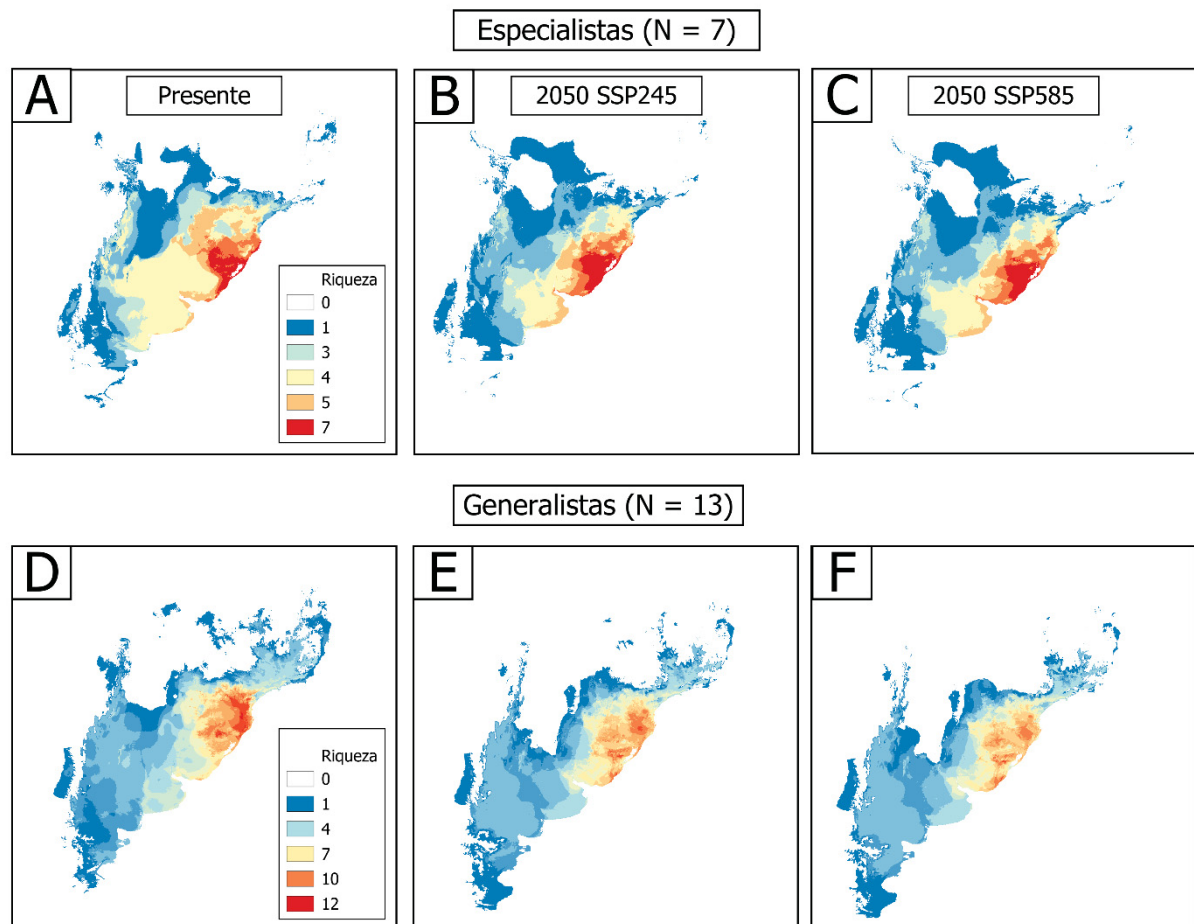


FIGURA 8 – MAPAS DE RIQUEZA NOS DOIS GRUPOS FUNCIONAIS DE SUBSTRATO DE NIDIFICAÇÃO, NIDIFICANTES EM SOLO (A, B, C) E ACIMA DO SOLO (D, E, F). PROJEÇÕES PARA O PRESENTE (A, D), 2050 SSP245 (B, E) E 2050 SSP585 (C, F). SEGUINDO A MESMA ESCALA DE PROJEÇÃO DA FIGURA 4.

4.2 SOBREPOSIÇÃO GEOGRÁFICA ENTRE OS PARES DE ESPÉCIES

Embora diferentes respostas foram observadas, em todas as comparações entre pares de mesmo gênero há diminuição no tamanho das áreas de sobreposição geográfica (FIGURAS 9–14). Um pequeno deslocamento para o sul foi observado em *Augochlora* (FIGURA 9) e *Bombus* (FIGURA 10). Ao considerar a área somada de cada par de espécies, foi predominante a perda de sobreposição geográfica. Quatro pares (*Augochlora*, *Rhinocorynura*, *Tetraglossula*, *Thectochlora basiatra* + *T. alaris*, *T. hamata* + *T. alaris*) apresentam diminuição na porcentagem de sobreposição por perda de áreas de coocorrências.

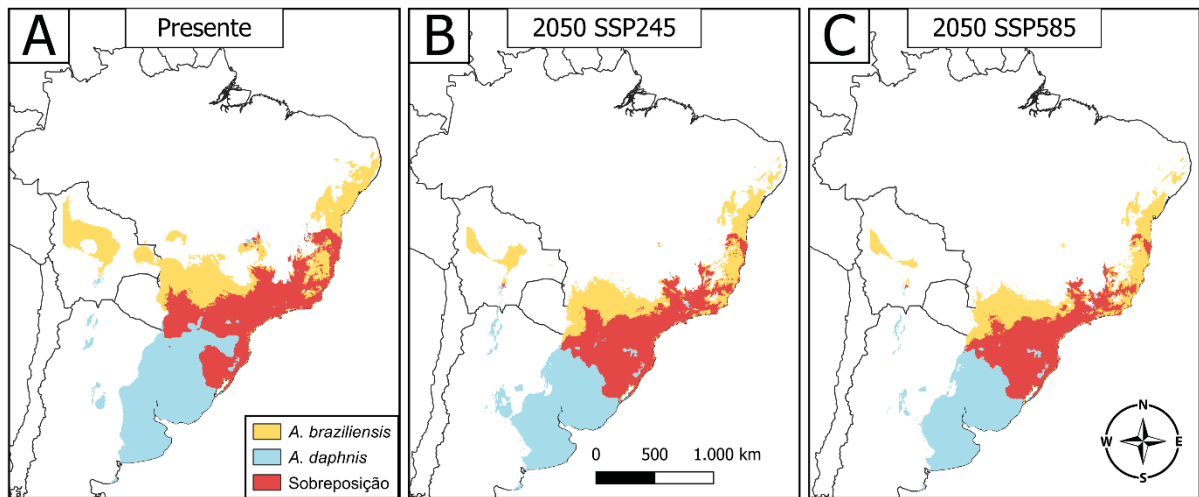


FIGURA 9 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA *Augochlora daphnis* (AZUL) E *A. braziliensis* (AMARELO) E SOBREPOSIÇÃO ENTRE AS DUAS (VERMELHO). (A) PRESENTE, (B) 2050 SSP245, (C) 2050 SSP585.

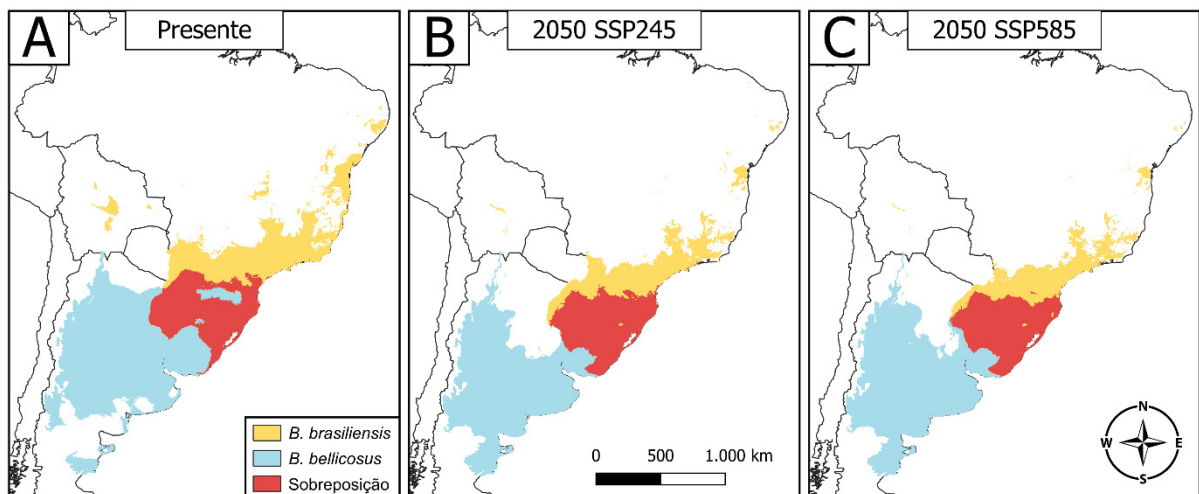


FIGURA 10 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA *Bombus bellicosus* (AZUL) E *B. brasiliensis* (AMARELO) E SOBREPOSIÇÃO ENTRE AS DUAS (VERMELHO). (A) PRESENTE, (B) 2050 SSP245, (C) 2050 SSP585.

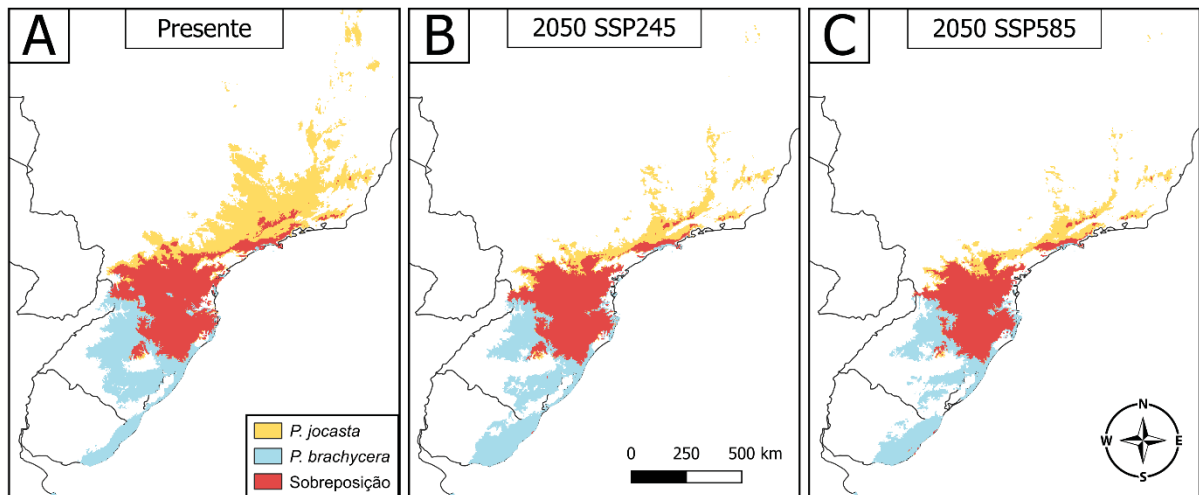


FIGURA 11 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA *Paroxystoglossa brachycera* (AZUL) E *P. jocasta* (AMARELO) E SOBREPOSIÇÃO ENTRE AS DUAS (VERMELHO). (A) PRESENTE, (B) 2050 SSP245, (C) 2050 SSP585.

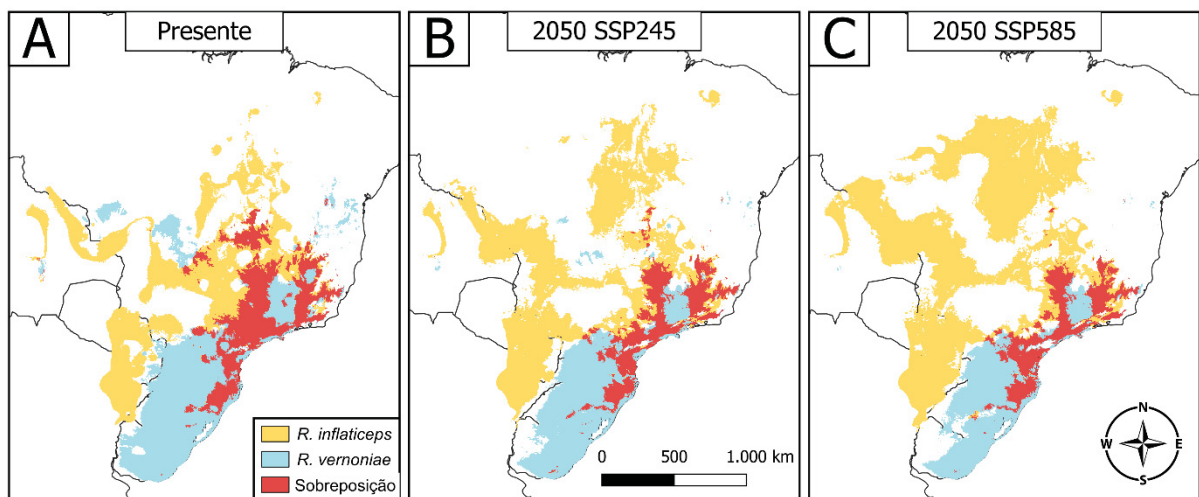


FIGURA 12 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA *Rhinocorynura vernoniae* (AZUL) E *R. inflaticeps* (AMARELO) E SOBREPOSIÇÃO ENTRE AS DUAS (VERMELHO). (A) PRESENTE, (B) 2050 SSP245, (C) 2050 SSP585.

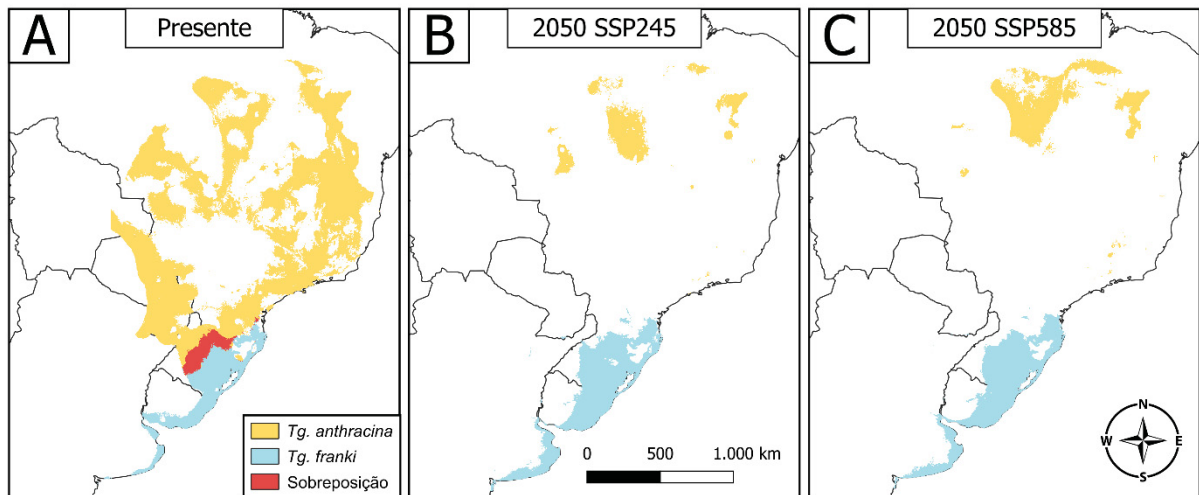


FIGURA 13 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA *Tetraglossula franki* (AZUL) E *T. anthracina* (AMARELO) E SOBREPOSIÇÃO ENTRE AS DUAS (VERMELHO). (A) PRESENTE, (B) 2050 SSP245, (C) 2050 SSP585.

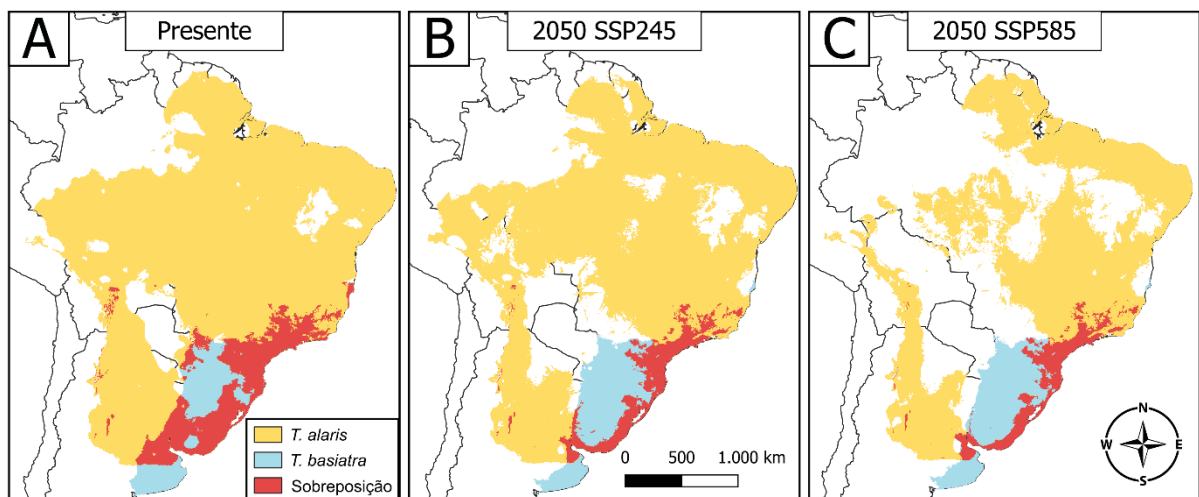


FIGURA 14 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA *Thectochlora basiatra* (AZUL) E *T. alaris* (AMARELO) E SOBREPOSIÇÃO ENTRE AS DUAS (VERMELHO). (A) PRESENTE, (B) 2050 SSP245, (C) 2050 SSP585.

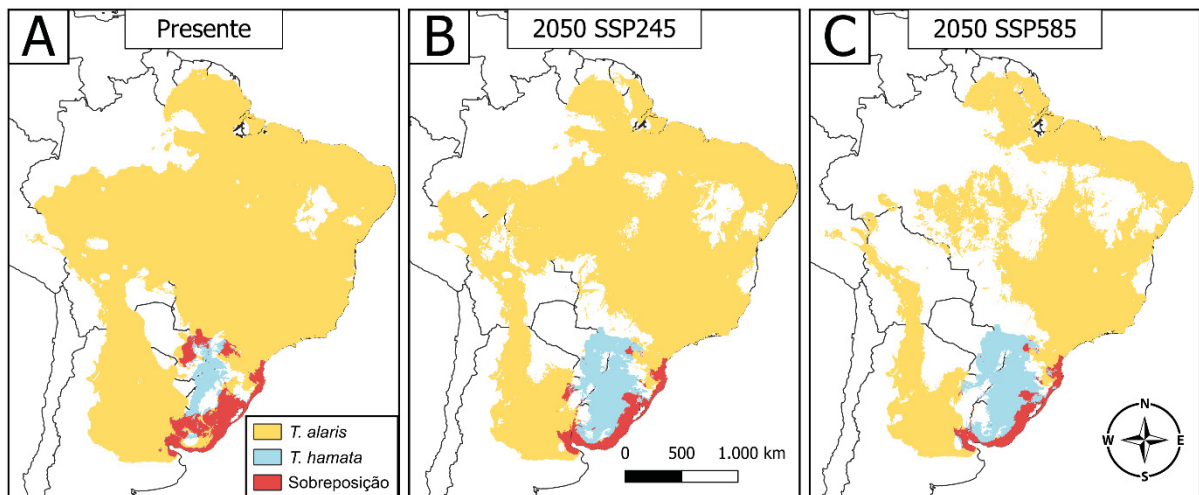


FIGURA 15 – PROJEÇÕES DE DISTRIBUIÇÃO PARA *Thectochlora hamata* (AZUL) E *T. alaris* (AMARELO) E SOBREPOSIÇÃO ENTRE AS DUAS (VERMELHO). (A) PRESENTE, (B) 2050 SSP245, (C) 2050 SSP585.

São projetadas perdas de sobreposição mais modestas em pares com baixa sobreposição atual (*T. basiatra* + *T. alaris*, *T. hamata* + *T. alaris*) e perda total de sobreposição entre o par de *Tetraglossula*, em que a sobreposição atual é de apenas 3% (TABELA 7). As projeções indicam aumento expressivo na sobreposição entre o par de *Paroxystoglossa* e aumento modesto na sobreposição entre o par de *Bombus* (TABELA 7).

TABELA 7 – ÁREA DE SOBREPOSIÇÃO, EM PORCENTAGEM, EM RELAÇÃO À ÁREA TOTAL DE ADEQUABILIDADE DO PAR DE ESPÉCIES. AS SETS INDICAM AUMENTO OU DIMINUIÇÃO NO CENÁRIO FUTURO EM RELAÇÃO AO PRESENTE.

Par de espécies	Presente	SSP245		SSP585	
<i>Augochlora</i>	32.01	34.68	↑	34.29	↑
<i>Bombus</i>	19.23	22.92	↑	21.90	↑
<i>Paroxystoglossa</i>	34.08	41.58	↑	43.09	↑
<i>Rhinocorynura</i>	20.89	14.86	↓	11.60	↓
<i>Tetraglossula</i>	3.19	0.00	↓	0.00	↓
<i>Thectochlora basiatra</i> + <i>T. alaris</i>	11.06	6.38	↓	7.41	↓
<i>Thectochlora hamata</i> + <i>T. alaris</i>	4.23	3.11	↓	3.38	↓

5 DISCUSSÃO

De maneira geral, os modelos apontam para a prevalência de áreas de estabilidade no futuro, representando quase 60% em ambos os cenários. Entretanto, a proporção de áreas de perda é superior à de ganho, a maioria das espécies apresentou maiores perdas do que ganhos de adequabilidade, o que indica uma tendência geral de perda de diversidade de abelhas no

futuro próximo. Essa tendência é vista nas projeções de perdas drásticas de riqueza nos cenários de aquecimento global para 2050. A redução e o deslocamento das áreas de distribuição foram as respostas mais frequente para as espécies nos cenários futuros. Com valores abaixo, também foram apontadas as expansões das áreas de distribuição como respostas bastante frequentes. A baixa frequência de distribuições inalteradas no futuro indica que são esperadas mudanças na composição da fauna de abelhas na região, considerando que parte das espécies tendem ao deslocamento das áreas de distribuição, enquanto algumas tendem à redução e outras à expansão em relação ao presente. Dada as diferentes respostas frente aos cenários de aquecimento global, foi possível identificar que as abelhas solitárias, as nidificantes em solo e as especialistas em recursos florais são mais as suscetíveis à perda de adequabilidade. Por outro lado, as espécies eussociais, as que nidificam acima do solo e as generalistas demonstram-se menos sensíveis à perda de adequabilidade, com maiores tendências a deslocamento ou expansão nas áreas de distribuição. Ainda, a partir das avaliações dos pares de espécies, foi possível identificar a tendência a reduções nas áreas de sobreposição geográfica de espécies próximas evolutivamente, além do deslocamento dessas áreas para latitudes mais ao sul. Adicionalmente, para quatro dos seis gêneros considerados, as espécies distribuídas mais ao norte demonstraram-se mais suscetíveis a reduções nas áreas de distribuição do que as espécies distribuídas mais ao sul.

Apesar dos cenários climáticos futuros representarem duas trajetórias muito diferentes quanto à emissão de gases de efeito estufa e padrões de consumo (IPCC, 2022), as diferenças entre as projeções dos dois cenários, no geral, foram pouco expressivas. Por um lado, isso pode ser explicado pelo uso da média geral do conjunto de espécies, sendo que algumas perdem mais do cenário otimista para o pessimista, ao passo que outras perdem menos e/ou ganham mais de um cenário a outro. Quando mensuradas todas juntas, as médias gerais diferem pouco porque ocorre um balanço entre as espécies que mais perdem e as que mais ganham. Portanto, os impactos do cenário pessimista não devem ser subestimados. Para as abelhas-sem-ferrão (*Meliponini*) na Colômbia, as projeções para 2050 apontam para perdas até 20% maiores no cenário pessimista (Gonzalez et al., 2021), diferença não vista para as espécies aqui selecionadas (APÊNDICE 4). Adicionalmente, é esperado que projeções temporais mais distantes apontem para reduções mais drásticas nas áreas de adequabilidade, assim como diferenças mais expressivas entre as diferentes trajetórias climáticas (Ashraf et al., 2018; Vu et al., 2020; López-Tirado et al., 2021). Para isso, seria interessante selecionar outros horizontes temporais, como o 2070 (2061–2080), para projetar os modelos e mensurar as diferenças entre as predições de diferentes trajetórias climáticas.

As respostas de distribuição potencial foram bastante diferentes ao olhar para cada espécie, o que era esperado, uma vez que cada espécie difere em necessidades e tolerâncias ecofisiológicas que compõem o seu nicho fundamental e efetivo (Peterson et al., 2011). Os valores mensurados de estabilidade, perdas e ganhos variaram muito entre as espécies, com valores de estabilidade indo desde cerca de 20% a mais de 80%. Em nenhum caso as perdas sobrepassaram 50%, que são considerados valores moderados de perdas (Gonzalez et al., 2021). Dessa forma, não houve nenhuma projeção que seja classificada como alta, acima de 50% (Gonzalez et al., 2021). De forma similar, as espécies com projeções com maiores ganhos tiveram valores próximos a 40%. As áreas de ganhos incidem em áreas de deslocamento em relação à distribuição potencial atual, o que deve ser olhado com cautela quanto à viabilidade de acessar essas áreas mesmo que estejam dentro das áreas de acessibilidade selecionadas para cada espécie. Considerando que algumas áreas adequadas no futuro podem estar distantes o suficiente para não serem acessadas por dispersão no intervalo de poucas décadas (Lewthwaite et al., 2017), ou mesmo pela falta de plantas hospedeiras nas áreas de adequabilidade climática no futuro (Schleuning et al., 2016). As redes de interações ecológicas são mais sensíveis à extinção das plantas do que dos animais (Schleuning et al., 2016), o que indica que os impactos tendem a ser maiores do que o que foi mensurado. Outro aspecto a ser considerado é o uso do solo nas áreas de adequabilidade, pois uma área climaticamente adequada pode não ser viável devido a não oferecer outros requisitos para a permanência das espécies, como aqueles relacionados à cobertura vegetal (Mendes & De Marco, 2017; Velazco et al., 2019). De maneira geral, as áreas de adequabilidade tendem a diminuir drasticamente ao filtrá-las pela cobertura vegetal e uso do solo e oferecem resultados mais realistas (De Marco et al., 2008; Mendes & De Marco, 2017; Velazco et al., 2019).

São observadas perdas drásticas nas projeções futuras, ao considerar a sobreposição das áreas de adequabilidade das 20 espécies consideradas para a região de interesse. A perda de riqueza em toda a região aponta para reduções na diversidade de abelhas de forma generalizada, diferentemente do que era esperado – perdas no limite norte da distribuição e deslocamentos para latitudes mais ao sul (Martins et al., 2015). As perdas de adequabilidade nas porções mais ao norte da região estudada podem ser relacionadas também à esperada suscetibilidade de espécies de abelhas cuja distribuição é restrita ao sul e sudeste da América do Sul, em que o limite norte de distribuição se encontra nas áreas montanhosas do sudeste brasileiro (Silveira & Cure, 1993). Devido ao padrão de distribuição mencionado (Silveira & Cure, 1993), muitas dessas espécies devem apresentar menores tolerâncias aos aumentos de temperatura, sendo, portanto, muito suscetíveis ao aquecimento global. Embora o número de espécies selecionadas

seja baixo (em relação às centenas de espécies que ocorrem na região), é importante ressaltar que foram considerados representantes dos diferentes grupos (taxonômicos e funcionais) de abelhas. Assim sendo, devido à amostragem criteriosa das espécies, os resultados obtidos podem ser extrapolados para a melissofauna da região estudada, de modo a ter projeções sólidas para 2050. Perdas muito mais drásticas na fauna de abelhas foram projetadas para a região da Floresta Nacional dos Carajás, no Pará, com a riqueza máxima em 2050 representando apenas 42% da riqueza do presente, sendo mais drástico ainda (24%) para espécies de distribuição restrita (Giannini et al., 2020). Além da redução no valor máximo de riqueza, as projeções apontam a redução da área de maior riqueza (parte central e leste do Pará) e deslocamento da concentração de riqueza para latitudes mais ao norte, em direção ao nordeste do estado (Giannini et al., 2020).

São escassos os trabalhos na literatura que investigaram os possíveis impactos das mudanças climáticas na fauna de abelhas (Giannini et al., 2020). Por outro lado, existem alguns trabalhos com enfoque em certos grupos de abelhas, como Euglossini (Faleiro et al., 2018), Meliponini (Gonzalez et al., 2021) e mamangavas do gênero *Bombus* (Soroye et al., 2020; Martínez-López et al., 2021). Para as abelhas-das-orquídeas (Euglossini), são apontados possíveis impactos na persistência da maioria das espécies no *hotspot* de biodiversidade da Mata Atlântica, com perdas de áreas de adequabilidade climática, reduções de riqueza e abundância, levando a alterações nas assembleias, principalmente por *turnover* (Faleiro et al., 2018). Apesar das predições de perdas no *hotspot* da Mata Atlântica, os modelos apontam para porções de retenção de adequabilidade para todas as espécies e ganhos de adequabilidade na região central do bioma (Faleiro et al., 2018). Para as abelhas-sem-ferrão (Meliponini), os modelos apontam para reduções na distribuição de sete das nove espécies de maior importância econômica na Colômbia para 2050 (Gonzalez et al., 2021). A partir de dados históricos de 66 espécies de *Bombus* que ocorrem na América do Norte e Europa, foi demonstrada a contribuição das mudanças climáticas para uma ampla perda de riqueza (de até 35%) de mamangavas, ao comparar a série histórica de 1901–1974 e o período recente de 2000–2014 (Soroye et al., 2020). Para as espécies de *Bombus* da América Central, os modelos preditivos apontam para perdas gerais de riqueza, especialmente na borda da distribuição das espécies, além de deslocamento para áreas de maiores altitudes (Martínez-López et al., 2021). Todos estes trabalhos corroboram com a tendência já documentada de declínios globais nos registros de ocorrências de abelhas nas últimas décadas (Zattara & Aizen, 2021).

As maiores frequências das três classes de mudanças de distribuição (deslocada, reduzida e expandida) demonstra que as respostas são bastante diferentes para cada espécie,

não sendo possível atribuir uma única classe que represente a maioria das espécies consideradas. Adicionalmente, o baixo número de distribuições inalteradas (duas para o SSP245 e uma para o SSP585) contrasta com as médias expressivas de estabilidade, indicando que, apesar dos valores de estabilidade, os valores de perdas e ganhos estão contribuindo muito nas projeções futuras. Entretanto, a classe inalterada não foi observada para nenhuma espécie no trabalho que propôs essa classificação (Viza et al., 2023), o que pode apontar para alguma influência dos valores delimitados para cada classe nesse resultado. Por outro lado, esse resultado suporta que diferentes espécies serão afetadas pelas mudanças climáticas, com diferentes respostas quanto à distribuição geográfica (Shoo et al., 2006; Williams & Blois, 2018). Diferentemente, a classe reduzida e inalterada foi a mais frequente no trabalho de Viza e colaboradores (2023), que investigou as libélulas (Odonata) da Península Ibérica e Marrocos, enquanto nenhum representante dessa classe foi observado no presente trabalho. Isso indica que nenhuma das espécies aqui consideradas apresentou tendência a ter perdas drásticas e ganhos moderados (Viza et al., 2023). As projeções de perdas foram acompanhadas por ganhos expressivos (distribuição deslocada), por pouco ou nenhum ganho (distribuição reduzida) ou por ganhos expressivamente maiores que perdas (distribuição expandida).

O deslocamento das áreas de adequabilidade para os cenários futuros foi o efeito mais encontrado, apontando para projeções mais próximas ao que era esperado previamente, com perda de adequabilidade em uma região mais ao norte e ganho em outra mais ao sul, semelhante ao que foi descrito para *Bombus bellicosus* (Martins et al., 2015). Logo atrás, a redução nas áreas de adequabilidade foi o segundo efeito mais observado para os cenários de mudanças climáticas, indicando menores áreas de distribuição para uma parcela expressiva da amostra, o que influenciou diretamente na redução dos valores de riqueza observados (Faleiro et al., 2018; Giannini et al., 2020). Por outro lado, a expansão de áreas de adequabilidade foi o terceiro efeito mais frequente para os cenários futuros (considerando, ainda, que as três classes tiveram valores próximos), o que demonstra que uma fração considerável das espécies tem tendência a aumento na distribuição em cenários de aquecimento global, como em outros trabalhos na literatura (Faleiro et al., 2018; Gonzalez et al., 2021; Kammerer et al., 2021). A ausência de projeções na classe reduzida e deslocada. Com esses diferentes resultados, seria interessante em estudos futuros considerar outras métricas para explorar os impactos projetados das mudanças climáticas na biodiversidade, considerando beta-diversidade (Faleiro et al., 2018), diversidade funcional (Gallagher et al., 2012; Viza et al., 2023) e filogenética (Pio et al., 2014) e homogeneização biótica (Saladin et al., 2020).

A partir da metodologia seguida, foi possível selecionar modelos bastante robustos, com todos os modelos selecionados atingindo os três critérios de inclusão. Destaca-se que nenhum modelo selecionado excedeu o valor de 5% na taxa de omissão, indicando que são modelos com ótima performance preditiva (Cobos et al., 2019b). Em alguns trabalhos utilizando a mesma metodologia, para algumas espécies, os valores mais baixos de taxa de omissão foram superiores a 5% (Gonzalez et al., 2021; Contreras-Díaz et al., 2023), o que pode ser atribuído a espécies com pequeno número de ocorrências ($n < 10$), mas também ao método de seleção da área de calibração (Machado-Stredel et al., 2021). A abordagem de seleção a partir de simulações de dispersão ao longo do tempo retorna áreas de calibração bastante robustas, o que propicia a construção de modelos com melhores performances preditivas em relação a outros métodos frequentemente utilizados (Machado-Stredel et al., 2021). Considerando os resultados obtidos, as parametrizações selecionadas para as simulações de dispersão podem ser consideradas suficientes, mesmo que não fora utilizado um período maior, como sugerido no trabalho original (Machado-Stredel et al., 2021).

5.1 GRUPOS FUNCIONAIS

Quanto aos grupos funcionais, foi possível identificar que as espécies solitárias, as nidificantes em solo e as especialistas em recursos florais são as mais sensíveis às mudanças climáticas, com maior propensão a perdas de adequabilidade, menores ganhos e menores deslocamentos. Embora em escalas locais, esses grupos também são apontados como mais suscetíveis a outros impactos antrópicos, como mudanças de cobertura vegetal em ambientes urbanos (Pereira et al., 2021; Graf et al., 2022) e ecossistemas agrícolas (Winfree et al., 2011; Forrest et al., 2015; Harrison et al., 2018), ao passo que espécies eussociais, nidificantes acima do solo e generalistas são mais resilientes, ou até mesmo beneficiadas, nesses ambientes (Winfree et al., 2011; Banaszak-Cibicka & Zmihorski, 2012; Wenzel et al., 2020; Graf et al., 2022). Em escalas macroecológicas, não há até o presente momento estudos investigando a relação entre os grupos funcionais de abelhas e mudanças climáticas.

De maneira geral, as abelhas solitárias tiveram uma tendência maior a perdas de riqueza e menores deslocamentos, enquanto as eussociais, apesar das elevadas perdas, apresentam tendência a maiores aumentos e deslocamentos em direção ao sul (FIGURA 6). Espécies eussociais tendem a ser mais resilientes a distúrbios, devido principalmente a maiores abundâncias, maiores períodos de atividade anual e capacidade de tolerar perdas de operárias (Straub et al., 2015). No entanto, extrapolações exigem cautela, uma vez que aqui espécies

primitivamente eussociais (castas com pequenas diferenças morfológicas, colônias pequenas e de curta duração) e altamente eussociais (grande diferença morfológica entre castas e colônias perene) foram agrupadas para fins comparativos.

As abelhas com ninhos em solo apresentaram tendência a redução nas áreas de adequabilidade, com perda de riqueza em toda a região, enquanto as que nidificam acima do solo tendem ao deslocamento para latitudes mais ao sul (FIGURA 7). As perdas de riqueza projetadas para as espécies nidificantes em solo foram as mais drásticas entre os traços, possivelmente influenciando o padrão de grandes perdas visualizado na sobreposição de todas as espécies (FIGURA 4). Essa relação precisa ser investigada com mais cautela, considerando também dados de paisagem (De Marco et al., 2008), uma vez que nidificantes em solo dependem da disponibilidade de solo para permanecer (Michener, 2007), indicando maior vulnerabilidade devido à impermeabilização do solo (Wenzel et al., 2020; Pereira et al., 2021). Semelhantemente, parte das abelhas que nidificam acima solo dependem da disponibilidade de cavidades pré-existentes em substratos, como arbustivos e arbóreos, sendo afetadas negativamente em ambientes de atividade agrícola intensa (Forrest et al., 2015), mais do que as espécies de solo (Williams et al., 2010), ao passo que são mais resilientes em ambientes urbanos (Wenzel et al., 2020).

Em relação à especialização floral, as especialistas tiveram maior tendência a reduções e deslocamentos nas áreas de adequabilidade, enquanto as generalistas tenderam ao deslocamento e expansão, mas também a reduções. Ao olhar para as projeções de riqueza dos dois grupos (FIGURA 8), são observadas perdas gerais no entorno da região de maior riqueza e pequeno deslocamento ao sul para as especialistas, enquanto para as generalistas os impactos são moderados e concentrados na região de maior riqueza, enquanto são visíveis deslocamentos mais ao sul da Argentina para algumas espécies. Os efeitos negativos podem ser ainda maiores para as especialistas se forem consideradas também as predições das espécies de plantas visitadas, uma vez que as respostas podem ser diferentes para as plantas e resultar em diminuição nas áreas de sobreposição abelhas-planta (Weaver & Mallinger, 2022). Por outro lado, as generalistas podem ser mais resilientes devido à maior gama de plantas visitadas para a obtenção de recursos florais.

Além dos impactos em cada grupo funcional separado, é de grande potencial investigar as interações sinérgicas entre traços funcionais, para acessar de forma mais refinada quais combinações tendem a maiores vulnerabilidades (Williams et al., 2010; Viza et al., 2023). As três espécies apontadas com as maiores estabilidades diferem bastante quanto às combinações de traços funcionais – sendo *T. hamata* (solitária, ninho em solo e generalista), *C. bruneri*

(solitária, ninho em solo e especialista) e *A. daphnis* (eussocial, ninho acima do solo e generalista) – não sendo possível atribuir uma relação entre grupos funcionais e estabilidade. Por outro lado, as duas espécies com maiores perdas (*C. lugubris* e *P. fervens*) são solitárias e nidificantes em solo, enquanto a terceira em perdas (*L. sulina*), e que também tem os maiores ganhos, apresenta a combinação dos três traços menos suscetíveis (eussocial, ninho acima do solo e generalista – embora o hábito cleptobiótico possa ser considerado um tipo de especialização não floral). As outras duas com maiores ganhos (*M. paranaense* e *T. hamata*) são também generalistas, sendo que *M. paranaense* nidifica acima do solo e *T. hamata* em solo. Embora pouco conclusivo, é esperado que as combinações entre traços mais sensíveis resultem em maiores impactos frente às mudanças climáticas. Entretanto, são necessárias análises para inferir se essa relação é existente nas respostas frente às mudanças climáticas (Viza et al., 2023).

Outros traços funcionais em abelhas, como tamanho corporal e fenologia, devem ser investigados futuramente quanto às predições de impactos na distribuição em cenários de mudanças climáticas (Aguirre-Gutiérrez et al., 2016; Viza et al., 2023). O tamanho corporal tem direta relação com a capacidade voo e distância de forrageio em abelhas (Greeleaf et al., 2007), como também pode ser relacionado à capacidade de dispersão em cenários de deslocamento das áreas de adequabilidade no futuro (Aguirre-Gutiérrez et al., 2016; Faleiro et al., 2018). A fenologia refere-se ao período de atividade durante o ano, que se relaciona também com o voltinismo (número de gerações por ano), e pode ser alterada com as mudanças climáticas (Stemkovski et al., 2020). Espécies com fenologia mais restrita são mais vulneráveis aos impactos das mudanças climáticas, especialmente as especialistas em recursos florais ou em poucas espécies de plantas para a obtenção de pólen (oligoléticas), o que pode levar a futuras incompatibilidades fenológicas entre polinizador-planta (Stemkovski et al., 2020; Weaver & Mallinger, 2022). Embora não investigados aqui, é desejável considerar esses fatores relacionados à utilização de recursos, capacidade de dispersão e reprodução para acessar predições mais robustas quanto às áreas de distribuição no futuro.

5.2 SOBREPOSIÇÃO GEOGRÁFICA ENTRE OS PARES DE ESPÉCIES

De forma geral, foram observadas reduções no tamanho das áreas de sobreposição entre os pares de espécies de mesmo gênero nos cenários futuros, indicando perdas na coexistência de espécies de mesmo gênero com o avanço das mudanças climáticas. Com a exceção de *R. inflaticeps* (que apresenta aumento de adequabilidade no futuro), foram observadas reduções em todas as espécies consideradas de distribuição mais ao norte. Isso

reforça que a maioria das espécies de abelhas de menores latitudes na América do Sul também se demonstram bastante suscetíveis às mudanças climáticas, como indicado em outros trabalhos preditivos (Faleiro et al., 2018; Giannini et al., 2020; Gonzalez et al., 2021). No entanto, as respostas são diferentes entre os pares, apontando para diferentes mecanismos influenciando as predições de distribuição desses pares. Três principais dinâmicas foram observadas: (i) deslocamento de ambas as espécies em direção ao sul (meridional), com perdas ao norte, sendo mais severas para a espécie mais ao norte (setentrional); (ii) redução da espécie mais meridional e expansão da espécie mais setentrional; (iii) perdas de adequabilidade da espécie mais setentrional, inclusive no sul de sua distribuição, acompanhadas de expansão ou moderadas perdas da espécie mais meridional.

Para *Augochlora* (*A. braziliensis* e *A. daphnis*) e *Bombus* (*B. bellicosus* e *B. brasiliensis*) são observadas perdas nas porções mais ao norte e deslocamento ao sul das distribuições de ambas as espécies, incidindo no deslocamento das áreas de sobreposição. Tanto para o par *Augochlora* quanto para o par *Bombus* as proporções das áreas de sobreposição, em relação ao total, apresentam um pequeno aumento nos cenários futuros. Isso pode ser explicado pelas perdas ao norte e deslocamento ao sul em ambas as espécies, sendo que as perdas são maiores do que os ganhos, aumentando a proporção da sobreposição em relação ao todo. Para *Bombus* foi observada maior sensibilidade às mudanças climáticas para a espécie de distribuição mais setentrional, uma vez que a espécie com distribuição mais meridional (*B. bellicosus*) foi classificada com projeções deslocadas, ao passo que a espécie mais setentrional (*B. brasiliensis*) foi classificada com projeções reduzidas. De maneira um pouco diferente, para *Augochlora* a espécie mais meridional (*A. daphnis*) teve suas projeções classificadas como reduzidas, enquanto para a espécie mais setentrional (*A. braziliensis*) as projeções foram reduzidas e deslocadas (APÊNDICE 4). Resultados semelhantes na literatura foram encontrados para *Xylocopa augusti* e *X. splendidula* (espécie com limite norte em latitude mais ao sul que a de *X. augusti*), porém com poucas perdas ao norte e maiores deslocamentos ao sul, aumentando levemente a sobreposição (de 13% para 15%) entre as duas (Nascimento et al., 2023).

O outro par de espécies em que as projeções apontam para o aumento na proporção da sobreposição geográfica foi *Paroxystoglossa* (FIGURA 11). Entretanto, o aumento não ocorre em extensão de área, mas sim devido às perdas em ambas as espécies, mantendo a adequabilidade em grande parte da área de sobreposição entre elas, sem deslocamento da sobreposição (diferentemente de *Augochlora* e *Bombus*). As projeções de perdas são diferentes nas duas espécies, sendo que *P. jocasta* apresenta perdas no norte da distribuição, enquanto *P.*

brachycera apresenta reduções nas porções mais ao sul. *Paroxystoglossa jocasta*, embora distribuída mais ao norte do que a congênere *P. brachycera*, segue um padrão de distribuição reconhecido por Silveira e Cure (1993), em que a distribuição se dá ao sul/sudeste da América do Sul, tendo como norte máximo as áreas de altitude em montanhas do sudeste brasileiro. Devido a isso, é apontada a grande suscetibilidade da espécie à perda de adequabilidade em seu norte máximo de ocorrência, semelhantemente ao que foi relatado para *B. bellicosus* (Martins et al., 2015). De maneira um pouco diferente, com aumento na sobreposição, porém com a espécie de sul sendo mais suscetível que a de norte, foi demonstrado para as duas subespécies de abelhas-sem-ferrão *Melipona quadrifasciata* (Teixeira et al., 2018). Os modelos preditivos apontaram para aumento na sobreposição de nicho entre as duas subespécies no futuro, com expansão das áreas de adequabilidade para *M. q. anthidioides* (subespécie mais ao norte), enquanto para *M. q. quadrifasciata* (subespécie mais ao sul) foram apontadas reduções em adequabilidade (Teixeira et al., 2018).

A comparação mais distinta foi observada para o par *Rhinocorynura*, em que *R. inflaticeps* (mais ao norte) apresenta expansão na área de adequabilidade, especialmente em direção ao norte, enquanto *R. veroniae* (mais ao sul) apresenta reduções, resultando em menores áreas de sobreposição entre as duas. O par *Tetraglossula* e os dois pares de *Thectochlora* apresentam um último padrão observado, em que as espécies ao norte apresentam expressivas reduções de área, especialmente nas porções ao sul, reduzindo a sobreposição com as espécies do sul. *Tetraglossula anthracina* (mais ao norte) perde quase toda a sua adequabilidade atual, não sobrando áreas de sobreposição com *T. franki*, que apresenta expansão. *Thectochlora alaris* (mais ao norte) apresenta expressivas perdas ao norte, oeste e sul da distribuição, enquanto há a expansão de *T. hamata* e redução de *T. basiatra*, as duas espécies mais meridionais. A inclusão de duas espécies mais meridionais e uma mais setentrional para *Thectochlora* possibilitou visualizar diferentes respostas par-a-par, mas com diminuição da sobreposição em ambos os casos.

As comparações entre pares de mesmo gênero, embora de representação limitada, resultaram em investigações preliminares quanto à coexistência de espécies evolutivamente próximas nos cenários futuros. Em todos os casos, apontou-se para a redução na sobreposição entre espécies do mesmo gênero, o que implica em reduções na diversidade taxonômica. Entretanto, esses resultados devem ser olhados com cautela, dada a baixa amostragem e caráter preliminar das análises aplicadas. Há potencial para estudos futuros considerando uma maior amostragem, além de integrar análises de diversidade filogenética para compreender os possíveis impactos das mudanças climáticas nessa dimensão da biodiversidade. Além disso,

abre a discussão para análises futuras considerando não apenas a sobreposição geográfica, mas também a sobreposição de nicho no espaço multidimensional, ainda a ser explorado, como feito em outros trabalhos investigando sobreposição de nicho entre espécies (Calixto-Rojas et al., 2021; Smeraldo et al., 2021; Teixeira et al., 2018).

5.3 IMPLICAÇÕES PARA A CONSERVAÇÃO DAS ABELHAS

Apesar do enfoque no conjunto de espécies e nos grupos funcionais, para algumas das espécies selecionadas cabe uma discussão caso a caso quanto a implicações para a conservação. Os resultados de perdas ao norte da distribuição para *B. bellicosus* foram mais drásticos do que o apresentados por Martins e colaboradores (2015), certamente devido à não inclusão dos dados de ocorrência das localidades do Paraná onde a espécie não ocorre desde a década de 1990 (Martins & Melo, 2009). No cenário pessimista, é apontada a perda de adequabilidade no norte máximo atual (região do município de Palmas, Paraná), indicando uma possível extinção local nas próximas décadas. Ao passo que no cenário otimista a adequabilidade é mantida nessa região (APÊNDICE 3.3). Por outro lado, os resultados corroboram com Martins e colaboradores (2015) quanto às predições de deslocamento da distribuição em direção ao sul, ganhando adequabilidade em partes do sul da Argentina nos cenários futuros.

É possível fazer uma comparação entre as predições para *X. augusti* e o que já aconteceu com *B. bellicosus*. A distribuição atual de *X. augusti* é bastante semelhante à de *B. bellicosus* até a década de 1990, antes das extinções locais no norte de distribuição. Embora *X. augusti* não tenha sido extinta localmente nas últimas décadas, como ocorreu com *B. bellicosus*, os modelos apontam para perdas drásticas nos cenários futuros. Cabe destacar que se trata de uma espécie que nidifica acima do solo e que é generalista, além de ser muito comum e abundante no seu norte de distribuição. Apesar dos resultados não apontarem *X. augusti* como uma das espécies mais vulneráveis ao aquecimento global, uma vez que foi classificada com projeções de deslocamento de distribuição, é importante destacar as projeções de perdas na região sul do Brasil (APÊNDICE 3.9). Considerando apenas o território brasileiro, nos cenários futuros pode vir a ser uma espécie ameaçada segundo os critérios da IUCN (IUCN Species Survival Commission, 2001).

Outra espécie com projeções de deslocamento da área de distribuição, mas que merece alguns comentários é *M. caerulea*. Os modelos apontando deslocamento em direção ao sul corroboram com as evidências moleculares de que a espécie vem gradualmente colonizando o Uruguai (Palacios et al., 2021). Embora trate-se de uma espécie eussocial e generalista, com

propensão a deslocamento de distribuição, os modelos apontam para perdas muito drásticas em quase todo o território sul do Brasil (APÊNDICE 3.6) – o que é preocupante, dada a distribuição muito associada ao Pampa (Camargo & Wittmann, 1989; Palacios et al., 2021), bioma muito ameaçado pela crescente urbanização e agricultura intensiva (Ribeiro et al., 2021). Trata-se de uma espécie bastante particular, única representante do gênero, e a única espécie conhecida de abelha-sem-ferrão a apresentar brilho metálico (Wittmann et al., 1991). Ainda, é reconhecida como um importante polinizador em culturas de canola, cebola, cenoura e coentro (Witter & Blochtein, 2001; Halinski et al., 2015) e de espécies nativas do Pampa (Camargo & Wittmann, 1989). Acentua-se a vulnerabilidade da espécie ao se considerar que a nidificação ocorre em solo (Camargo & Wittmann, 1989). Cabe, em investigações futuras, avaliar as predições de área de distribuição frente aos critérios da IUCN, para acessar a vulnerabilidade da espécie ao aquecimento global. Além disso, seria interessante incluí-la como espécie-bandeira para estratégias de conservação da biodiversidade.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho é o primeiro, até o presente momento, que buscou compreender os impactos das mudanças climáticas do futuro próximo na distribuição de abelhas partindo de um enfoque em amostrar diferentes grupos taxonômicos (representantes de todas as subfamílias) e funcionais. Também é inédito o enfoque na região geográfica do sul e sudeste da América do Sul. Embora o número de táxons selecionados seja baixo, foi possível construir modelos preditivos robustos para abelhas de diferentes grupos taxonômicos e funcionais, numa das regiões de maior diversidade do grupo no mundo. Essa amostragem do todo pode ser uma alternativa para lidar com as limitações de se estudar todas as espécies de um grupo. Dessa forma, espera-se que os resultados aqui apresentados possam contribuir para o conhecimento científico, especialmente quanto aos impactos possíveis das mudanças climáticas nas abelhas. Espera-se também que este trabalho possa vir a inspirar trabalhos futuros e que os resultados acumulados possam somar em estratégias de conservação da biodiversidade em tempos de mudanças climáticas, guiando tomadas de decisão baseadas na ciência.

A metodologia utilizada demonstrou-se bastante robusta, principalmente quanto às áreas acessíveis de cada espécie (Machado-Stredel et al., 2021) e a consideração de múltiplas parametrizações para a escolha dos melhores modelos (Cobos et al., 2019a). Nas últimas décadas, muito esforço foi demandado para aprimorar as metodologias para modelagem de nicho e nos últimos anos têm se consolidado diferentes métodos para a construção de modelos

muito robustos e com grande capacidade preditiva. A abordagem minuciosa em pesquisas envolvendo modelagem de nicho ecológico é necessária para gerar resultados mais realísticos e confiáveis, existindo diferentes metodologias recentes propostas para isso. Embora seja computacionalmente exaustivo, além do cuidado com a triagem de dados de distribuição confiáveis, seria de grande valor utilizar desta abordagem para um número mais compreensivo de espécies, inclusive para outros grupos de organismos e outras regiões do mundo.

Destaca-se aqui alguns pontos que podem ser de grande potencial para aplicar em trabalhos futuros, indo além em alguns aspectos que não foram investigados neste trabalho. A utilização de dados de cobertura vegetal e uso do solo para refinar as áreas de adequabilidade, considerando também aspectos de vegetação e influência antrópica, para oferecer projeções mais precisas (De Marco et al., 2008), assim como avaliar as áreas de conservação existentes e apontar novas áreas prioritárias (Velazco et al., 2020; Pimenta et al., 2022). Outro aspecto é avaliar os possíveis efeitos das mudanças climáticas na composição das assembleias de abelhas, em especial a beta-diversidade, a partir do aninhamento ou *turnover* de espécies (Faleiro et al., 2018). Outra oportunidade é considerar tanto as abelhas quanto as plantas polinizadas, para investigar os efeitos das mudanças climáticas nas redes de interações, assim como investigar possíveis rupturas em interações bióticas (HilleRisLambers et al., 2013; Kolanowska, 2021). Por último, é de grande potencial investigar as sobreposições entre os pares de espécies no espaço ambiental multidimensional (**E**), a partir de métricas já propostas (Broennimann et al., 2013; Warren et al., 2008), obtendo respostas mais robustas quanto à sobreposição de nicho de espécies evolutivamente próximas em cenários futuros de mudanças climáticas.

Por fim, aqui foi evidenciado que diferentes grupos de espécies têm o potencial de responder de maneiras diferentes às mudanças climáticas. Assim sendo, é desejável que estudos conservacionistas considerem diferentes grupos taxonômicos e funcionais, para que se possa acessar áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade. Estudos de uma só espécie (ou poucas) também são muito válidos e necessários, uma vez que podem ser somados ao conhecimento científico e integrar estratégias robustas de conservação. Além disso, é mais do que necessário o investimento em trabalhos de inventários da biodiversidade, especialmente em regiões pouco conhecidas (Ubirajara et al., 2017), assim como o investimento em trabalhos de taxonomia, para a resolução taxonômica e confiabilidade nas unidades estudadas. As lacunas de amostragem, expressas nos déficits de biodiversidade (Hortal et al., 2015), influenciam diretamente no conhecimento sobre a distribuição e, conseqüentemente, no conhecimento sobre o nicho ecológico das espécies (Pimenta et al., 2022). Portanto, para a realização de trabalhos

compreensivos, considerando centenas de espécies, são necessários, antes, os inventários de biodiversidade e os trabalhos taxonômicos.

REFERÊNCIAS

- Acevedo, P., Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M., & Real, R. (2017). Predictor weighting and geographical background delimitation: two synergetic sources of uncertainty when assessing species sensitivity to climate change. *Climatic Change*, 145(1–2), 131–143. <https://doi.org/10.1007/s10584-017-2082-1>
- Ackerly, D. (2003). Community Assembly, Niche Conservatism, and Adaptive Evolution in Changing Environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S165–S184. <https://doi.org/10.1086/368401>
- Aguiar, A. J. C., & Melo, G. A. R. (2008) *Biogeografia de áreas abertas da América do Sul, com ênfase em abelhas da tribo Tapinotaspidini (Hymenoptera, Apidae)*. In: de Jong, D., Francoy, T.M., Santana, W.C. (eds.) Anais do VIII Encontro sobre Abelhas, 218–223. FUNPEC, Ribeirão Preto.
- Aguirre-Gutiérrez, J., Kissling, W. D., Carvalheiro, L. G., WallisDeVries, M. F., Franzén, M., & Biesmeijer, J. C. (2016). Functional traits help to explain half-century long shifts in pollinator distributions. *Scientific Reports*, 6(1). <https://doi.org/10.1038/srep24451>
- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38(5), 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Almeida, E. A., Bossert, S., Danforth, B. N., Porto, D. S., Freitas, F. V., Davis, C. C., Murray, E. A., Blaimer, B. B., Spasojevic, T., Ströher, P. R., Orr, M. C., Packer, L., Brady, S. G., Kuhlmann, M., Branstetter, M. G., & Pie, M. R. (2023). The evolutionary history of bees in time and space. *Current Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.07.005>
- Anderson, R. P., Lew, D., & Peterson, A. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162(3), 211–232. [https://doi.org/10.1016/s0304-3800\(02\)00349-6](https://doi.org/10.1016/s0304-3800(02)00349-6)
- Anderson, R. P., & Raza, A. (2010). The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37(7), 1378–1393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02290.x>
- Araújo, M. B., & Peterson, A. T. (2012). Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93(7), 1527–1539. <https://doi.org/10.1890/11-1930.1>
- Ascher, J. S., & Pickering, J. (2023) Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). [online]. https://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species. Acesso em 13 de Junho 23.

- Ashraf, U., Chaudhry, M. N., Ahmad, S. R., Ashraf, I., Arslan, M., Noor, H., & Jabbar, M. (2018). Impacts of climate change on *Capparis spinosa* L. based on ecological niche modeling. *PeerJ*, 6, e5792. <https://doi.org/10.7717/peerj.5792>
- Banaszak-Cibicka, W., & Żmihorski, M. (2011). Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *Journal of Insect Conservation*, 16(3), 331–343. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9419-2>
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J., & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810–1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Bivand, R., & Rundel, C. (2019) rgeos: interface to geometry engine-open source ('GEOS'). R package. <https://cran.r-project.org/web/packages/rgeos/index.html>
- Bivand, R., Keitt, T., & Rowlingson, B. (2019) rgdal: bindings for the “geospatial” data abstraction library. R package. <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal>
- Booth, T. H. (2022). Checking bioclimatic variables that combine temperature and precipitation data before their use in species distribution models. *Austral Ecology*, 47(7), 1506–1514. <https://doi.org/10.1111/aec.13234>
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M. J., Randin, C., Zimmermann, N. E., Graham, C. H., & Guisan, A. (2013). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Brown, J. H., Stevens, G. C., & Kaufman, D. M. (1996). THE GEOGRAPHIC RANGE: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 597–623. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.597>
- Calixto-Rojas, M., Lira-Noriega, A., Rubio-Godoy, M., Pérez-Ponce de León, G., & Pinacho-Pinacho, C. D. (2021). Phylogenetic relationships and ecological niche conservatism in killifish (Profundulidae) in Mesoamerica. *Journal of Fish Biology*, 99(2), 396–410. <https://doi.org/10.1111/jfb.14727>
- Camargo, J. M., & Wittmann, D. (1989). Nest architecture and distribution of the primitive stingless bee *Mourella caerulea* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae): Evidence for the origin of *Plebeia* (s. lat.) on the gondwana continent*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 24(4), 213–229. <https://doi.org/10.1080/01650528909360793>
- Clark, P. U., Shakun, J. D., Baker, P. A., Bartlein, P. J., Brewer, S., *et al.* (2012). Global climate evolution during the last deglaciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(19). <https://doi.org/10.1073/pnas.1116619109>

- Cobos, M., Osorio-Olvera, L., Soberon, J., Peterson, A. T., Barve, V., & Barve, N. (2022). ellipsenm: Ecological Niche's Characterizations Using Ellipsoids. R package version 0.3.4. <https://github.com/marlonecobos/ellipsenm>
- Cobos, M. E., Peterson, A. T., Barve, N., & Osorio-Olvera, L. (2019a). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7, e6281. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- Cobos, M. E., Peterson, A. T., Osorio-Olvera, L., & Jiménez-García, D. (2019b). An exhaustive analysis of heuristic methods for variable selection in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Informatics*, 53, 100983. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.100983>
- Contreras-Díaz, R. G., Nori, J., Chiappa-Carrara, X., Peterson, A. T., Soberón, J., & Osorio-Olvera, L. (2023). Well-intentioned initiatives hinder understanding biodiversity conservation: Cloaked iNaturalist information for threatened species. *Biological Conservation*, 282, 110042. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110042>
- Cooper, J. C., Soberón, J., & Morueta-Holme, N. (2017). Creating individual accessible area hypotheses improves stacked species distribution model performance. *Global Ecology and Biogeography*, 27(1), 156–165. <https://doi.org/10.1111/geb.12678>
- De Marco, P., Diniz-Filho, J. A. F., & Bini, L. M. (2008). Spatial analysis improves species distribution modelling during range expansion. *Biology Letters*, 4(5), 577–580. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0210>
- Diniz-Filho, J. A. F., Bini, M. L., Rangel, T. F., Loyola, R. D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., & Araújo, M. B. (2009). Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, 32(6), 897–906. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06196.x>
- Diniz-Filho, J. A. F., De Marco, P., & Hawkins, B. A. (2010). Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity*. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00091.x>
- Diniz-Filho, J. A. F., & Loyola, R. D. (2012). A Conceptual and Methodological Synthesis on Modeling Ecological Niches and Geographical Distributions. *Natureza & Conservação*, 10(2), 235–238. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.028>
- Diniz-Filho, J. A. F., Loyola, R. D., Raia, P., Mooers, A. O., & Bini, L. M. (2013). Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 689–695. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.003>
- Dudík, M., Phillips, S. J., & Schapire, R. E. (2004). Performance Guarantees for Regularized Maximum Entropy Density Estimation. *Learning Theory*, 472–486. https://doi.org/10.1007/978-3-540-27819-1_33
- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 330–342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2010.00036.x>

- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Escobar, L. E., Lira-Noriega, A., Medina-Vogel, G., & Townsend Peterson, A. (2014). Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health*, 9(1), 221. <https://doi.org/10.4081/gh.2014.19>
- Faleiro, F. V., Nemésio, A., & Loyola, R. (2018). Climate change likely to reduce orchid bee abundance even in climatic suitable sites. *Global Change Biology*, 24(6), 2272–2283. <https://doi.org/10.1111/gcb.14112>
- Faria, L. R. R., & Gonçalves, R. B. (2013). Abiotic correlates of bee diversity and composition along eastern Neotropics. *Apidologie*, 44(5), 547–562. <https://doi.org/10.1007/s13592-013-0205-x>
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Forrest, J. R. K., Thorp, R. W., Kremen, C., & Williams, N. M. (2015). Contrasting patterns in species and functional-trait diversity of bees in an agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 706–715. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12433>
- Gallagher, R. V., Hughes, L., & Leishman, M. R. (2012). Species loss and gain in communities under future climate change: consequences for functional diversity. *Ecography*, 36(5), 531–540. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07514.x>
- Garnier, S., Ross, N., Rudis, R., Camargo, A. P., Sciaini, M., & Scherer, C. (2023). Viridis (Lite) - Colorblind-Friendly Color Maps for R. viridis package version 0.6.3.
- Giannini, T. C., Acosta, A. L., Silva, C. I. D., de Oliveira, P. E. A. M., Imperatriz-Fonseca, V. L., & Saraiva, A. M. (2013). Identifying the areas to preserve passion fruit pollination service in Brazilian Tropical Savannas under climate change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 171, 39–46. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.03.003>
- Giannini, T. C., Acosta, A. L., Garófalo, C. A., Saraiva, A. M., Alves-dos-Santos, I., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2012). Pollination services at risk: Bee habitats will decrease owing to climate change in Brazil. *Ecological Modelling*, 244, 127–131. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.06.035>
- Giannini, T. C., Costa, W. F., Borges, R. C., Miranda, L., da Costa, C. P. W., Saraiva, A. M., & Imperatriz Fonseca, V. L. (2020). Climate change in the Eastern Amazon: crop-pollinator and occurrence-restricted bees are potentially more affected. *Regional Environmental Change*, 20(1). <https://doi.org/10.1007/s10113-020-01611-y>
- Giovanelli, J. G., de Siqueira, M. F., Haddad, C. F., & Alexandrino, J. (2010). Modeling a spatially restricted distribution in the Neotropics: How the size of calibration area

- affects the performance of five presence-only methods. *Ecological Modelling*, 221(2), 215–224. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.10.009>
- Gonzalez, V. H., Cobos, M. E., Jaramillo, J., & Ospina, R. (2021). Climate change will reduce the potential distribution ranges of Colombia's most valuable pollinators. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(2), 195–206. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.02.010>
- Goodman, J. (2003). Exponential priors for maximum entropy models. Technical report, *Microsoft Research*.
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., & Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347(6229). <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- Graf, L. V., Schneiberg, I., & Gonçalves, R. B. (2022). Bee functional groups respond to vegetation cover and landscape diversity in a Brazilian metropolis. *Landscape Ecology*, 37(4), 1075–1089. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01430-y>
- Green, R. H. (1974). Multivariate Niche Analysis with Temporally Varying Environmental Factors. *Ecology*, 55(1), 73–83. <https://doi.org/10.2307/1934619>
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Guillaumot, C., Moreau, C., Danis, B., & Saucède, T. (2020). Extrapolation in species distribution modelling. Application to Southern Ocean marine species. *Progress in Oceanography*, 188, 102438. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102438>
- Harrison, T., Gibbs, J., & Winfree, R. (2018). Forest bees are replaced in agricultural and urban landscapes by native species with different phenologies and life-history traits. *Global Change Biology*, 24(1), 287–296. <https://doi.org/10.1111/gcb.13921>
- Hautier, Y., Tilman, D., Isbell, F., Seabloom, E. W., Borer, E. T., & Reich, P. B. (2015). Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science*, 348(6232), 336–340. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1788>
- Hijmans, R. J., van Etten, J., Sumner, M., Cheng, J., Baston, D., *et al.* (2019) raster: geographic data analysis and modeling. R package, <https://cran.r-project.org/web/packages/raster/index.html>
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hillebrand, H. (2004). On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist*, 163(2), 192–211. <https://doi.org/10.1086/381004>
- HilleRisLambers, J., Harsch, M. A., Ettinger, A. K., Ford, K. R., & Theobald, E. J. (2013). How will biotic interactions influence climate change-induced range shifts? *Annals of the*

- New York Academy of Sciences*, 1297(1), 112–125.
<https://doi.org/10.1111/nyas.12182>
- Hortal, J., de Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M., & Ladle, R. J. (2015). Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 523–549.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- IPCC – Intergovernmental Panel on Climate Change. (2014). Climate Phenomena and their Relevance for Future Regional Climate Change. In: *Climate Change 2013 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 1217–1308. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.028>.
- IPCC – Intergovernmental Panel on Climate Change. (2022). *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Pörtner, H. O., Roberts, D. C., Tignor M., Poloczanska, E. S., Mintenbeck, K., Alegría, A., Craig, M., Langsdorf, S., Löschke, S., Möller, V., Okem, A., Rama, B. (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056 pp. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Iturbide, M., Gutiérrez, J. M., Alves, L. M., Bedia, J., Cerezo-Mota, R., *et al.* (2020). *An update of IPCC climate reference regions for subcontinental analysis of climate model data: definition and aggregated datasets*. ESSD - an Update of IPCC Climate Reference Regions for Subcontinental Analysis of Climate Model Data: Definition and Aggregated Datasets. <https://doi.org/10.5194/essd-12-2959-2020>
- IUCN Species Survival Commission (2001). *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. <https://doi.org/10.1604/9782831706337>
- Jackson, S. T., & Overpeck, J. T. (2000). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the Late Quaternary. *Paleobiology*, 26(4) (Supplement. DEEP TIME: Paleobiology's Perspective), 194–220.
- Kammerer, M., Goslee, S. C., Douglas, M. R., Tooker, J. F., & Grozinger, C. M. (2021). Wild bees as winners and losers: Relative impacts of landscape composition, quality, and climate. *Global Change Biology*, 27(6), 1250–1265.
<https://doi.org/10.1111/gcb.15485>
- Kearney, M. (2006). Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, 115(1), 186–191. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14908.x>
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L. G., & Henry, M. (2015). Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature Communications*, 6(1). <https://doi.org/10.1038/ncomms8414>

- Kolanowska, M. (2021). The future of a montane orchid species and the impact of climate change on the distribution of its pollinators and magnet species. *Global Ecology and Conservation*, 32, e01939. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01939>
- Lewthwaite, J. M. M., Debinski, D. M., & Kerr, J. T. (2017). High community turnover and dispersal limitation relative to rapid climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 26(4), 459–471. <https://doi.org/10.1111/geb.12553>
- Lima, V. P., & Marchioro, C. A. (2021). Brazilian stingless bees are threatened by habitat conversion and climate change. *Regional Environmental Change*, 21(1). <https://doi.org/10.1007/s10113-021-01751-9>
- López-Tirado, J., Vessella, F., Stephan, J., Ayan, S., Schirone, B., & Hidalgo, P. J. (2021). Effect of climate change on potential distribution of *Cedrus libani* A. Rich in the twenty-first century: an Ecological Niche Modeling assessment. *New Forests*, 52(3), 363–376. <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09798-y>
- Loyola, R. D., Lemes, P., Faleiro, F. V., Trindade-Filho, J., & Machado, R. B. (2012). Severe Loss of Suitable Climatic Conditions for Marsupial Species in Brazil: Challenges and Opportunities for Conservation. *PLoS ONE*, 7(9), e46257. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046257>
- MacArthur, R. (1972). *Geographical Ecology* Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Machado-Stredel, F., Cobos, M. E., & Peterson, A. T. (2021a). A simulation-based method for selecting calibration areas for ecological niche models and species distribution models. *Frontiers of Biogeography*, 13(4), e48814. <https://doi.org/10.21425/f5fbg48814>
- Machado-Stredel F, Cobos M, & Peterson A (2021b). grinnell: Dispersal simulations based on ecological niches. R package version 0.0.21. <https://github.com/fmachados/grinnell>
- Martínez-López, O., Koch, J. B., Martínez-Morales, M. A., Navarrete-Gutiérrez, D., Enríquez, E., & Vandame, R. (2021). Reduction in the potential distribution of bumble bees (Apidae:Bombus) in Mesoamerica under different climate change scenarios: Conservation implications. *Global Change Biology*, 27(9), 1772–1787. <https://doi.org/10.1111/gcb.15559>
- Martins, A. C., & Melo, G. A. R. (2010). Has the bumblebee *Bombus bellicosus* gone extinct in the northern portion of its distribution range in Brazil? *Journal of Insect Conservation*, 14(2), 207–210. <https://doi.org/10.1007/s10841-009-9237-y>
- Melo, G. A. R. 2022. Versão 2022. In Moure, J. S., Urban, D. & Melo, G. A. R. (Orgs). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region - online version*. Disponível em: <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>. Acesso em 10 de agosto 23
- Melo, G. A. R., & Gonçalves, R. B. (2005). Higher-level bee classifications (Hymenoptera, Apoidea, Apidae *sensu lato*). *Revista Brasileira De Zoologia*, 22(1), 153–159. <https://doi.org/10.1590/s0101-81752005000100017>

- Mendes, P., & De Marco, P. (2017, March 30). Bat species vulnerability in Cerrado: integrating climatic suitability with sensitivity to land-use changes. *Environmental Conservation*, 45(1), 67–74. <https://doi.org/10.1017/s0376892917000194>
- Michener, C. D. (1979). Biogeography of the Bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66(3), 277–347. <https://doi.org/10.2307/2398833>
- Michener, C.D. (2007) *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Montalva, J. M., Allendes, J. L., & Lucia, M. (2013). The large carpenter bee *Xylocopa augusti* (Hymenoptera: Apidae): New record for Chile. *Journal of Melittology*, 12(1), 1–6. <https://doi.org/10.17161/jom.v0i12.4480>
- Morales, C. L., Montalva, J., Arbetman, M. P., Aizen, M. A., Martins, A. C., & Silva, D. P. (2022). Does climate change influence the current and future projected distribution of an endangered species? The case of the southernmost bumblebee in the world. *Journal of Insect Conservation*, 26(2), 257–269. <https://doi.org/10.1007/s10841-022-00384-5>
- Morales, N. S., Fernández, I. C., & Baca-González, V. (2017). MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ*, 5, e3093. <https://doi.org/10.7717/peerj.3093>
- Morrone, J. J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M., & Mercado-Gómez, J. D. (2022). Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Anais Da Academia Brasileira De Ciências*, 94(1). <https://doi.org/10.1590/0001-3765202220211167>
- Moure, J. S. (1967). A check-list of the known euglossine bees (Hymenoptera, Apidae). *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*, 5, 395–415.
- Nascimento, A. C., Montalva, J., Lucia, M., & de Paiva Silva, D. (2022). Suitable areas for the invasion expansion of *Xylocopa* bees in South America. *Journal of Applied Entomology*, 147(1), 23–35. <https://doi.org/10.1111/jen.13085>
- Nóbrega, C. C., & De Marco, P. (2011). Unprotecting the rare species: a niche-based gap analysis for odonates in a core Cerrado area. *Diversity and Distributions*, 17(3), 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00749.x>
- Orr, M. C., Hughes, A. C., Chesters, D., Pickering, J., Zhu, C. D., & Ascher, J. S. (2023). Global Patterns and Drivers of Bee Distribution. *Current Biology*, 33(8), 1624. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.03.058>
- Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C. M., Myers, C. E., & Peterson, A. T. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011>

- Palacios, S., Santos, E., & Tomasco, I. (2020, November 4). Scientific note: southernmost record of *Mourella caerulea* and evidence of old and gradual colonization to the south. *Apidologie*, 52(2), 309–311. <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00819-5>
- Parding, K. M., Dobler, A., McSweeney, C. F., Landgren, O. A., Benestad, R., Erlandsen, H. B., Mezghani, A., Gregow, H., Rätty, O., Viktor, E., El Zohbi, J., Christensen, O. B., & Loukos, H. (2020). GCMeval – An interactive tool for evaluation and selection of climate model ensembles. *Climate Services*, 18, 100167. <https://doi.org/10.1016/j.cliser.2020.100167>
- Pereira, F. W., Carneiro, L., & Gonçalves, R. B. (2021). More losses than gains in ground-nesting bees over 60 years of urbanization. *Urban Ecosystems*, 24(2), 233–242. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-01030-1>
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817–827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- Peterson, A. T., Papeş, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213(1), 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- Peterson, A. T., & Soberón, J. (2012). Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação*, 10(2), 102–107. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton.
- Peterson, A. T., Soberón, J., & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science*, 285(5431), 1265–1267. <https://doi.org/10.1126/science.285.5431.1265>
- Phillips, S. J. (2017). A Brief Tutorial on Maxent. Recuperado de http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pimenta, M., Andrade, A. F. A. D., Fernandes, F. H. S., Amboni, M. P. D. M., Almeida, R. S., Soares, A. H. S. D. B., Falcon, G. B., Raíces, D. S. L., & De Marco Júnior, P. (2022). One size does not fit all: Priority areas for real world problems. *Ecological Modelling*, 470, 110013. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.110013>

- Pio, D. V., Engler, R., Linder, H. P., Monadjem, A., Cotterill, F. P., Taylor, P. J., Schoeman, M. C., Price, B. W., Villet, M. H., Eick, G., Salamin, N., & Guisan, A. (2014). Climate change effects on animal and plant phylogenetic diversity in southern Africa. *Global Change Biology*, 20(5), 1538–1549. <https://doi.org/10.1111/gcb.12524>
- Pulliam, H. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349–361. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (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>
- QGIS.org (2023). *QGIS Geographic Information System*. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- R Core Team (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rangel, T., Diniz-Filho, J., & Colwell, R. (2007). Species Richness and Evolutionary Niche Dynamics: A Spatial Pattern–Oriented Simulation Experiment. *The American Naturalist*, 170(4), 602–616. <https://doi.org/10.1086/521315>
- Raxworthy, C. J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-Huerta, M. A., & Townsend Peterson, A. (2003). Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, 426(6968), 837–841. <https://doi.org/10.1038/nature02205>
- Ribeiro, S., Moreira, L. F. B., Overbeck, G. E., & Maltchik, L. (2021). Protected Areas of the Pampa biome presented land use incompatible with conservation purposes. *Journal of Land Use Science*, 16(3), 260–272. <https://doi.org/10.1080/1747423x.2021.1934134>
- Ricklefs, R. E. (2006). Evolutionary diversification and the origin of the diversity–environment relationship. *Ecology*, 87(sp7), S3–S13. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3:EDATOO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3:EDATOO]2.0.CO;2)
- Roubik, D.W. (1989) *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, New York
- Roubik, D.W., & Hanson, P.E. (2004) *Orchid bees of tropical America: biology and field guide*. INBIO, San Jose
- Rudis, B. (2020). hrbthemes: Additional Themes, Theme Components and Utilities for 'ggplot2'. R package version 0.8.0. <https://CRAN.R-project.org/package=hrbthemes>
- Sakagami, S.F., Laroca, S., & Moure, J.S. (1967) Wild bee biocoenotics in São José do Pinhais (PR), South Brazil. Preliminary report. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series 6, Zoology*, 16, 253–291
- Saladin, B., Pellissier, L., Graham, C. H., Nobis, M. P., Salamin, N., & Zimmermann, N. E. (2020). Rapid climate change results in long-lasting spatial homogenization of

- phylogenetic diversity. *Nature Communications*, 11(1).
<https://doi.org/10.1038/s41467-020-18343-6>
- Saupe, E., Barve, V., Myers, C., Soberón, J., Barve, N., Hensz, C., Peterson, A., Owens, H., & Lira-Noriega, A. (2012). Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors. *Ecological Modelling*, 237–238, 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.04.001>
- Shcheglovitova, M., & Anderson, R. P. (2013). Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 269, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>
- Schleuning, M., Fründ, J., Schweiger, O., Welk, E., Albrecht, J., *et al.* (2016). Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature Communications*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/ncomms13965>
- Shoo, L. P., Williams, S. E., & Hero, J. M. (2006). Detecting climate change induced range shifts: Where and how should we be looking? *Austral Ecology*, 31(1), 22–29. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01539.x>
- Silva, D. P., Aguiar, A. J. C., Melo, G. A. R., Anjos-Silva, E. J., & De Marco, P. (2013). Amazonian species within the Cerrado savanna: new records and potential distribution for *Aglae caerulea* (Apidae: Euglossini). *Apidologie*, 44(6), 673–683. <https://doi.org/10.1007/s13592-013-0216-7>
- Silva, D. P., Macêdo, A. C. B. A., Ascher, J. S., & De Marco, P. (2015). Range increase of a Neotropical orchid bee under future scenarios of climate change. *Journal of Insect Conservation*, 19(5), 901–910. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9807-0>
- Silveira, F. A., Melo, G. A. R., & Almeida, E. A. B. (2002) *Abelhas brasileiras: sistemática e identificação*. Belo Horizonte
- Silveira, F.A., & Campos, M.J.O. (1995). A melissofauna de Corumbataí (SP) e Paraopeba (MG) e uma análise da biogeografia das abelhas do cerrado brasileiro (Hymenoptera, Apoidea). *Revista Brasileira Entomologia*, 39, 371–401
- Silveira, F., & Cure, J. (1993). High-Altitude bee fauna of southeastern Brazil: Implications for biogeographic patterns (Hymenoptera: Apoidea). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 28(1), 47–55. <https://doi.org/10.1080/01650529309360887>
- Smeraldo, S., Bosso, L., Salinas-Ramos, V. B., Ancillotto, L., Sánchez-Cordero, V., Gazaryan, S., & Russo, D. (2021). Generalists yet different: distributional responses to climate change may vary in opportunistic bat species sharing similar ecological traits. *Mammal Review*, 51(4), 571–584. <https://doi.org/10.1111/mam.12247>
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>

- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., & Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana De Biodiversidad*, 88(2), 437–441. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>
- Soberon, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2(0). <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Soberón, J., & Peterson, A. T. (2020). What is the shape of the fundamental Grinnellian niche? *Theoretical Ecology*, 13(1), 105–115. <https://doi.org/10.1007/s12080-019-0432-5>
- Soroye, P., Newbold, T., & Kerr, J. (2020). Climate change contributes to widespread declines among bumble bees across continents. *Science*, 367(6478), 685–688. <https://doi.org/10.1126/science.aax8591>
- Stemkovski, M., Pearse, W. D., Griffin, S. R., Pardee, G. L., Gibbs, J., Griswold, T., Neff, J. L., Oram, R., Rightmyer, M. G., Sheffield, C. S., Wright, K., Inouye, B. D., Inouye, D. W., & Irwin, R. E. (2020). Bee phenology is predicted by climatic variation and functional traits. *Ecology Letters*, 23(11), 1589–1598. <https://doi.org/10.1111/ele.13583>
- Straub, L., Williams, G. R., Pettis, J., Fries, I., & Neumann, P. (2015). Superorganism resilience: eusociality and susceptibility of ecosystem service providing insects to stressors. *Current Opinion in Insect Science*, 12, 109–112. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.10.010>
- Teixeira, K. D. O., Silveira, T. C. L., & Harter-Marques, B. (2018). Different Responses in Geographic Range Shifts and Increase of Niche Overlap in Future Climate Scenario of the Subspecies of *Melipona quadrifasciata* Lepeletier. *Sociobiology*, 65(4), 630. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i4.3375>
- Tourne, D. C. M., Ballester, M. V. R., James, P. M. A., Martorano, L. G., Guedes, M. C., & Thomas, E. (2019). Strategies to optimize modeling habitat suitability of *Bertholletia excelsain* the Pan-Amazonia. *Ecology and Evolution*, 9(22), 12623–12638. <https://doi.org/10.1002/ece3.5726>
- Oliveira, U., Soares-Filho, B. S., Paglia, A. P., Brescovit, A. D., de Carvalho, C. J. B., Silva, D. P., Rezende, D. T., Leite, F. S. F., Batista, J. A. N., Barbosa, J. P. P., Stehmann, J. R., Ascher, J. S., de Vasconcelos, M. F., De Marco, P., Löwenberg-Neto, P., Ferro, V. G., & Santos, A. J. (2017). Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas. *Scientific Reports*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08707-2>

- Vu, T. T., Tran, D. V., Tran, H. T. P., Nguyen, M. D., Do, T. A., Ta, N. T., Cao, H. T., Pham, N. T., & Phan, D. V. (2020). An assessment of the impact of climate change on the distribution of the grey-shanked douc *Pygathrix cinerea* using an ecological niche model. *Primates*, 61(2), 267–275. <https://doi.org/10.1007/s10329-019-00763-8>
- van Oldenborgh, G. J., Collins, M., Arblaster, J., Christensen, J. H., Marotzke, J., Power, S. B., Rummukainen, M., & Zhou, T. (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. (eds.) Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., & Midgley, P. M., *Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections*, 1311–1394. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.029>
- Velazco, S. J. E., Ribeiro, B. R., Laureto, L. M. O., & De Marco Júnior, P. (2020, December). Overprediction of species distribution models in conservation planning: A still neglected issue with strong effects. *Biological Conservation*, 252, 108822. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108822>
- Velazco, S. J. E., Villalobos, F., Galvão, F., & De Marco Júnior, P. (2019). A dark scenario for Cerrado plant species: Effects of future climate, land use and protected areas ineffectiveness. *Diversity and Distributions*, 25(4), 660–673. <https://doi.org/10.1111/ddi.12886>
- Vélez, D., Silva, D. P., & Vivallo, F. (2021). Where could *Centris nigrescens* (Hymenoptera: Apidae) go under climate change? *Journal of Apicultural Research*, 1–9. <https://doi.org/10.1080/00218839.2021.1929746>
- Viza, A., Garcia-Raventós, A., Riera, J. L., Maynou, X., Martín, R., Prunier, F., El Haissoufi, M., & Múrria, C. (2023). Species-specific functional traits rather than phylogenetic relatedness better predict future range-shift responses of odonates. *Insect Conservation and Diversity*, 1–14. <https://doi.org/10.1111/icad.12647>
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Warren, D. L., & Seifert, S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21(2), 335–342. <https://doi.org/10.1890/10-1171.1>

- Weaver, S. A., & Mallinger, R. E. (2022). A specialist bee and its host plants experience phenological shifts at different rates in response to climate change. *Ecology*, 103(5). <https://doi.org/10.1002/ecy.3658>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Wenzel, A., Grass, I., Belavadi, V. V., & Tscharrntke, T. (2020). How urbanization is driving pollinator diversity and pollination – A systematic review. *Biological Conservation*, 241, 108321. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108321>
- Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson, J. E. M., & Willis, K. J. (2005). Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11(1), 3–23. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., *et al.* (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58(1), 193. <https://doi.org/10.1554/03-447>
- Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(12), 639–644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>
- Williams, N. M., Crone, E. E., Roulston, T. H., Minckley, R. L., Packer, L., & Potts, S. G. (2010). Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, 143(10), 2280–2291. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.024>
- Williams, J. E., & Blois, J. L. (2018). Range shifts in response to past and future climate change: Can climate velocities and species' dispersal capabilities explain variation in mammalian range shifts? *Journal of Biogeography*, 45(9), 2175–2189. <https://doi.org/10.1111/jbi.13395>
- Willig, M., Kaufman, D., & Stevens, R. (2003). Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 273–309. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032>

- Winfree, R., Bartomeus, I., & Cariveau, D. P. (2011). Native Pollinators in Anthropogenic Habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 1–22. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145042>
- Wittman, D., Bego, L. R., Zucchi, R., & Sakagami, S. F. (1991). Oviposition behavior and related aspects of the blue metallic stingless bee-*Plebeia morell caerulea*, with comparative notes on the evaluation of the patterns oviposition process in stingless bees. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 59(4), 1–17.
- Zanella, F. C. V. (2002). Sistemática, filogenia e distribuição geográfica das espécies sul-americanas de *Centris* (*Paracentris*) Cameron, 1903 e de *Centris* (*Penthemisia*) Moure, 1950, incluindo uma análise filogenética do “grupo *Centris*” *sensu* Ayala, 1998 (Hymenoptera, Apoidea, Centridini). *Revista Brasileira de Entomologia*, 46(4), 435–488. <https://doi.org/10.1590/s0085-56262002000400001>
- Zattara, E. E., & Aizen, M. A. (2021). Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth*, 4(1), 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.12.005>

**APÊNDICE 1 – SIMULAÇÕES DE DISPERSÃO, RESULTADOS DAS
CALIBRAÇÕES, MODELOS FINAIS E PROJEÇÕES FINAIS**

Link para acesso à pasta do OneDrive: [Apendice_1_Dissertacao_FWP](#)

APÊNDICE 2 – PARAMETRIZAÇÕES SELECIONADAS PARA OS MODELOS DE CADA ESPÉCIE

TABELA APÊNDICE 2 – PARAMETRIZAÇÕES SELECIONADAS, CONFORME OS CRITÉRIOS DE AVALIAÇÃO DOS MODELOS CANDIDATOS, PARA AS PROJEÇÕES DE CADA UMA DAS ESPÉCIES. R.M. = *REGULARIZATION MULTIPLIER* (REGULADORES DE MULTIPLICAÇÃO); F.C. = *FEATURE CLASSES* (CLASSES DE ATRIBUTOS); VAR.SET. = *SET OF VARIABLES SELECTED* (CONJUNTO DE VARIÁVEIS PREDITORAS); p.ROC = *p VALUE DERIVED FROM PARTIAL ROC* (VALOR DE p DERIVADO DO ROC PARCIAL); O.RATE = *OMISSION RATE* (TAXA DE OMISSÃO); DELTA AICc; EXT. TYPE = TIPO DE EXTRAPOLAÇÃO (E: EXTRAPOLAÇÃO LIVRE, EC: EXTRAPOLAÇÃO COM *CLAMPING*); PARAMETERS (NÚMERO DE PARÂMETROS).

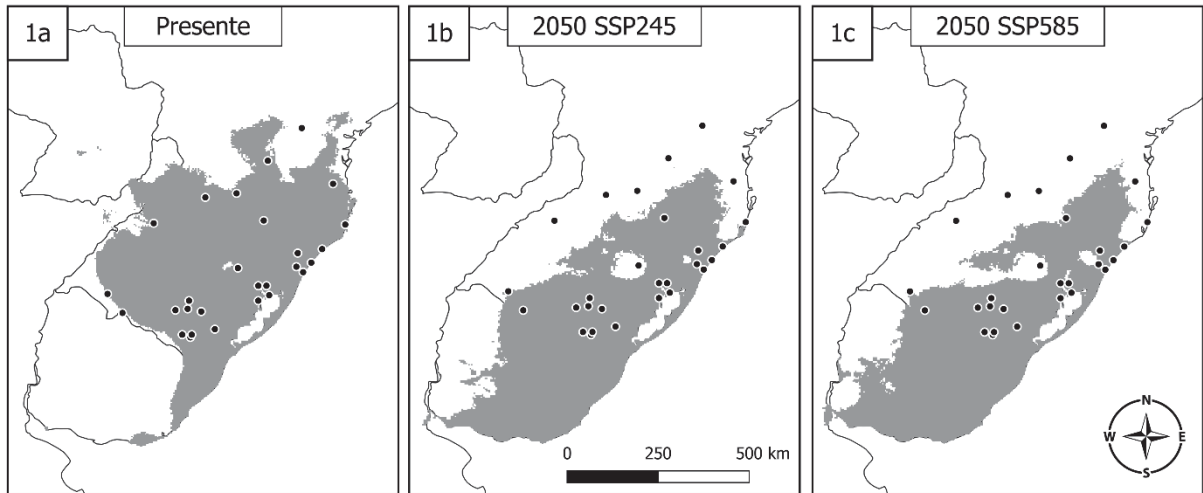
R.M.	F.C.	Var. Set	pROC	O. rate	Delta AICc	Ext. type	Parameters
<i>Anthodioctes claudii</i>							
0.1	p	Set 3	0	0	0	EC	6
<i>Augochlora braziliensis</i>							
1	lqp	Set 3	0	0.026	0	E	13
<i>Augochlora daphnis</i>							
5	lq	Set 1	0	0.039	0	E	7
<i>Bombus bellicosus</i>							
4	p	Set 4	0	0.026	0	EC	2
3	p	Set 4	0	0	0.36	EC	2
4	p	Set 4	0	0	0.87	EC	2
<i>Bombus brasiliensis</i>							
2	lq	Set 2	0	0.047	0	E	10
3	lq	Set 2	0	0.047	1.63	E	10
5	lqp	Set 3	0	0.047	1.77	E	10
<i>Caenonomada bruneri</i>							
0.1	l	Set 2	0	0.045	0	EC	5
0.4	l	Set 2	0	0.045	0.04	EC	5
<i>Callonychium petuniae</i>							
0.1	lq	Set 3	0	0	0	E	8
0.4	lq	Set 3	0	0	0.32	E	8
<i>Caupolicana lugubris</i>							
2	lp	Set 4	0	0	0	EC	3
0.7	lp	Set 4	0	0	0.19	EC	4
1	lp	Set 4	0	0	0.75	EC	4
1	l	Set 1	0	0	0.86	EC	4
<i>Lanthanomelissa betinae</i>							
4	p	Set 3	0	0.042	0.00	EC	4
<i>Lestrimelitta sulina</i>							
0.7	qp	Set 3	0	0	0	E	5
0.7	qp	Set 4	0	0	0.01	E	5
0.1	qp	Set 4	0	0	1.97	E	6
<i>Lithurgopsis rufiventris</i>							
1	q	Set 1	0	0	0	E	5

<i>Microthurge pygmaeus</i>							
0.4	l	Set 4	0	0	0	EC	1
0.7	l	Set 4	0	0	0.05	EC	1
<i>Moureanthidium paranaense</i>							
0.4	l	Set 2	0	0	0	EC	3
<i>Mourella caerulea</i>							
0.4	qp	Set 4	0	0.034	0	E	5
3	qp	Set 3	0	0	0.90	E	4
0.4	qp	Set 3	0	0.034	1.12	E	9
2	qp	Set 4	0	0	1.61	E	4
<i>Neocorynura dilutipes</i>							
1	lq	Set 4	0	0.050	0.00	E	5
<i>Paroxystoglossa brachycera</i>							
2	lp	Set 3	0	0	0	EC	2
2	lp	Set 4	0	0	0.01	EC	2
2	lqp	Set 4	0	0	0.01	EC	2
3	lq	Set 4	0	0	0.52	EC	3
4	lq	Set 4	0	0	1.15	EC	2
3	l	Set 1	0	0	1.92	EC	2
3	l	Set 2	0	0	1.92	EC	2
3	l	Set 3	0	0	1.92	EC	2
3	l	Set 4	0	0	1.93	EC	2
<i>Paroxystoglossa jocasta</i>							
0.4	lq	Set 4	0	0	0	E	5
<i>Peponapis fervens</i>							
5	lq	Set 4	0	0.032	0	E	5
0.1	lp	Set 1	0	0.032	1.61	E	21
<i>Rhinocorynura inflaticeps</i>							
0.1	qp	Set 4	0	0	0	EC	6
<i>Rhinocorynura vernoniae</i>							
1	l	Set 4	0	0	0	EC	3
<i>Tetraglossula anthracina</i>							
3	q	Set 1	0	0	0	EC	5
<i>Tetraglossula franki</i>							
0.4	l	Set 1	0	0	0	EC	3
0.7	l	Set 1	0	0	0.44	EC	3
1	l	Set 1	0	0	1.09	EC	3
<i>Thectochlora alaris</i>							
5	lp	Set 1	0	0.029	0	EC	7
5	l	Set 2	0	0.029	0.69	EC	4
5	l	Set 1	0	0.029	1.16	EC	5
1	l	Set 2	0	0.029	1.99	EC	5
<i>Thectochlora basiatra</i>							
3	l	Set 1	0	0	0	EC	2
3	l	Set 2	0	0	0	EC	2

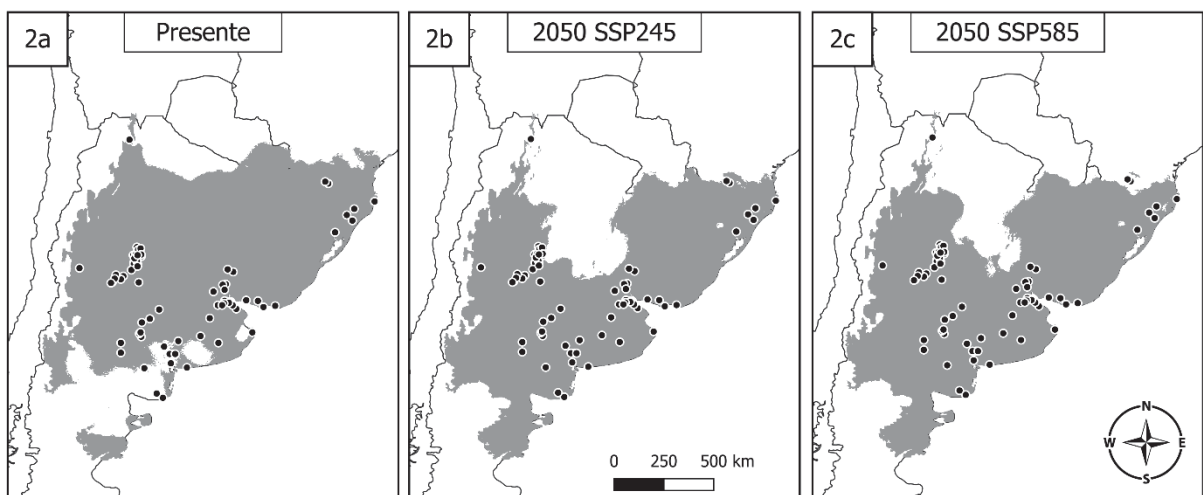
3	1	Set 3	0	0	0.02	EC	2
3	1	Set 4	0	0	0.02	EC	2
4	1	Set 1	0	0	1.33	EC	2
4	1	Set 2	0	0	1.33	EC	2
4	1	Set 3	0	0	1.34	EC	2
4	1	Set 4	0	0	1.35	EC	2
<i>Thectochlora hamata</i>							
1	lq	Set 4	0	0.20	0	EC	3
<i>Xylocopa augusti</i>							
2	lqp	Set 3	0	0.048	0	E	11

APÊNDICE 3 – MAPAS DE PROJEÇÕES PARA CADA UMA DAS ESPÉCIES E PONTOS DE OCORRÊNCIAS UTILIZADOS NOS MODELOS

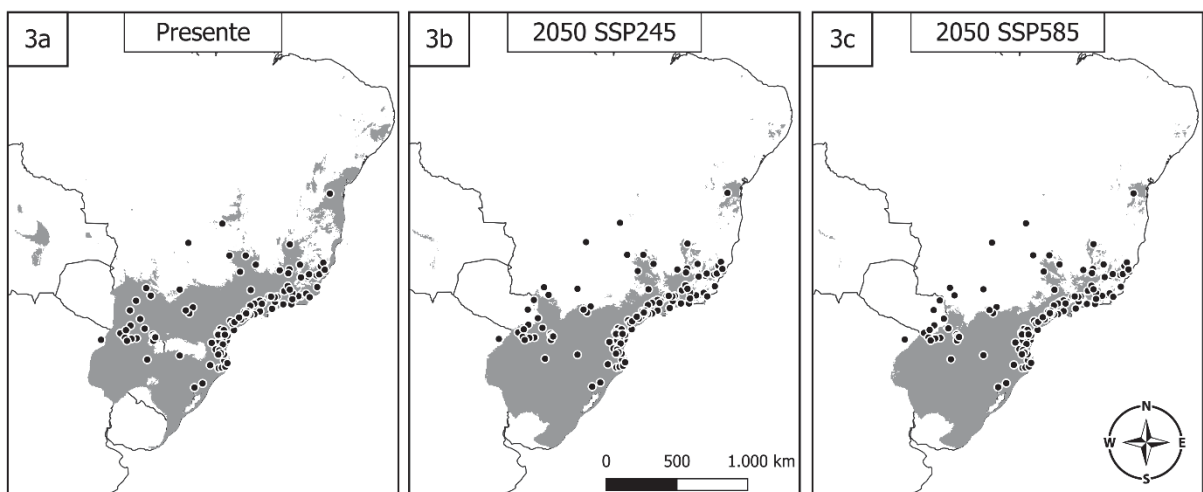
1. *Callonychium petuniae*

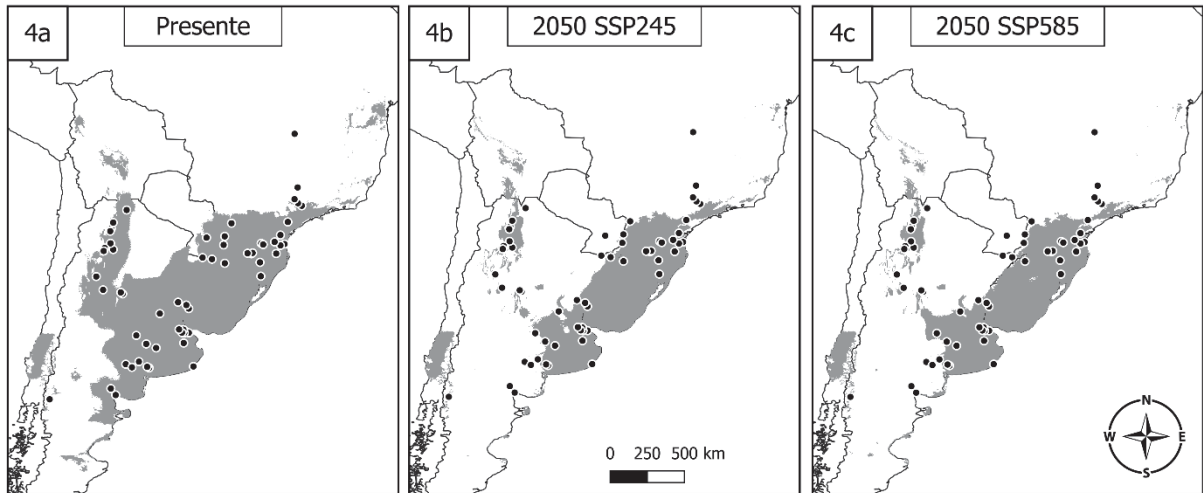
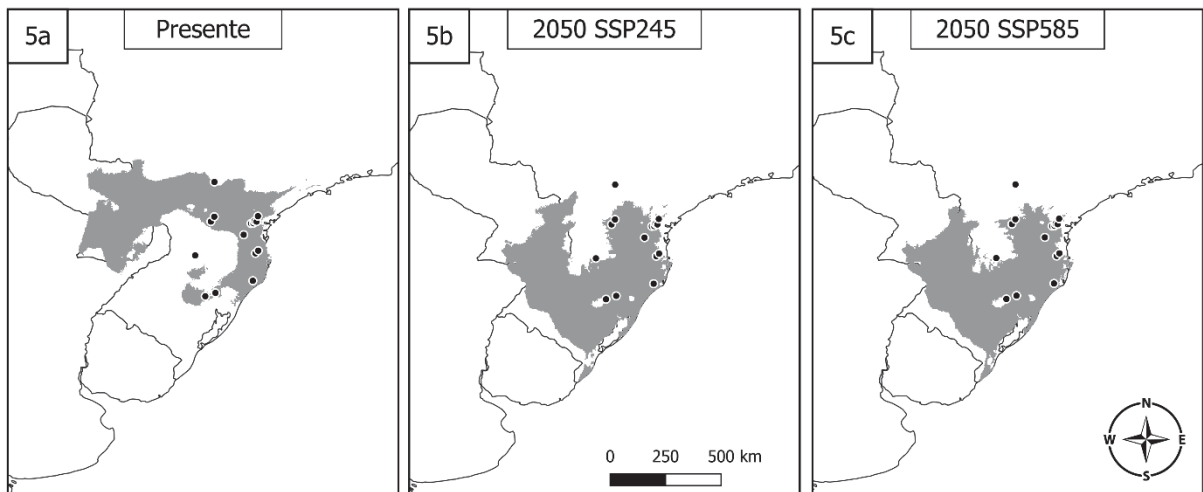
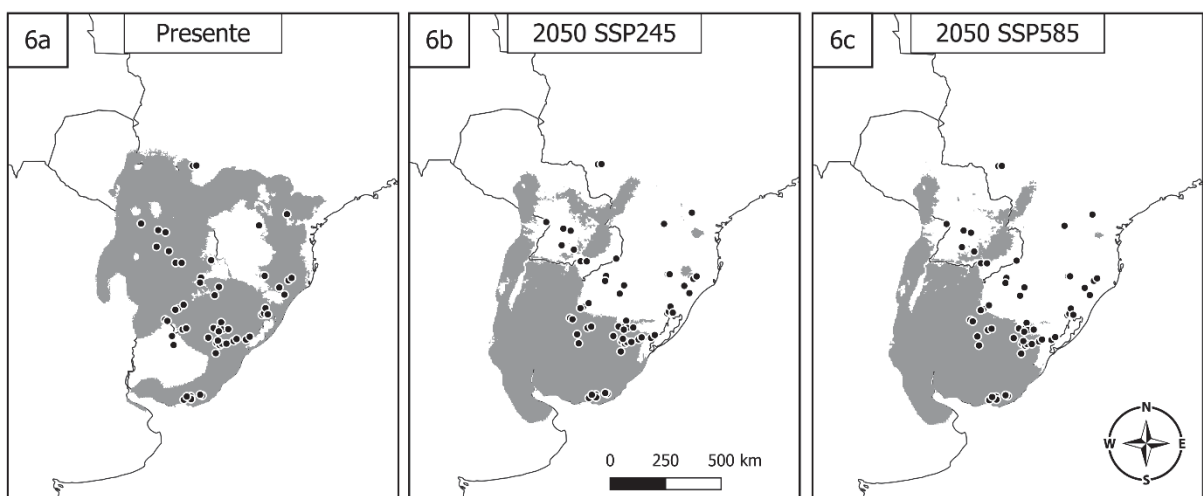


2. *Bombus bellicosus*

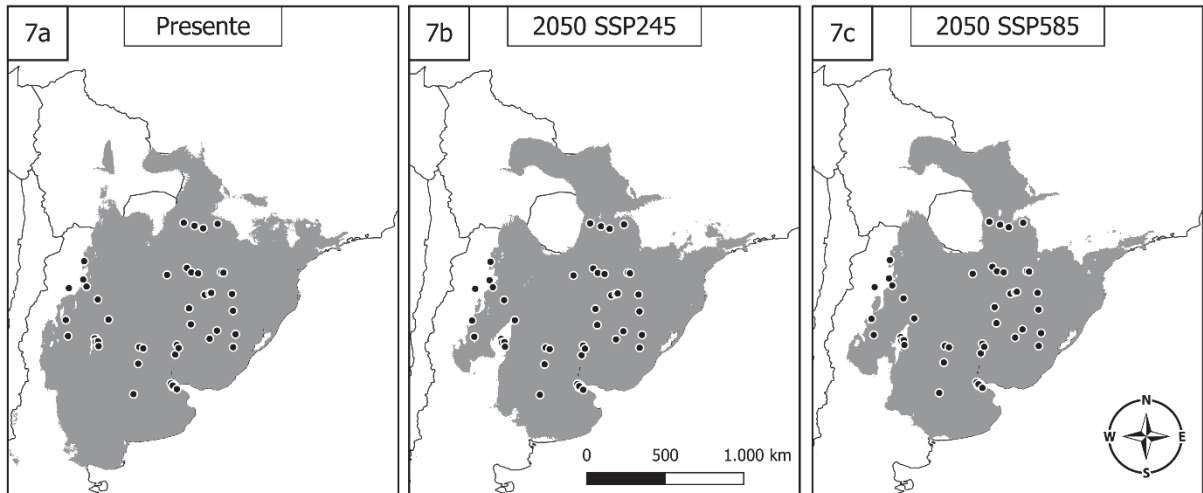


3. *Bombus brasiliensis*

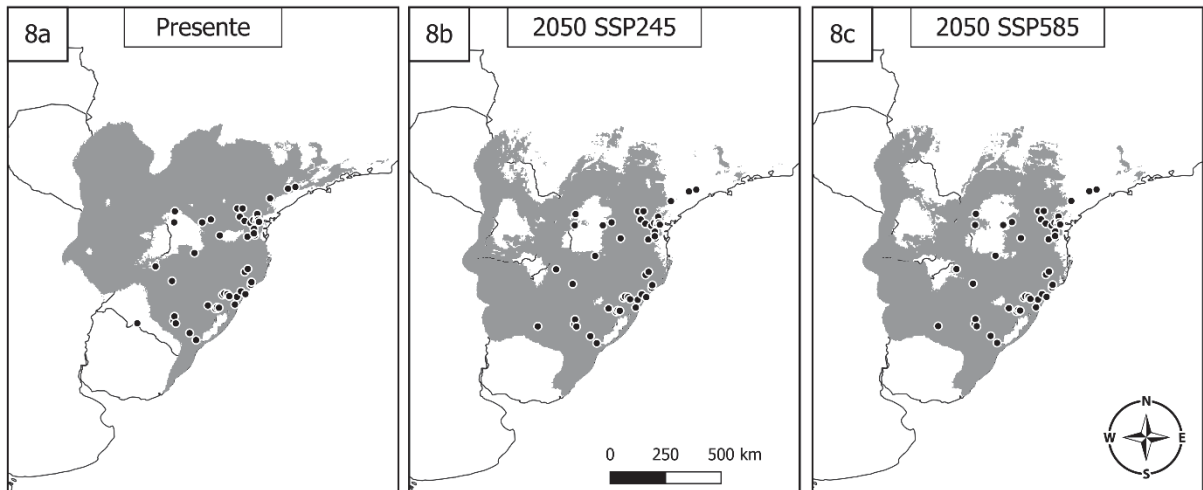


4. *Peponapis fervens*5. *Lestrimelitta sulina*6. *Mourella caerulea*

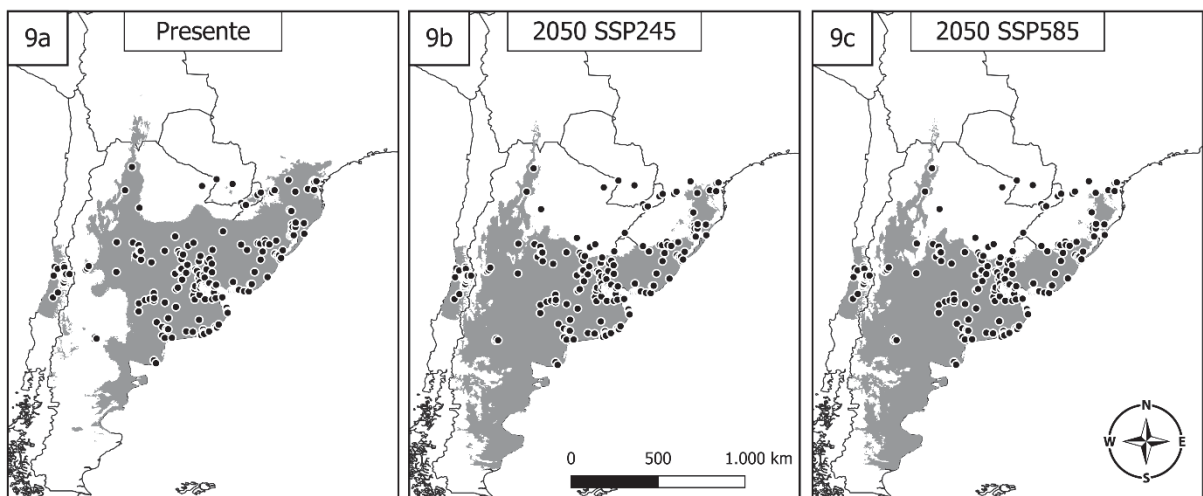
7. *Caenonomada bruneri*



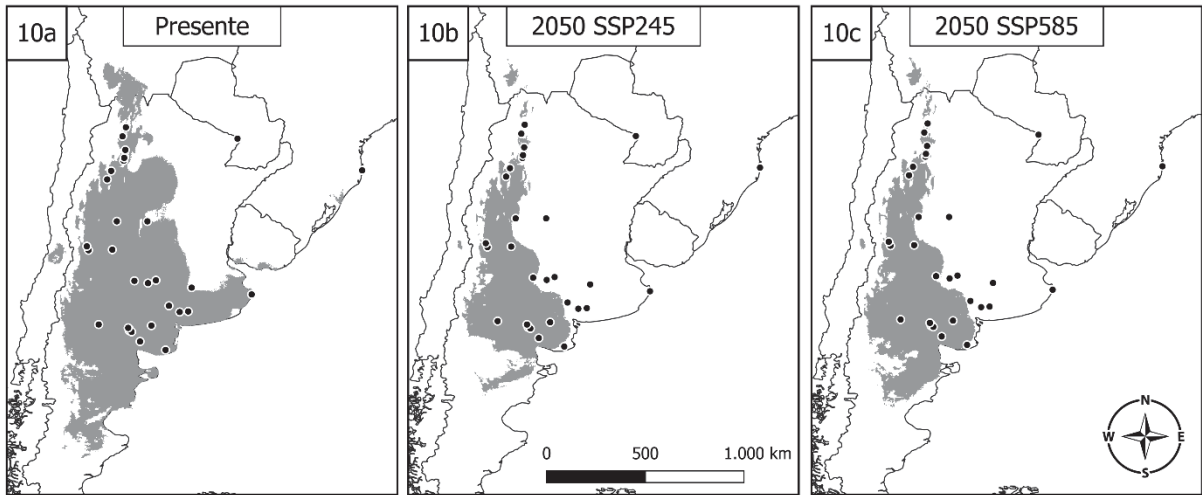
8. *Lanthanomelissa betinae*



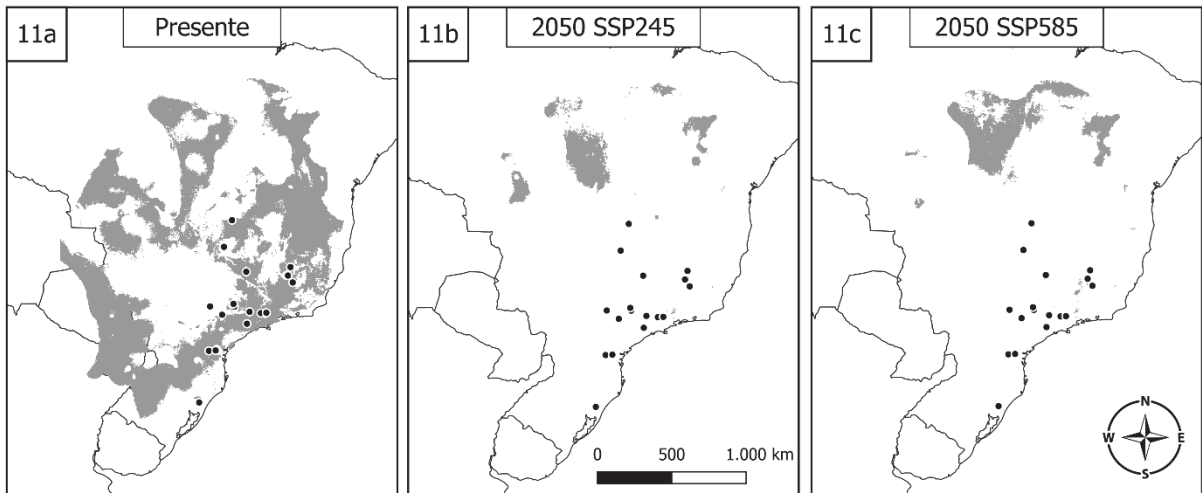
9. *Xylocopa augusti*



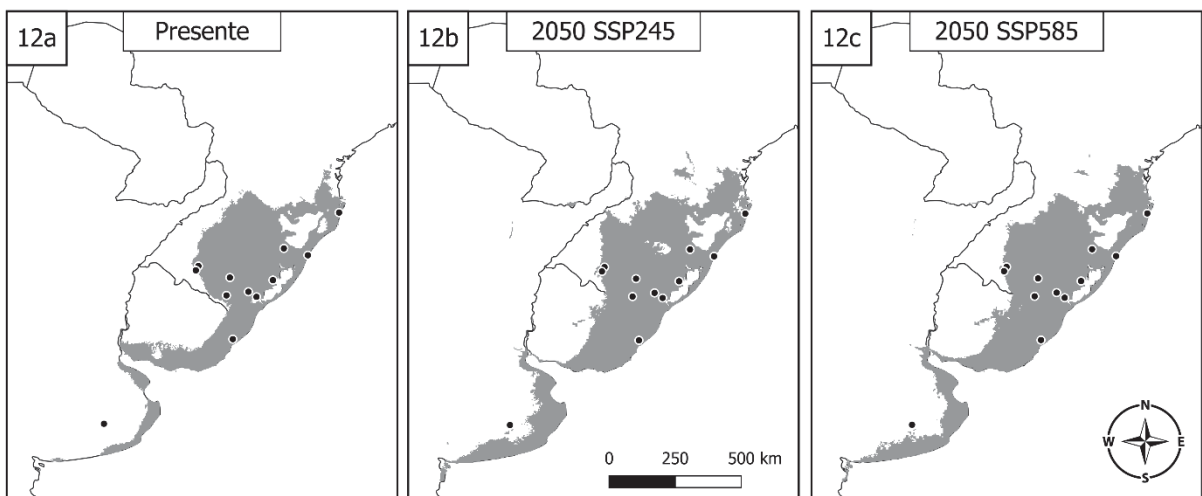
10. *Caupolicana lugubris*



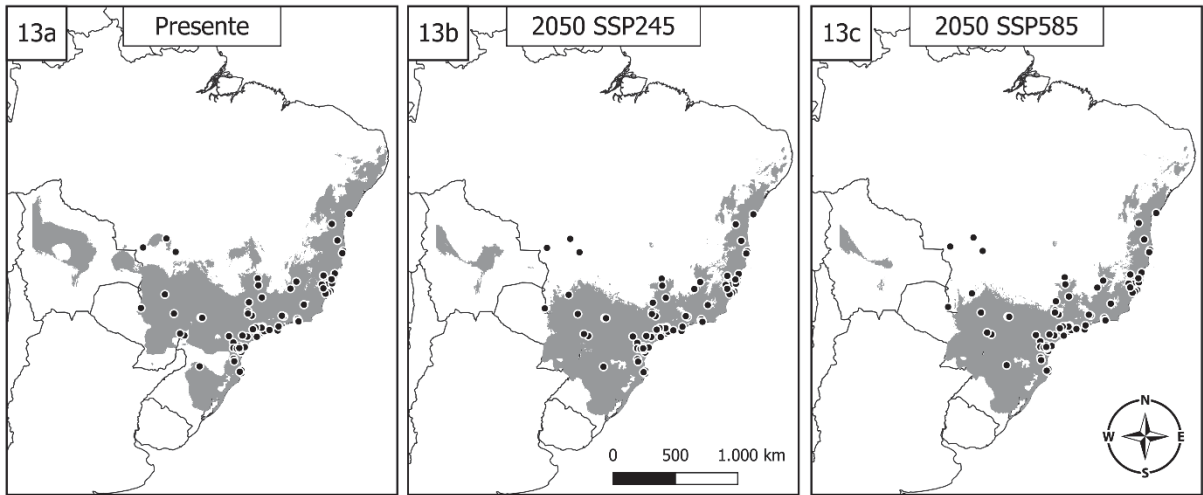
11. *Tetraglossula anthracina*



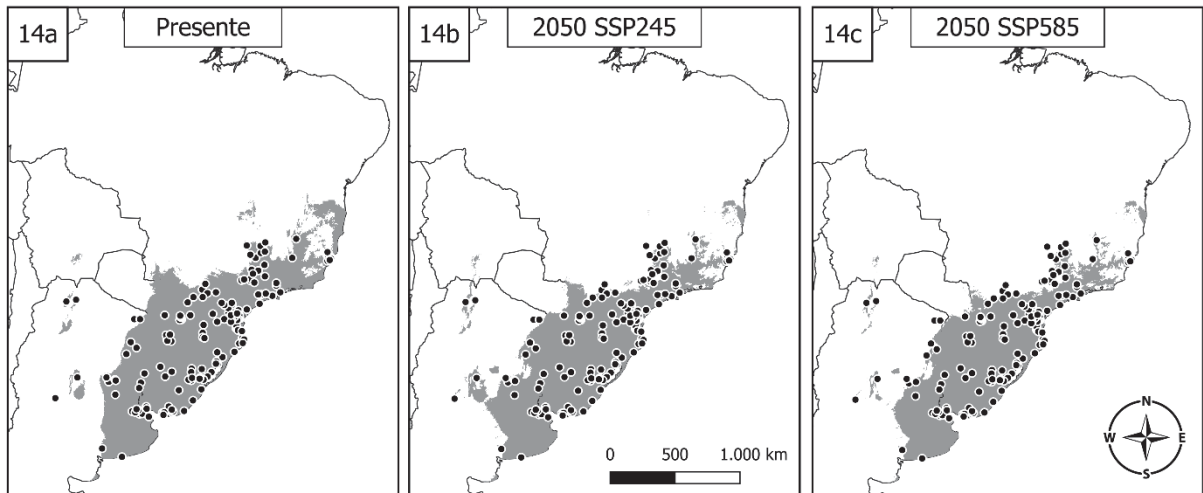
12. *Tetraglossula franki*



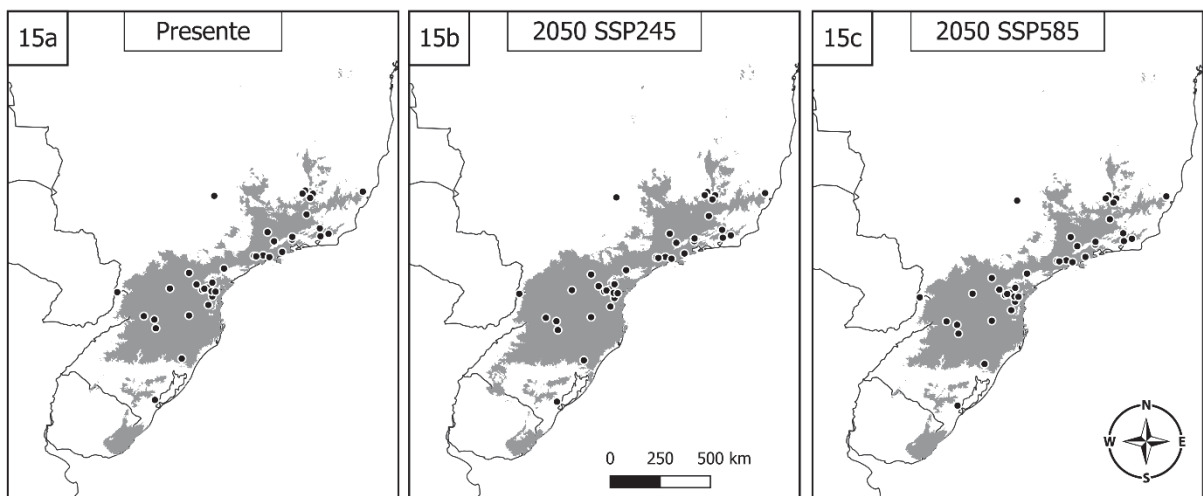
13. *Augochlora braziliensis*



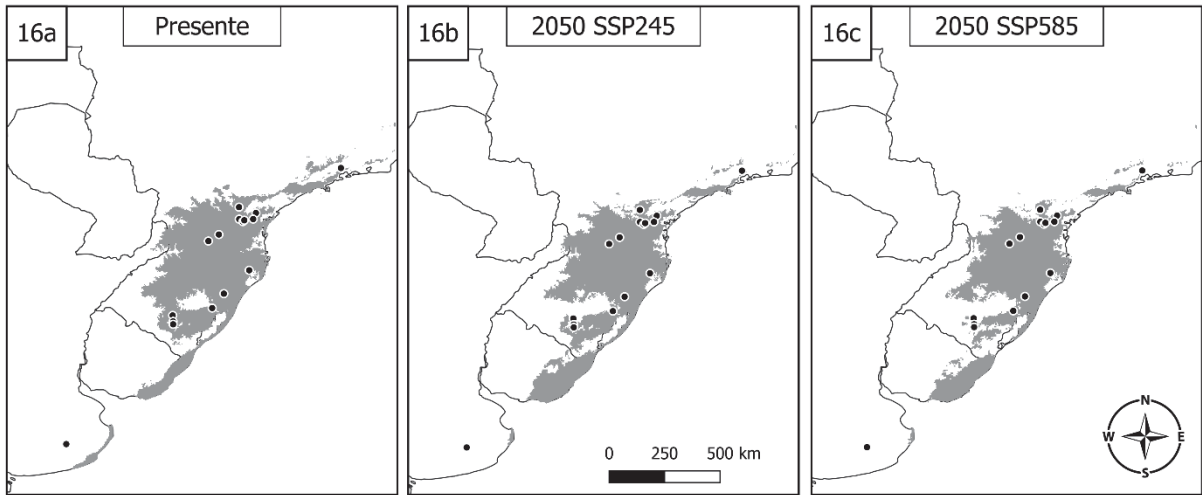
14. *Augochlora daphnis*



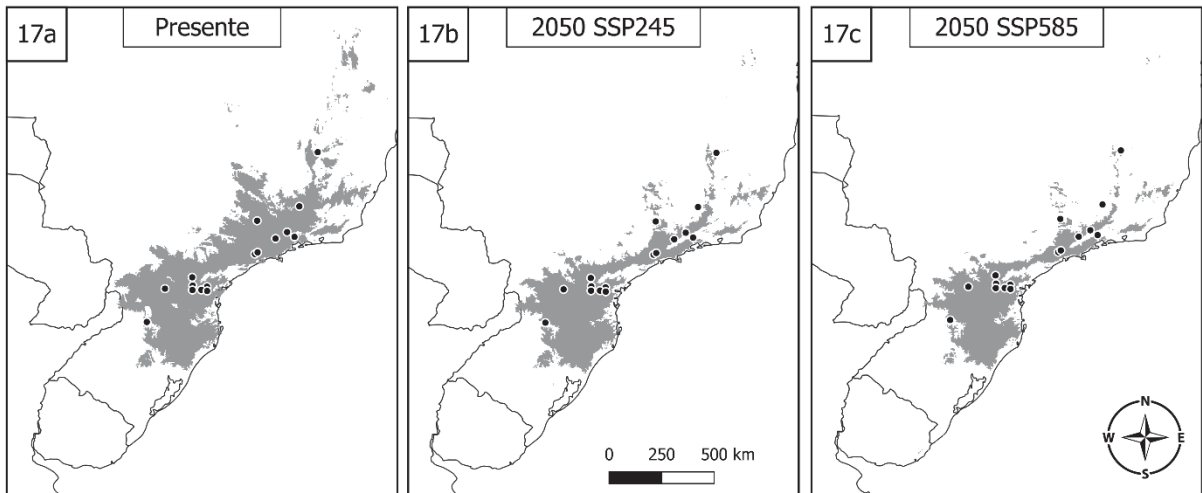
15. *Neocorynura dilutipes*



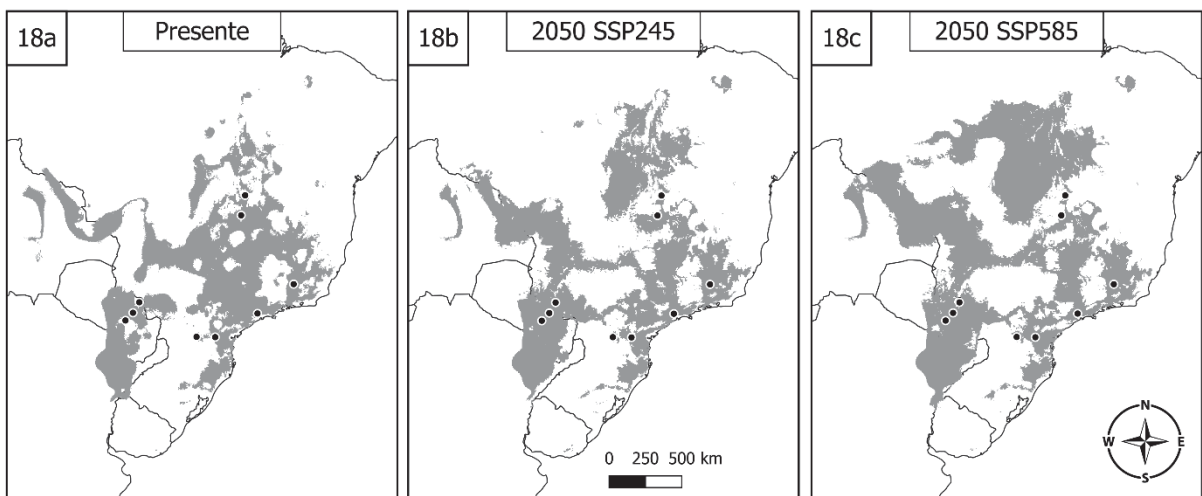
16. *Paroxystoglossa brachycera*



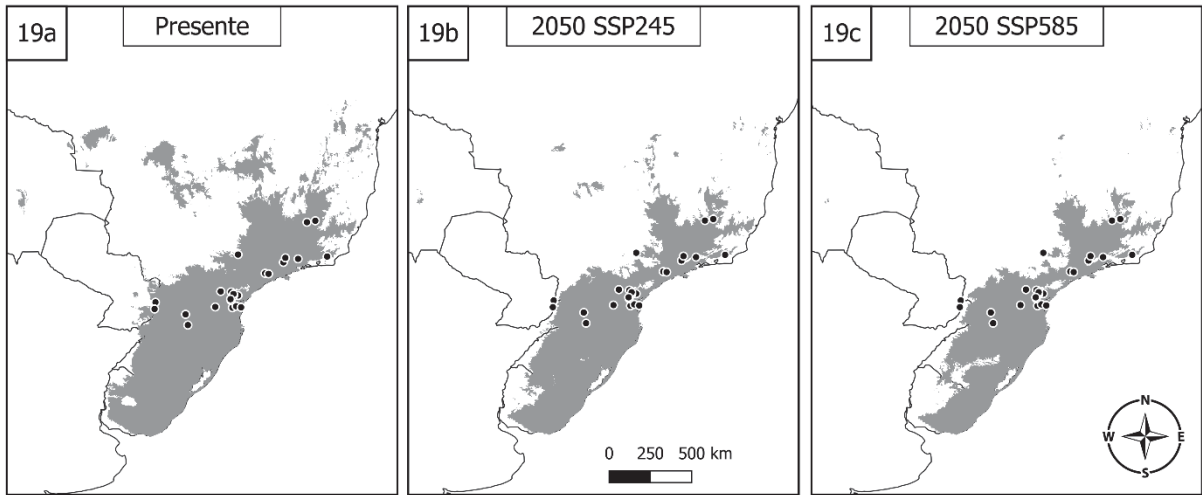
17. *Paroxystoglossa jocasta*



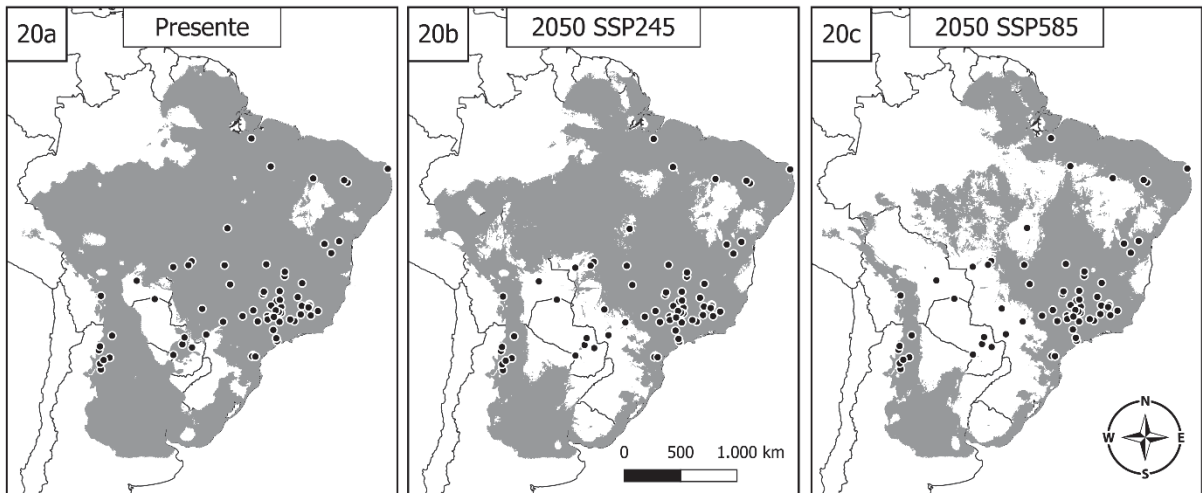
18. *Rhinocorynura inflaticeps*



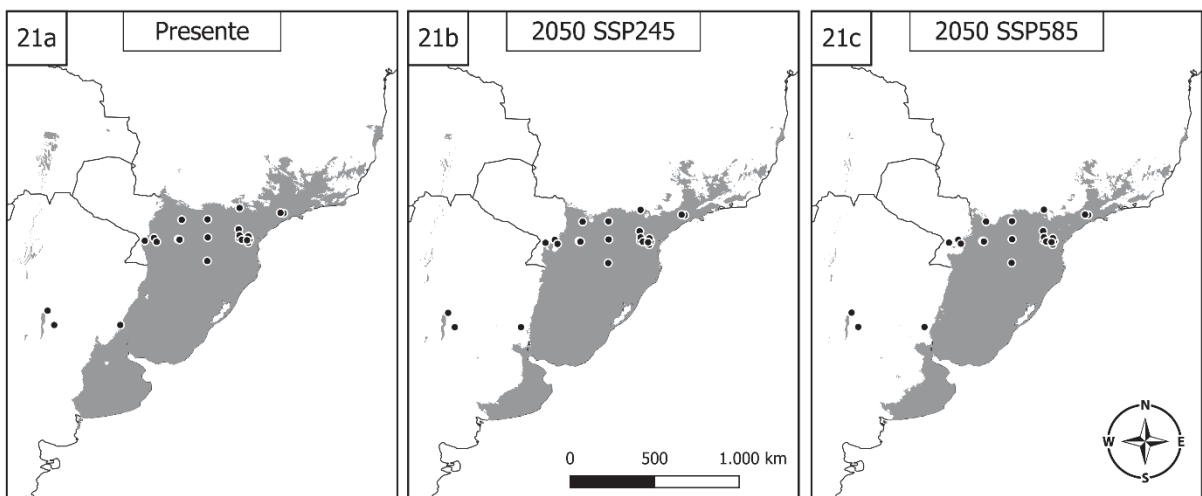
19. *Rhinocorynura vernoniae*



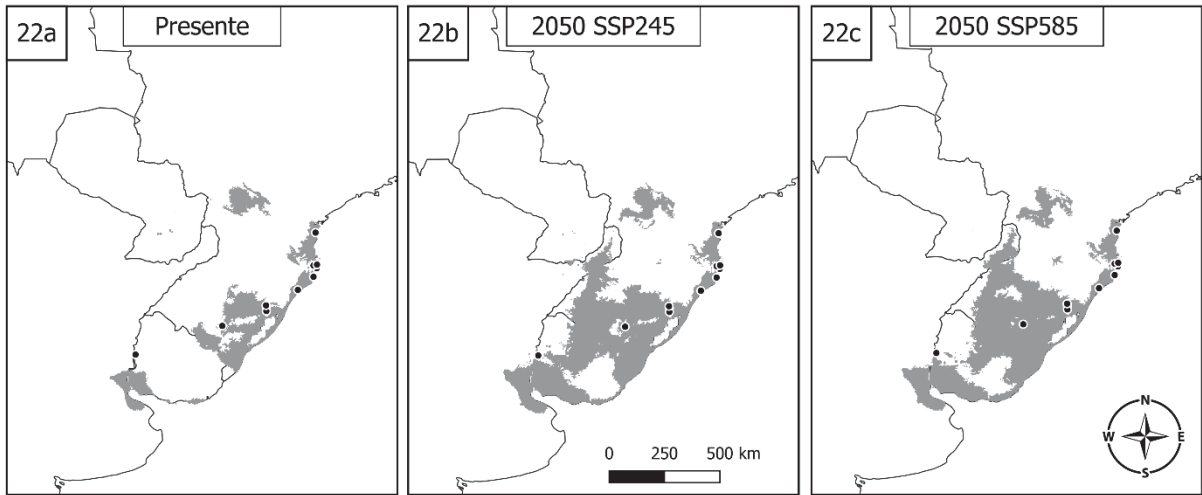
20. *Thectochlora alaris*



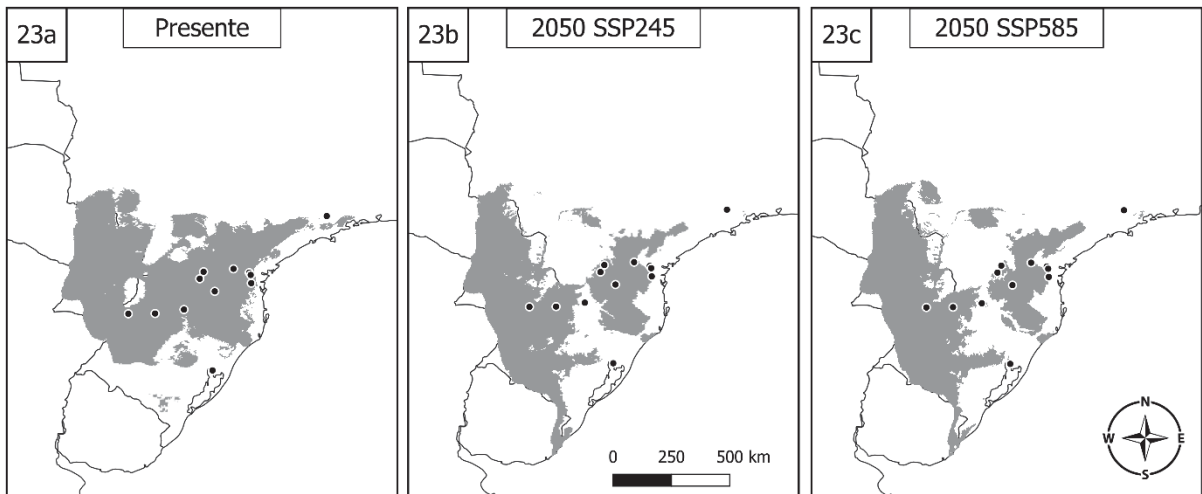
21. *Thectochlora basiatra*



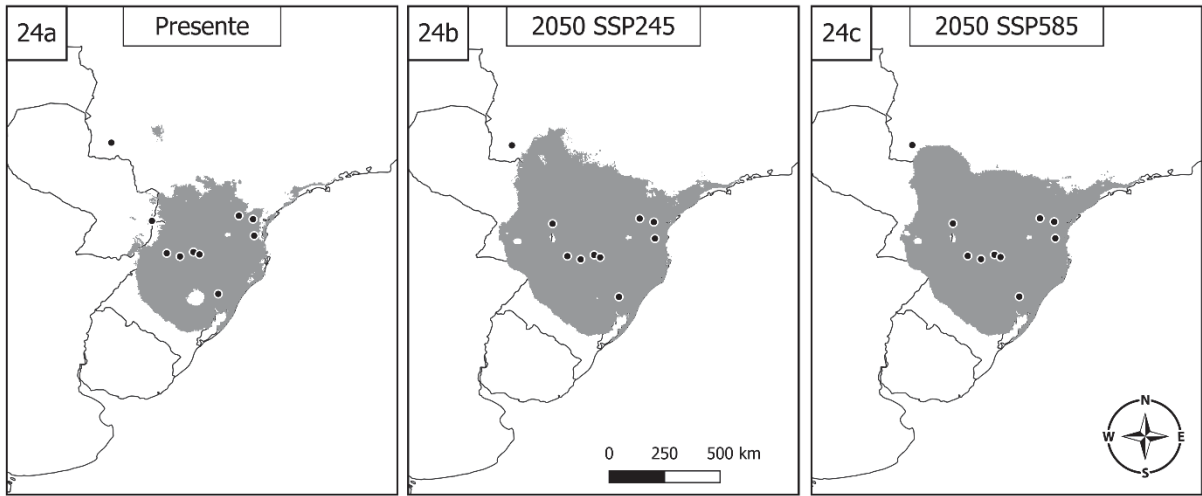
22. *Thectochlora hamata*



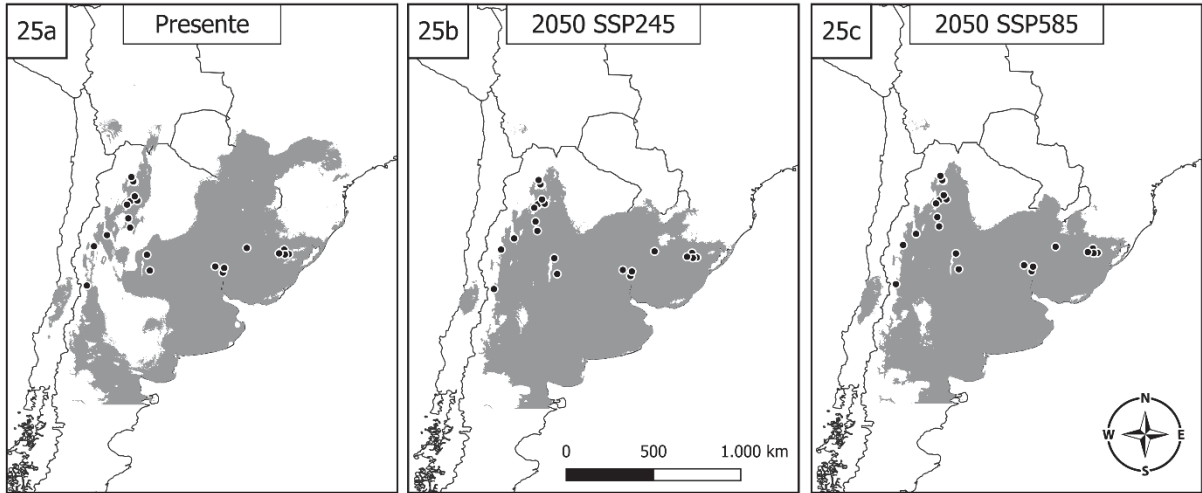
23. *Anthodiocetes claudii*



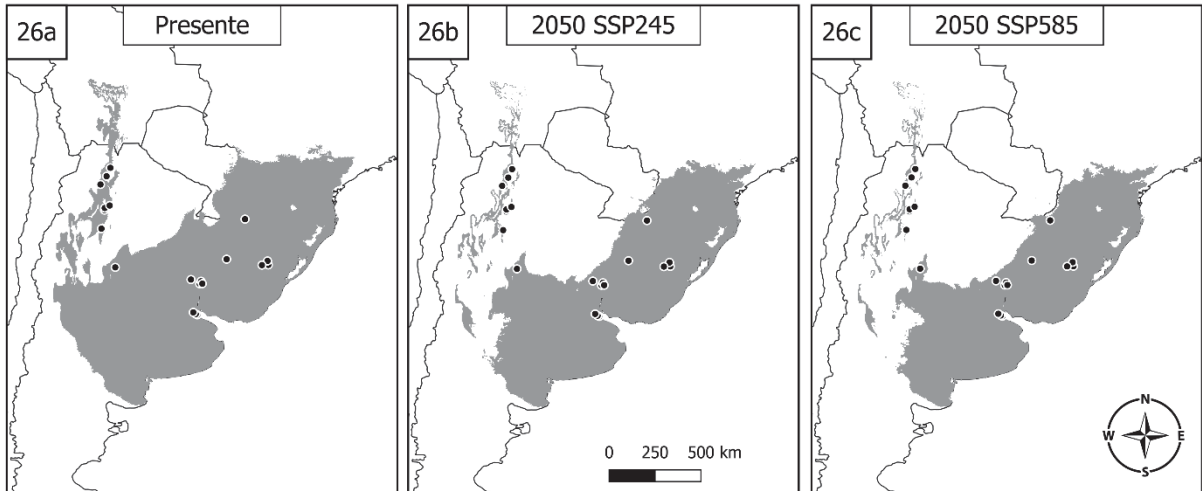
24. *Moureanthidium paranaense*



25. *Lithurgopsis rufiventris*



26. *Microthurge pygmaeus*



APÊNDICE 4 – VALORES E CLASSES DE MUDANÇAS POR ESPÉCIE E CENÁRIO

(*) espécies com distribuição mais ao norte para as comparações entre pares de mesmo gênero

Espécie	Cenário	Estabilidade	Ganho	Perda	Balanco	Desloc.	Classe	Comport. social	Substrato de nidificação	Especialização floral
<i>Anthodictes claudii</i>	SSP245	59.82	16.73	23.46	-8.08	21.85	Deslocada	Solitária	Acima do solo	Generalista
	SSP585	60.18	19.25	20.57	-1.63	24.24	Deslocada	Solitária	Acima do solo	Generalista
<i>Augochlora braziliensis</i> *	SSP245	61.46	10.50	28.04	-19.60	14.59	Red. e desloc.	Eussocial	Acima do solo	Generalista
	SSP585	54.98	10.31	34.70	-27.20	15.80	Red. e desloc.	Eussocial	Acima do solo	Generalista
<i>Augochlora daphnis</i>	SSP245	79.00	4.07	16.93	-13.40	4.90	Reduzida	Eussocial	Acima do solo	Generalista
	SSP585	75.66	3.32	21.03	-18.32	4.20	Reduzida	Eussocial	Acima do solo	Generalista
<i>Bombus bellicosus</i>	SSP245	74.73	9.58	15.68	-6.75	11.37	Deslocada	Eussocial	Acima do solo	Generalista
	SSP585	72.28	9.58	18.14	-9.46	11.71	Deslocada	Eussocial	Acima do solo	Generalista
<i>Bombus brasiliensis</i> *	SSP245	60.86	10.81	28.34	-19.65	15.08	Red. e desloc.	Eussocial	Acima do solo	Generalista
	SSP585	55.41	11.37	33.22	-24.65	17.03	Red. e desloc.	Eussocial	Acima do solo	Generalista
<i>Caenomada bruneri</i>	SSP245	78.76	6.41	14.84	-9.00	7.53	Inalterada	Solitária	Solo	Especialista
	SSP585	79.45	8.92	11.63	-2.97	10.09	Inalterada	Solitária	Solo	Especialista
<i>Callonychium petuniae</i>	SSP245	46.29	27.69	26.02	2.31	37.43	Deslocada	Solitária	Solo	Especialista
	SSP585	40.01	28.01	31.98	-5.51	41.18	Deslocada	Solitária	Solo	Especialista
<i>Caupolicana lugubris</i>	SSP245	50.95	0.04	49.00	-48.98	0.09	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista
	SSP585	53.37	0.13	46.49	-46.42	0.25	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista
<i>Lanthanomelisa betinae</i>	SSP245	71.17	15.32	13.50	2.15	17.72	Deslocada	Solitária	Solo	Especialista
	SSP585	74.22	19.46	6.32	16.31	20.77	Expandida	Solitária	Solo	Especialista
<i>Lestrimelitta sulina</i>	SSP245	25.55	41.44	33.02	14.38	61.86	Expandida	Eussocial	Acima do solo	Generalista
	SSP585	22.74	40.85	36.42	7.49	64.24	Deslocada	Eussocial	Acima do solo	Generalista
<i>Lithurgopsis rufiventris</i>	SSP245	61.77	20.04	18.19	2.31	24.49	Deslocada	Solitária	Acima do solo	Especialista
	SSP585	62.45	20.49	17.06	4.32	24.70	Deslocada	Solitária	Acima do solo	Especialista
<i>Microthorge pygmaeus</i>	SSP245	75.57	0.00	24.43	-24.43	0.00	Reduzida	Solitária	Acima do solo	Especialista
	SSP585	71.22	0.00	28.78	-28.78	0.00	Reduzida	Solitária	Acima do solo	Especialista
<i>Moureanthidium paranaense</i>	SSP245	58.83	41.15	0.02	69.88	41.16	Expandida	Solitária	Acima do solo	Generalista
	SSP585	60.74	38.84	0.42	62.84	39.01	Expandida	Solitária	Acima do solo	Generalista
<i>Mourella caerulea</i>	SSP245	45.82	24.28	29.90	-7.42	34.63	Deslocada	Eussocial	Solo	Generalista
	SSP585	43.44	30.10	26.46	5.21	40.93	Deslocada	Eussocial	Solo	Generalista
<i>Neocorynura diluipes</i>	SSP245	68.41	6.48	25.11	-19.92	8.65	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista

SSP585	62.32	4.79	32.89	-29.51	7.14	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista
<i>Paroxystoglossa brachyera</i>	77.51	8.25	14.24	-6.53	9.62	Inalterada	Solitária	Solo	Generalista
SSP585	72.53	5.79	21.68	-16.87	7.39	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista
SSP245	58.65	2.67	38.68	-37.00	4.35	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista
SSP585	51.25	1.29	47.45	-46.77	2.46	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista
SSP245	56.14	3.32	40.54	-38.50	5.59	Reduzida	Solitária	Solo	Especialista
SSP585	54.11	3.46	42.42	-40.36	6.02	Reduzida	Solitária	Solo	Especialista
SSP245	44.22	49.17	6.61	83.70	52.65	Expandida	Eussocial	Solo	Generalista
SSP585	40.18	56.11	3.71	119.36	58.27	Expandida	Eussocial	Solo	Generalista
SSP245	72.77	0.22	27.01	-26.84	0.31	Reduzida	Eussocial	Solo	Generalista
SSP585	64.18	0.01	35.81	-35.80	0.02	Reduzida	Eussocial	Solo	Generalista
SSP245	13.05	8.96	77.99	-75.82	40.72	Red. e desloc.	Solitária	Solo	Especialista
SSP585	14.14	12.49	73.37	-69.57	46.92	Red. e desloc.	Solitária	Solo	Especialista
SSP245	65.65	31.62	2.74	42.23	32.51	Expandida	Solitária	Solo	Especialista
SSP585	68.31	28.21	3.48	34.46	29.23	Expandida	Solitária	Solo	Especialista
SSP245	83.13	1.38	15.49	-14.30	1.64	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista
SSP585	68.72	0.34	30.94	-30.71	0.49	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista
SSP245	81.81	0.83	17.35	-16.66	1.01	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista
SSP585	78.30	1.12	20.58	-19.68	1.41	Reduzida	Solitária	Solo	Generalista
SSP245	32.72	66.82	0.47	199.93	67.13	Expandida	Solitária	Solo	Generalista
SSP585	32.82	65.55	1.63	185.56	66.64	Expandida	Solitária	Solo	Generalista
SSP245	56.29	25.56	18.15	9.95	31.23	Deslocada	Solitária	Acima do solo	Generalista
SSP585	52.02	25.68	22.30	4.56	33.05	Deslocada	Solitária	Acima do solo	Generalista

**ANEXO A – DADOS DE OCORRÊNCIAS UTILIZADOS E RESPECTIVAS
REFERÊNCIAS**

Link (com DOI) para acesso e download: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.23729421>