UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA



Passado, presente e futuro da distribuição potencial de abelhas sem ferrão brasileiras em resposta às alterações climáticas

MATHEUS CAVALCANTE VIANA

Orientador: Prof. Antonio J. C. Aguiar

Co-Orientadora: Profa. Luisa G. Carvalheiro

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zoologia, para obtenção de título de mestre em Zoologia.

Brasília/DF

Agosto de 2019

AGRADECIMENTOS

Agradeço à CAPES pelo incentivo financeiro durante o mestrado. Esse auxílio foi muito importante para que eu continuasse, assim como é importante para que tantos outros estudantes continuem fazendo um excelente trabalho em todo Brasil.

Agradeço à Profa. Dra. Astrid Kleinert e ao projeto temático da Fapesp (n° 04/15801-0), que financiou o projeto de elaboração do banco de dados da A.B.E.L.H.A. O trabalho foi possível graças a esse banco de dados.

Agradeço aos meus Orientadores Antônio Aguiar e Luísa G. Carvalheiro por todo apoio e o incentivo durante essa etapa tão importe que foi o mestrado. Vocês me fizeram enxergar o mundo de uma forma bem mais interessante.

Faço um agradecimento especial ao Prof. Jesús Aguirre Gutierrez, que durante todo o mestrado me auxiliou de forma ímpar no aprendizado sobre modelos de distribuição de espécies.

Agradeço aos membros da banca de avaliação do mestrado, por disporem seu tempo para melhorar o meu trabalho.

Agradeço também aos meus amigos, Aline, Chico, Rogério, Rafella, Daniela, Padwan, Krissia e Igor do Lab. UnBee por todo o suporte e momentos de descontração que fizeram e muita a diferença durante o caminho.

Agradeço aos meus amigos Taís, Wagner, Víctor e Bruno que me ajudaram a cruzar as diversas barreiras que precisei enfrentar, que foram desde ajuda com os scripts no R à apoio psicológico gratuito.

Agradeço aos meus amigos Mari, Carol, Roberta, Chico e "Geovaní" que conheci durante o Curso de Programação em R (Goiânia) e que agora levo pra vida.

Agradeço também aos meus amigos Samuel, Letícia e Lena por todos os momentos de descontração que fazem toda diferença desde a Embrapa. Sem vocês o mestrado teria sido bem mais difícil.

Agradeço aos meus amigos Déborah, Larissa e Thiago, que conheci durante a graduação e que me deram valiosos conselhos durante o mestrado.

Agradeço ao meu amigo Flávio por todas as palavras de incentivo e apoio. Suas palavras sempre tiveram o poder de me trazer a luz novamente e me dar forças para prosseguir, mesmo em situações bastante complicadas.

Por fim, quero agradecer a Ivone, Adonias, Pedro, Juliana e Andreza. Vocês são a melhor família que eu poderia querer. Vocês podem não fazer ideia, mas foram uma das peças mais importantes e valiosas para a conclusão desse trabalho.

Muito obrigado a todos que contribuíram diretamente ou indiretamente para a conclusão desse trabalho!

LISTA DE FIGURAS

Tab 1 Quantidade de ocorrências utilizadas para gerar os modelos em capa período de estudo e bioma associado para cada espécie
Fig. 1 Mapa de ganho/perda de precipitação e temperatura entres os tempos de estudo
Fig.2. Mapas da riqueza das espécies gerado a partir dos modelos binários de todas as espécies
Fig. 3 Mapas de riqueza para espécies manejadas e não manejadas, gerados a partir dos modelos binários das espécies
Fig. 4 Mapas de riqueza para espécies que nidificam no solo ou acima do solo, gerados a partir dos modelos binários das espécies
S1 Tab. 2 Valores de AUC (Area Under Curve) associados às espécies para o
passado (TP1), presente (TP2) e nos dois cenários para o futuro (RCP26 e RCP85)
S3 Tab. 4 Porcentagem de área ganha ou perdida para as espécies entre os períodos de estudo
S4. Fig. 5 Importância das variáveis climáticas na nidificação e manejo durante o tempo
S5. Fig. 6 Melhores modelos gerados (delta AICc <2)
S6. Fig. 7 Alterações da área de distribuição das espécies de abelhas
S7. Fig. 8 Modelos binários gerados para as espécies para o passado, presente e sua área comum.

S8. Fig. 9 Modelos binários gerados para as espécies para o passado, presente e sua área comum	78
S9. Fig. 10 Modelos binários gerados para as espécies para o passado, presente e sua área comum	79
S10. Fig. 11 Modelos binários gerados para as espécies para o passado, presente e sua área comum	80
S11. Fig. 12 Modelos binários gerados para as espécies para o passado, presente e sua área comum.	81

LISTA DE SIGLAS E ABREVIAÇÕES

A.B.E.L.H.A - Associação Brasileira de Estudo das Abelhas; GBIF - Global Biodiversity Information Facility; Tmin - Temperatura mínima; Tmax - Temperatura máxima; PPT - Precipitação; PT1 - Período de Tempo 1; PT2 - Período de Tempo 2; MaxEnT - Maximum Entropy; RF - Random Forest; GLM - Generalized Linear Models; PPM - Partes por milhão; RCP - Representative Concentration Pathways; AUC - Area Under Curve;

SUMÁRIO

	REVISÃO DA LITERATURA	10
	Mudanças climáticas: influência do clima na distribuição das espécies	10
	Modelos de distribuição de espécies	12
	RESUMO	20
	ABSTRACT	22
1.0	INTRODUÇÃO	23
2.0	MATERIAIS E MÉTODOS	25
2.1	Seleção das espécies	25
2.2	Construção e seleção dos dados climáticos	30
2.3	Modelagem de distribuição de espécies	31
2.4	Análises de dados	32
2.5	Mapas de riqueza e subtração das variáveis entre os tempos	33
3.0	RESULTADOS	34
3.1	Mudança do clima e riqueza entre os períodos de estudo: Passado	34
	(1960~1989) e presente (1990~2015)	
3.2	Mudança do clima e riqueza entre os períodos de estudo: Presente	
	(1990~2015) e Cenário futuro otimista (RCP 2.6)	

3.3	Mudança do clima e riqueza entre os períodos de estudo: Presente	38
	(1990~2015) e cenário futuro pessimista (RCP 8.5)	
3.4	Riqueza das espécies relacionadas a suas características: manejo e	38
	nidificação	
4.0	DISCUSSÃO	43
5.0	CONSIDERAÇÕES FINAIS	48
	REFERÊNCIAS	49
	ANEXOS	64

REVISÃO DA LITERATURA

Mudanças climáticas: a influência do clima na distribuição das espécies

As alterações climáticas são eventos normais durante toda a história da Terra, porém, os desdobramentos causados pela influência humana na dinâmica climática merecem uma especial atenção (Sodhi et al. 2009). Somente entre os anos de 1850 e 2001, vimos que 35% da emissão de CO₂ são resultados diretos das atividades antrópicas (Houghton and L Hackler 2001; Pielke et al. 2002).

Adger e colaboradores (2007) em um estudo realizado com dados globais desde 1970, sugerem que o aquecimento provocado por influência antropogênica é responsável por mudanças perceptíveis em sistemas naturais. Essas mudanças recentes podem afetar uma ampla variedade de organismos que possuem uma distribuição geográfica diversa submetendo organismos, populações e comunidades ecológicas a risco de não responderem de forma eficiente às novas médias globais levando a consequências ecológicas desastrosas (Hughes 2000; Wuethrich 2000; McCarty 2001; Walther et al. 2001; Stenseth et al. 2003).

Atualmente, podemos contar com uma grande quantidade de trabalhos que destacam de maneira bem clara o impacto da mudança da temperatura média global na disposição de diversos grupos de seres vivos (Perry et al. 2005; Hitch and Leberg 2007; Lenoir et al. 2008; Blaustein et al. 2010; Aguirre-Gutiérrez et al. 2016). Trabalhos com mudanças na escala de distribuição de espécies relacionada com alterações climáticas são realizados principalmente na Europa e América do Norte, contudo informações sobre os padrões de distribuição em países do hemisfério sul ainda são escassos (Parmesan 2006; Adger et al. 2007).

De forma geral, o aumento na temperatura resulta em um deslocamento das espécies em direção aos polos ou altitudes mais altas, sendo esperado que as espécies através de dispersão possam acompanhar a disponibilidade de recursos juntamente à variação climática e alterar suas distribuições latitudinais, se adequando às modificações da temperatura (Walther et al. 2002; Parmesan and Yohe 2003; Saraiva et al. 2012). No entanto, se analisarmos alguns casos como por exemplo, os corais construtores de recifes, esse tipo de resposta pode não ocorrer caso dependa de outros fatores como a disponibilidade de luz (Hoegh-Guldberg 1999).

Algumas espécies são afetadas em sua fenologia e os intervalos de resposta devido às alterações no clima, o que resulta em expansão de locais de menores latitudes e altitudes para maiores (Easterling et al. 2000; Root et al. 2003), o que torna evidente a mudança na ocorrência de uma grande variedade de grupos taxonômicos em direção aos polos durante o século XX (Easterling et al. 2000; Walther et al. 2001; Aguirre-Gutiérrez et al. 2016) descreveram a mudança para o norte na escala de três grupos distintos de polinizadores, tal tendência deve-se provavelmente ao aquecimento global.

Por possuir características importantes para a dinâmica nos diversos ecossistemas, os insetos são responsáveis por mais de 90% da polinização de plantas em todo o mundo (Ollerton et al. 2011). Este serviço é de extrema importância para os seres humanos pois, quando executado de forma eficiente, é responsável pelo aumento na produção agrícola e produções florestais (Kremen et al. 2007).

As mudanças climáticas afetam os insetos diretamente, pois os mesmos apresentam grande sensibilidade, o que pode ocasionar o desaparecimento de muitas espécies e, dentre elas os polinizadores (González-Varo et al. 2013). Os serviços de

polinização são atribuídos às espécies selvagens, principalmente abelhas, mas podem ser realizados por outros grupos, como mariposas, moscas, vespas e besouros (Kremen et al. 2002). No entanto, em alguns casos, para aumentar a polinização das lavouras algumas espécies de abelhas são introduzidas comercialmente (Klein et al. 2007). Desta forma, a perda de serviços de espécies polinizadoras, principalmente abelhas é um exemplo atual e causa grande preocupação em pesquisadores de todo o mundo (Ashman et al. 2004; Ricketts et al. 2004; Aguilar et al. 2006; Jaffé et al. 2010).

Modelos de distribuição de espécies

A inquietante pergunta de como a biodiversidade está distribuída na Terra ao longo do tempo levou vários biogeógrafos e ecologistas a desenvolverem modelos que buscam explicar melhor como ocorre essa distribuição e, quais as relações entre espécies e seus ambientes (Guisan and Thuiller 2005). Dentre as várias ferramentas geográficas desenvolvidas estão os sistemas de informação geográfica, que nos permitem priorizar áreas de conservação e avaliar qual o melhor caminho para manter a nossa biodiversidade (Peterson 2016).

Assim a modelagem preditiva de distribuições geográficas de espécies tem como princípio as condições ambientais de locais onde a ocorrência de um determinado organismo é conhecida, tornando-se uma importante ferramenta para a biologia analítica. As aplicações são amplas para as áreas de conservação, planejamento de reservas, ecologia, evolução, epidemiologia, manejo de espécies invasoras e outros campos (Peterson and Shaw 2003).

Os modelos de distribuição de espécies são o conjunto de métodos que correlacionam as condições ambientais (dados ambientais) com as necessidades

ecológicas de um determinado organismo e, podem prever as chances de uma espécie ocupar um determinado habitat (Warren and Seifert 2011). Embora existam grandes avanços nos últimos anos nas técnicas para estimar a extensão geográfica do nicho fundamental ou "envelope bioclimático", a estimativa do nicho fundamental ainda é um passo intermediário para estimar a distribuição geográfica das espécies (Pearson and Dawson 2003).

REFERÊNCIAS

76	Adger N, Pramod A, Agrawala S, Alcamo J, Yohe G (2007) Climate Change 2007:
77	Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the
78	Intergovernmental Panel on Climate Change Fourth Assessment Report. Summ
79	Policymakers 1–23 . doi: 10.1256/004316502320517344
80	Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility
81	to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. Ecol Lett
82	9:968–980 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x
83	Aguirre-Gutiérrez J, Kissling WD, Carvalheiro LG, WallisDevries MF, Franzén M,
84	Biesmeijer JC (2016) Functional traits help to explain half-century long shifts in
85	pollinator distributions. Sci Rep 6:24451 . doi: 10.1038/srep24451
86	Ashman T-L, Knight TM, Steets JA, Amarasekare P, Burd M, Campbell DR, Dudash
87	MR, Johnston MO, Mazer SJ, Mitchell RJ, Morgan MT, Wilson WG (2004) poller
88	limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and
89	consequences. Ecology 85:2408–2421
90	Blaustein AR, Walls SC, Bancroft BA, Lawler JJ, Searle CL, Gervasi SS (2010) Direct
91	and indirect effects of climate change on amphibian populations. Diversity 2:281-
92	313 . doi: 10.3390/d2020281
93	Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns LO, Easterling
94	DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns L (2000) Climate
95	Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. 289:2068–2074
96	González-Varo JP, Biesmeijer JC, Bommarco R, Potts SG, Schweiger O, Smith HG,

97	Steffan-Dewenter I, Szentgyörgyi H, Woyciechowski M, Vilà M (2013) Combined
98	effects of global change pressures on animal-mediated pollination. Trends Ecol
99	Evol 28:524–530 . doi: 10.1016/j.tree.2013.05.008
100	Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple
101	habitat models. Ecol Lett 8:993–1009 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
102	Hitch AT, Leberg PL (2007) Breeding distributions of North American bird species
103	moving north as a result of climate change. Conserv Biol 21:534-539 . doi:
104	10.1111/j.1523-1739.2006.00609.x
105	Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the
106	world's coral reefs. Mar Freshw Res 50:839–866 . doi: 10.1071/MF99078
107	Houghton R, L Hackler J (2001) Carbon Flux to the Atmosphere From Land-Use
108	Changes: 1850 to 1990. Carbon Dioxide Inf Anal Cent - Environ Sci Div - Oak
109	Ridge Natl Lab. doi: 10.2172/775411
110	Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already
111	apparent? Trends Ecol Evol 15:56-61 . doi: 10.1016/S0169-5347(99)01764-4
112	Jaffé R, Dietemann V, Allsopp MH, Costa C, Crewe RM, Dall'olio R, de la Rúa P, El-
113	niweiri MAA, Fries I, Kezic N, Meusel MS, Paxton RJ, Shaibi T, Stolle E, Moritz
114	RFA (2010) Estimating the Density of Honeybee Colonies across Their Natural
115	Range to Fill the Gap in Pollinator Decline Censuses. Conserv Biol 24:583–593.
116	doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01331.x
117	Klein A-M, Cunningham SA, Tscharntke T, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter
118	I, Kremen C (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world

- crops. Proc R Soc B Biol Sci 274:303–313 . doi: 10.1098/rspb.2006.3721
- 120 Kremen C, Potts SG, Klein A-M, Minckley R, Ricketts TH, Gemmill-Herren B,
- Winfree R, Williams NM, Vázquez DP, Regetz J, Steffan-Dewenter I, Aizen MA,
- Roulston T, Packer L, LeBuhn G, Greenleaf SS, Keitt TH, Crone EE, Adams L
- (2007) Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a
- conceptual framework for the effects of land-use change. Ecol Lett 10:299–314.
- doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x
- 126 Kremen C, Williams NM, Thorp RW (2002) Crop pollination from native bees at risk
- from agricultural intensification. Proc Natl Acad Sci 99:16812–16816. doi:
- 128 10.1073/pnas.262413599
- Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, De Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward
- shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science (80-)
- 320:1768–1771 . doi: 10.1126/science.1156831
- McCarty JP (2001) Ecological Consequences of Recent Climate Change. Conserv Biol
- 133 15:320–331 . doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.015002320.x
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by
- animals? Oikos 120:321–326 . doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- Parmesan C (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change.
- 137 Annu Rev Ecol Evol Syst 37:637–669 . doi:
- 138 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts
- across natural systems. Nature 421:37–42. doi: 10.1038/nature01286

141 Pearson R, Dawson T (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Glob Ecol 142 Biogeogr 12:361-371 143 144 Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds john D (2005) Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. Science (80-) 308:1912–1915. doi: 145 10.1126/science.1111322 146 Peterson AT (2016) Predicting Species 'Geographic Distributions Based on Ecological 147 Niche Modeling. 103:599–605 148 Peterson AT, Shaw J (2003) Lutzomyia vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern 149 Brazil: Ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate 150 change effects. Int J Parasitol 33:919-931. doi: 10.1016/S0020-7519(03)00094-8 151 152 Pielke RA, Marland G, Betts RA, Chase TN, Eastman JL, Niles JO, Niyogi D d. S, Running SW (2002) The influence of land-use change and landscape dynamics on 153 the climate system: relevance to climate-change policy beyond the radiative effect 154 of greenhouse gases. Philos Trans R Soc A Math Phys Eng Sci 360:1705–1719. 155 doi: 10.1098/rsta.2002.1027 156 157 Ricketts TH, Daily GC, Ehrlich PR, Michener CD (2004) ic value of tropical forest to coffee production. Proc Natl Acad Sci 101:12579–12582 158 159 Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature 421:57–60. 160 doi: 10.1142/9781848162044_0011 161

163	Blochtein B, Witter S, Alves-Dos-Santos I, Imperatriz-Fonseca VL (2012)
164	Influência das alterações climáticas sobre a distribuição de algumas espécies de
165	Melipona no Brasil. Polinizadores no Bras - Contrib e Perspect para a
166	Biodiversidade, Uso Sustentável, Conserv e Serviços Ambient 349–359
167	Sodhi NS, Brook BW, Bradshaw CJA (2009) Causes and Consequences of Species
168	Extinctions. Princet Guid to Ecol 1:514–520 . doi: 10.1515/9781400833023.514
169	Stenseth NC, Post E, Reid PC, Planque B, Ottersen G, Belgrano A (2003) Ecological
170	effects of the North Atlantic Oscillation. Oecologia 128:1-14 . doi:
171	10.1007/s004420100655
172	Walther G, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J, I OH,
173	Bairlein F (2002) < Walther_etal_2002_Nature_phenology.pdf>. 389–395 . doi:
174	10.1038/416389a
174175	10.1038/416389a Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, Eds. (2001) "Fingerprints" of Climate Change:
175	Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, Eds. (2001) "Fingerprints" of Climate Change:
175 176	Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, Eds. (2001) "Fingerprints" of Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges;[proceedings of the International
175 176 177	Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, Eds. (2001) "Fingerprints" of Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges;[proceedings of the International Conference" Fingerprints" for Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting
175 176 177 178	Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, Eds. (2001) "Fingerprints" of Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges; [proceedings of the International Conference" Fingerprints" for Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges, Held February 23-25, 2001, at Ascona, Switzerlan. Sci Bus Media
175 176 177 178	Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, Eds. (2001) "Fingerprints" of Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges; [proceedings of the International Conference" Fingerprints" for Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges, Held February 23-25, 2001, at Ascona, Switzerlan. Sci Bus Media Warren DL, Seifert SN (2011) Ecological niche modeling in Maxent: the importance of
175 176 177 178 179 180	Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, Eds. (2001) "Fingerprints" of Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges; [proceedings of the International Conference" Fingerprints" for Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges, Held February 23-25, 2001, at Ascona, Switzerlan. Sci Bus Media Warren DL, Seifert SN (2011) Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. Ecol Appl

- Passado, presente e futuro da distribuição potencial de abelhas sem ferrão
- 186 brasileiras em resposta às alterações climáticas
- Matheus Cavalcante Viana¹, Jesús Aguirre-Gutiérrez², Luísa G. Carvalheiro³, Antonio J.
- 188 C. Aguiar¹
- 189 1 Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas,
- 190 Universidade de Brasília, CEP 70910-900, Brasília/DF, Brasil.
- 191 2- Environmental Change Institute, School of Geography and the Environment,
- 192 University of Oxford, Oxford, UK.
- 193 3- Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas,
- 194 Universidade Federal de Goiás, CEP 74001-970, Goiânia/GO, Brasil.
- 195 Autor correspondente: matheusmakio120@gmail.com
- 196 Manuscrito formatado segundo as normas da revista Apidologie (Springer)

RESUMO

197

198

199

200

201

202

203

204

205

206

207

208

209

210

211

212

213

214

215

216

217

218

219

As mudanças climáticas afetam a disposição de diversos táxons em diferentes níveis e podem ocasionar o desaparecimento de muitas espécies de seres vivos, dentre eles estão espécies de grande importância ecológica e econômica, como é o caso das abelhas. Com o objetivo de entender como as variáveis climáticas influenciam a distribuição das espécies de abelhas sem ferrão brasileiras, utilizamos modelos de distribuição potencial em três períodos, sendo o primeiro de 1960 a 1989, o segundo de 1990 a 2019 e o último para 2050 em dois cenários distintos. Foram implementados dados obtidos em bases digitais para 50 espécies de abelhas, sendo a maioria da tribo Meliponini (43 spp.), seguidos por Euglossini (4 spp.), Bombini (1 sp.), Anthidiini (1 sp.) e Augochlorini (1 sp.). Para implementação dos modelos foram calculadas 19 variáveis bioclimáticas disponíveis para os dois primeiros períodos, enquanto que para os cenários futuros as variáveis foram construídas a partir de 14 modelos disponíveis no WorldClim. Foram gerados mapas de riqueza entre os três períodos analisados e sua provável distribuição no território. Também foi avaliado a influência de características funcionais biológicas de socialidade, padrão de nidificação e manejo dentre as espécies estudadas. Nossos resultados indicam deslocamento médio de mais de 500 km e esse deslocamento foi principalmente para as regiões Sul e Sudeste, acompanhando principalmente as áreas que apresentaram menores aumentos na temperatura. Foi observado diminuição da área adequada de 2% até 67% para as espécies nos cenários futuros. Os resultados sugerem que já houve provável deslocamento da distribuição das espécies de abelhas sem ferrão no Brasil e este deslocamento tende a continuar e a área adequada tende a diminuir. Quanto ao efeito das características biológicas, não houve diferença entre as espécies

- 220 manejadas e não manejadas, mas houve significativa diferença da área reduzida entre as
- espécies sociais e solitárias e dentre as que nidificam no solo e acima do solo.
- 222 Palavras-chave: Meliponini / temperatura / precipitação / modelos de distribuição
- 223 de espécies

ABSTRACT

224

225

226

227

228

229

230

231

232

233

234

235

236

237

238

239

240

241

242

243

244

245

246

247

Climate change affects the disposition of various taxons at different levels and can cause the disappearance of many species of living beings, among them are species of great ecological and economic importance, such as bees. In order to understand how climate variables, influence the distribution of Brazilian stingless bee species, we used potential distribution models in three periods, the first from 1960 to 1989, the second from 1990 to 2019 and the last for 2050 in two different scenarios. Data obtained in digital bases were implemented for 50 species of bees, the majority of which were Meliponini (43 spp.), followed by Euglossini (4 spp.), Bombini (1 sp.), Anthidiini (1 sp.) and Augochlorini (1 sp.). For the implementation of the models, 19 bioclimatic variables available for the first two periods were calculated, while for the future scenarios, the variables were constructed from 14 models available in WorldClim. Richness maps were generated between the three periods analyzed and their probable distribution in the territory. The influence of biological functional characteristics of sociality, nesting patterns and management among the species studied was also evaluated. Our results indicate an average displacement of more than 500 km and this displacement was mainly for the South and Southeast regions, following mainly the areas that presented smaller increases in temperature. A decrease of 2% to 67% was observed for species in future scenarios. The results suggest that the distribution of stingless bees in Brazil has already been probably displaced, and this displacement tends to continue and the adequate area tends to decrease. Regarding the effect of biological characteristics, there was no difference between managed and unmanaged species, but there was a significant difference in the reduced area between social and solitary species and between those that nest in the soil and above ground.

Keywords: Meliponini / temperature / precipitation / species distribution models

INTRODUÇÃO

É relatado que as médias da temperatura durante o século XX aumentaram como nunca observado em todo o milênio, alcançando valores próximos a 0.6 °C (Houghton et al. 2001). Vários modelos destacam que para o futuro a tendência é que o aumento se agrave ainda mais, caso os níveis de CO2 continuem a crescer (Fischer et al. 2018; Steffen et al. 2018).

Os ecossistemas em todo o planeta são atingidos por esse aumento na temperatura (Albritton et al. 2007), e podem agir diretamente sobre a distribuição natural das espécies, acometendo mudanças em vários aspectos do seu comportamento (Pearson and Dawson 2003), no deslocamento da distribuição das espécies de menores latitudes para maiores (Parmesan and Yohe 2003; Root et al. 2003), na fenologia de plantas e animais (Roy and Sparks 2000; Gordo and Sanz 2006; Miller-Rushing et al. 2006; Dos Santos et al. 2015), e na associação entre o polinizador/planta, causando perturbações em sua interação (Bale et al. 2002; Visser and Both 2005; Parmesan 2006; Hegland et al. 2009; Warren and Bradford 2014).b

O serviço de polinização de plantas é de extrema importância para os seres humanos, pois é responsável pelo aumento na produção agrícola de culturas de subsistências e produção florestais de materiais para consumo (Kremen et al. 2007). As abelhas são as principais responsáveis pela polinização da maioria das plantas com flores em todo o mundo, e atuam amplamente como polinizadores de plantas tropicais (Wratten et al. 2012), principalmente as abelhas da tribo Meliponini (Ester Judith Slaa et al. 2006).

Devido aos importantes serviços ambientais prestados por essas abelhas, a comunidade científica tem se esforçado bastante para comunicar as consequências que as

mudanças climáticas podem causar, como por exemplo, mudança na fenologia e dessincronizarão com plantas (Visser and Both 2005), já que alterações climáticas estão entre os principais fatores que influenciam no declínio das abelhas (Lopes et al. 2005).

Abelhas da tribo Meliponini são eussociais e comumente conhecidas como abelhas-sem-ferrão. Estão restritas às regiões tropicais e subtropicais, com maior diversidade e abundância na região neotropical (de Camargo, J. M.F. and de Menezes Pedro, S.R. 1992). Nessa tribo há mais de 500 espécies conhecidas, com cerca de 80% presente no hemisfério Ocidental, sendo 140 dessas apenas na região amazônica (Camargo, 1990).

Atualmente contamos com algumas ferramentas que nos auxiliam no entendimento de como as espécies vão responder às mudanças climáticas globais, e dentre essas ferramentas estão os modelos de distribuição de espécies(Moritz and Agudo 2013), que são métodos que correlacionam dados de ocorrência de espécie com dados ambientas, a fim de prever as áreas com maior ou menor adequabilidade para as espécies existirem (Warren and Seifert 2011).

Assim, podemos compreender como era a distribuição das espécies em relação a climas passados, e como ela contribuiu para a composição atual das espécies (Hugall et al. 2002; Graham et al. 2006). Além disto, podermos ter uma melhor compreensão sobre a resposta das espécies às futuras mudanças climáticas antropogênicas e, com isto, estabelecer medidas eficazes na conservação dessas espécies (Keith et al. 2014; Watson 2014).

Na região neotropical, os esforços para entender a influência do clima no padrão de distribuição potencial de abelhas tem se intensificado nos últimos anos (Giannini et al.

2012; Silva et al. 2013; Teixeira 2013; Silva et al. 2014; Dos Santos et al. 2015; Martins et al. 2015; Giannini et al. 2017), porém muito muito ainda precisa ser feito, principalmente com uma escala temporal ampla (Rafferty 2017). Trabalhos com várias espécies do gênero *Melipona* e *Centris* indicam diminuição crítica da área de distribuição destas espécies (Teixeira 2013; Giannini et al. 2017), bem como para *Bombus bellicosus*, que no passado era uma das espécies mais abundantes no Sul do Brasil e hoje nota-se o desaparecimento no seu limite norte e em várias áreas da região Sul (Martins et al. 2015).

Um fator importante que tem sido bastante negligenciado é a riqueza, principalmente em uma escala temporal vasta (Menendez et al. 2006) e, dados como esse podem nos ajudar a entender quais são os locais mais ou menos susceptíveis para as espécies. Com isso o presente estudo teve como objetivo entender como as variáveis climáticas influenciam a distribuição das abelhas no Brasil com ênfase nas abelhas sem ferrão, ao longo de quase um século (1960-2050) e avaliar se haverá perda ou ganho de tamanho de distribuição durante essa escala temporal, bem como alterações nos padrões de riqueza, e respostas à essas mudanças com base em suas características biológicas, como nidificação, socialidade e manejo.

2.0 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Seleção das espécies

Foram utilizadas 50 espécies de abelhas, sendo destas 43 de abelhas sem ferrão (Apidae: Meliponini) mais comuns e com distribuição no território brasileiro. As abelhas sem ferrão representarem o grupo de abelhas mais importante nas áreas tropicais por sua

alta abundância, reflexo das suas grandes colônias, e significativa riqueza de espécies (Michener 2007). Foi utilizado como critério de exclusão as espécies de abelhas que possuíam menos de 15 pontos de ocorrência, tanto no período 1 (1960~1989) quanto no período 2 (1990~2015) (**Tab.1**). Utilizamos esse critério para que as poucas ocorrências não prejudicassem o desempenho dos modelos. Não foi possível avaliar se os dados de ocorrências para espécies manejadas utilizados para rodar os modelos, proviam de locais em essas espécies foram realocadas, então alguns modelos podem ter sido enviesados por conta disso.

Os dados de ocorrências das abelhas foram obtidos a partir da plataforma digital A.B.E.L.H.A (https://abelha.org.br/geoapis/), que reúne informação compiladas de vários sistemas on-line (Catálogo Moure, Biodiversity Heritage Library, Bioline International, Directory of Open Access Journals, Encyclopedia of Life, Coleção Entomológica "Prof. J.M.F. Camargo", FFCLRP/USP, Fototeca Cristiano Menezes, Flickr, SpeciesLink, Oasisbr e Interação Abelha-Planta). O tratamento taxonômico seguiu o Catálogo Moure, e, após uma triagem feita nos dados para retirar pontos de ocorrência fora dos anos de estudos e eliminar as coordenadas duplicatas, foram selecionadas 43 espécies de abelhas sem ferrão e outras sete espécies de abelhas, sendo uma social do gênero Bombus, quatro da tribo Euglossini, uma espécie da família Halictidae e uma espécie de Megachilidae (Tab. 1).

Tab 1 Espécies e número ocorrências utilizadas para gerar os modelos em TP1 (1960~1989), TP2 (1990~2019) e, nos dois cenários futuros (RCP 2.6 - otimista, RCP 8.5 – pessismista), bem como o seu principal bioma associado: MA (Mata Atlântica), PA (Pampa), CE (Cerrado), FA (Floresta Amazônica)

Espécie		Ocorrências (TP1)	Ocorrências (TP2, RCP2.6, RCP8.5)	BIOMAS
Bombini				
Bombus morio	Swederus, 1787	23	66	MA,PA
Euglossini				
Euglossa cordata	Cockerell, 1904	15	73	MA,FA
Eulaema cingulata	Moure, 1950	16	129	FA
Eulaema meriana	Olivier, 1789	20	166	FA
Eulaema nigrita	Lepeletier, 1841	28	139	MA,CE
Meliponini				
Friesella schrottkyi	Friese, 1900	16	18	MA
Frieseomelitta trichocerata	Moure, 1990	15	23	FA
Geotrigona subterranea	Friese, 1901	16	35	FA,CE
Leurotrigona muelleri	Friese, 1900	20	44	FA,CE
Melipona grandis	Guérin, 1844	20	86	FA
Melipona marginata	Lepeletier, 1836	16	24	MA
Melipona paraensis	Ducke, 1916	17	16	FA
Melipona quadrifasciata	Lepeletier, 1836	29	36	MA,CE
Melipona quinquefasciata	Lepeletier, 1836	21	20	CE
Melipona seminigra	Friese, 1903	49	149	FA

Paratrigona lineata	Lepeletier, 1836	34	63	CE
Paratrigona subnuda	Moure, 1947	19	35	MA
Partamona ailyae	Camargo, 1980	38	122	FA
Partamona combinata	Pedro & Camargo, 2003	31	46	FA,CE
Partamona ferreirai	Pedro e Camargo, 2003	20	22	FA
Partamona helleri	Friese, 1900	62	50	MA
Partamona mourei	Camargo, 1980	22	20	FA
Partamona pearsoni	Schwarz, 1938	22	16	FA
Partamona seridoensis	Pedro & Camargo, 2003	17	18	FA
Partamona testacea	Klug, 1807	39	113	FA
Partamona vicina	Camargo, 1980	64	72	FA
Ptilotrigona lurida	Smith, 1854	70	142	FA
Scaura latitarsis	Friese, 1900	18	65	MA
Scaura tenuis	Ducke, 1916	18	66	FA
Schwarziana quadripunctata	Lepeletier, 1836	30	60	MA
Tetragonisca angustula	Latreille, 1811	25	60	MA,CE
Trigona albipennis	Almeida, 1995	17	37	FA
Trigona branneri	Cockerell, 1912	49	135	FA
Trigona chanchamayoensis	Schwarz, 1948	15	68	FA
Trigona crassipes	Fabricius, 1793	30	58	FA
Trigona dallatorreana	Friese, 1900	23	43	FA
Trigona fulviventris	Guérin, 1844	36	29	FA
Trigona fuscipennis	Friese, 1900	51	94	FA,MA
Trigona guianae	Cockerell, 1910	52	162	FA
Trigona hyalinata	Lepeletier, 1836	29	46	FA,CE
Trigona hypogea	Silvestri, 1902	18	73	FA
Trigona pallens	Fabricius, 1798	27	46	FA,CE
Trigona recursa	Smith, 1863	55	134	FA,CE
Trigona spinipes	Fabricius, 1793	80	179	FA,MA,CE
Trigona truculenta	Almeida, 1984	53	109	FA,CE

Trigona williana	Friese, 1900	42	110	FA	
Tetragona clavipes	Fabricius, 1804	38	175	FA	
Tetragona goettei	Friese, 1900	27	113	FA	
Anthidiini					
Epanthidium tigrinum	Schrottky, 1905	45	36	CE	
Augochlorini					
Thectochlora alaris	Vachal, 1904	28	34	MA	

2.2 Construção e seleção dos dados climáticos

Para a construção das variáveis no passado (1960~1989) e presente (1990~2019), foram baixados os dados climáticos de precipitação, temperatura mínima e temperatura máxima, na resolução de 2.5 arc-min (0.041° ≈ 4km no trópico) , através da plataforma digital "TerraClimate" (http://www.climatologylab.org/terraclimate.html). Utilizamos esse corte temporal, para que os períodos tivessem mais ou menos o mesmo número de anos (29) e pela dificuldade de se encontrar dados mais antigos.

Os dados climáticos foram obtidas para o ano de 2050, através do WorldClim (https://www.worldclim.org). Dentre os possíveis cenários futuros disponíveis no WorldClim, o RCP 2.6 é o mais otimista e, prevê como será o clima caso as emissões de CO2 aumentem até 2040 e depois diminuam gradativamente, já o RCP 8.5 é o mais pessimista dos cenários e faz previsões de como será o clima caso as emissões de CO2 continuem a crescer exponencialmente. Utilizamos os 14 modelos disponíveis do WorldClim, para a construção das variáveis no futuro, na qual, foram somados todos os modelos e depois extraído a média, baseado na metodologia utilizada por (Aguirre-Gutiérrez et al. 2017).

Os dados relacionados aos três períodos foram implementados e depois cortados usando a função "crop" do pacote "Raster (Hijmans 2017a), depois obtido as camadas médias entre os anos para PPT, Tmin e Tmax. Então, calculou-se as 19 variáveis bioclimáticas, com os dados mensais utilizando a função "biovars" do pacote dismo (Hijmans et al. 2017) no R. E logo depois, realizado teste de correlação entre as variáveis para exclusão das camadas que possuíam muita correspondência entre si (\leq 0.70), através do Script desenvolvido pelo Laboratório de Mastozoologia e Biogeografia da

Universidade Federal do Espírito Santo (Dalapicolla 2015) para que as variáveis muito correlacionadas não prejudicassem a estatísticos dos modelos (Segurado et al. 2006). As variáveis selecionadas para o estudo foram: Temperatura Média Anual (bio01), Oscilação Térmica Diária (bio02), Isotermalidade (bio03), Precipitação Anual (bio12) e Sazonalidade de Precipitação (bio15) (S1 Tab. 1). As variáveis (Precipitação da Estação Quente) e (Precipitação da Estação Fria) não foram levadas em consideração ao rodar os testes de correlação, pois essas variáveis se mostraram inadequadas em testes feitos anteriormente.

2.3 Modelagem de distribuição de espécies

Para analisar a distribuição espacial das espécies nos três períodos, foram construídos modelos de distribuição de espécies utilizando o pacote Biomod2 (Thuiller et al. 2016a) no R. Esse pacote disponibiliza várias ferramentas para construção e avaliação de modelos de distribuição de espécies, e entre os mais de dez algoritmos disponíveis no pacote, foram selecionados o MaxEnt (Phillips et al. 2006), por se mostrar um ótimo preditor da distribuição potencial em estudos que utilizam várias espécies e tamanhos amostrais diferentes (Aguirre-Gutiérrez et al. 2015; 2016) por ser um algoritmo que possui um excelente desempenho (Marmion et al. 2009) e GLM (McCullagh and Nelder 1989), por ser um dos algoritmos mais amplamente utilizados (Qiao et al. 2015) e por ser um algoritmo bastante confiável (Thuiller et al. 2003). Finalmente, os modelos gerados foram submetidos à uma abordagem que seleciona os melhores modelos pelos valores de AUC e faz um modelo "consenso" mais robusto. Esse modelo oferece previsões mais potentes para a distribuição potencial e realizada das espécies do que algoritmos únicos (Gregory et al. 2001; Thuiller 2004; Araújo and New 2007).

2.4 Análises de dados

Os valores de AUC (*Area Under Curve*) dos modelos, foram utilizados para estimar a acurácia dos modelos (Fielding et al. 1997). Os valores para essa métrica, variam de 0.5 a 1.0, na qual, quanto mais próximos de 1.0, melhores serão as previsões das áreas potenciais para ocorrência das espécies (**S2 Tab. 2.**).

Para calcular o deslocamento entre as áreas adequadas previstas pelos modelos, utilizados a distância entre os centroides dos dois períodos. Utilizamos a função rasterToPolygons do pacote raster (Hijmans 2017a) para vetorizar os modelos binários e as funções centroid (calcular o centroide) e distm (calcular a distância entre os dois pontos) do pacote geosphere (Hijmans 2017b) no software R (v3.5.1; http://cran.r-project.org). Posteriormente para a análise da amplitude e cálculo da porcentagem de ganho/perda de áreas adequadas entre os períodos, foi utilizado a função BIOMOD_RangeSize do pacote biomod2 (Thuiller et al. 2016b).

Segundo Willians et al. (2010), algumas características funcionais biológicas têm efeito especial sobre a distribuição das espécies de abelhas, e dentre elas o padrão de nidificação e socialidade. Para investigar se o padrão de nidificação (no solo vs. acima do solo) e manejo das espécies pela homem influência a susceptibilidade das populações a variáveis climática, utilizamos modelos de efeito misto lineares (LME), usando o pacote "nlme" do R (Bates et al. 2015). Para normalizar a variável de resposta (i.e., importância da variável ambiental) foi aplicada uma transformação logit.

Para avaliar se as alterações da área de distribuição ao longo do tempo dependem das características funcionais das espécies, usamos modelos lineares mistos. Tendo como ponto de partida um modelo contendo como termos fixos comparação temporal (TP1 vs.

TP2, atual vs. RCP26, atual vs. RCP 85), Nidificação (acima do solo vs. abaixo do solo), nível de sociabilidade (baixo ou nulo vs. alto), Tamanho e Manejo (sim vs. não) e todas as interações de duas vias, selecionou-se o modelo com menor Akaike Information Criterion ajustado para amostras pequenas (AICc). Para normalizar a variável dependente, a alteração da área de distribuição (razão entre período mais recente vs. período anterior) foi logaritmizada.

2.5 Mapas de riqueza e subtração das variáveis entre os tempos

Para entendermos quais eram as áreas que possuíam a maior concentração das espécies entre os períodos e posteriormente entender como o deslocamento das espécies se deu entre os períodos, fizemos mapas de riqueza de espécies somando os modelos binários das espécies (Aguirre-Gutiérrez et al. 2015). Esse processo foi aplicado para riqueza todas as espécies juntas (geral) nos dois períodos e nos dois cenários futuros e para as espécies pelo tipo de manejo, nível de socialidade e nidificação.

Para entender quais foram as mudanças na precipitação e temperatura durante as décadas estudadas, comparamos os resultados obtidos para essas variáveis subtraindo seus valores entre os diferentes períodos (Ex: Tempo2-Tempo1). Isso é possível porque essas variáveis são formadas por informações numéricas, que permitem a subtração entre os valores obtidos nesses diferentes períodos, dessa forma, os valores negativos obtidos representaram as áreas que ficaram mais frias ou menos chuvosas e, valores positivos indicam que a áreas ficaram mais quentes ou mais chuvosas (Fig. 1). Aplicamos esse método apenas para a Temperatura média anual e Precipitação anual.

3.0 RESULTADOS

3.1 Mudança do clima e riqueza entre os períodos de estudo: Passado (1960~1989) e presente (1990~2015)

Nossos resultados indicam que desde a década de 60, a temperatura em todo o território brasileiro aumentou. As regiões que apresentaram maior elevação da temperatura foram a norte, nordeste (em sua maior parte) e centro oeste, variando entre 1,3° C e 2 ° C. O litoral nordestino e a porção mais baixa da região norte foram as que apresentaram menor aumento da temperatura (< 1° C). Quanto a região Sul e Sudeste o aumento ficou próximo a 1° C. Em relação a precipitação, a região nordeste foi a que mais apresentou valores negativos, ou seja, desde a década de 60 o regime de chuvas nessa região diminuiu (mais de 200mm). Para o restante das regiões de forma geral, houve aumento na precipitação, no entanto, isso ocorreu em diferentes intensidades, variando entre poucos milímetros a mais de 400mm (**Fig. 1**).

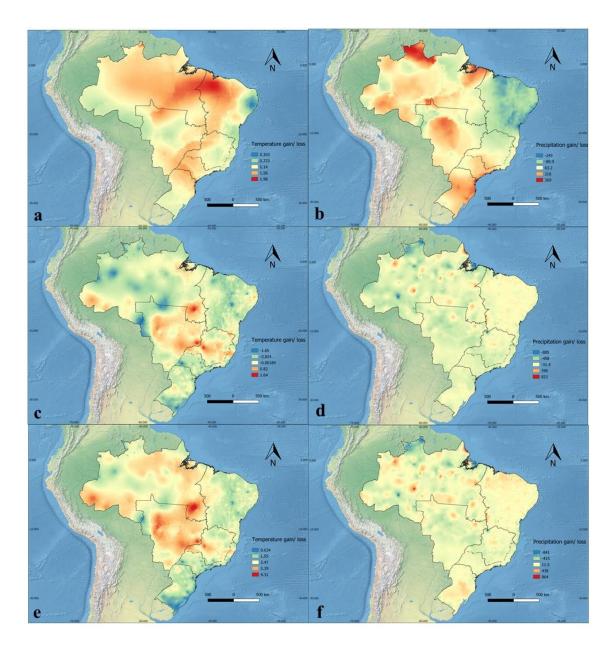


Fig. 1. Mapa de ganho/perda de precipitação e temperatura entres os tempos de estudo. Cores mais quentes representam áreas onde a precipitação ou a temperatura aumentou, já as cores mais frias representam áreas onde a precipitação ou temperatura diminuíram. (a) Variação da Temperatura entre o primeiro e segundo períodos (TP2-TP1); (b) Variação da Precipitação entre o primeiro e segundo períodos (TP2-TP1); (c) Variação da temperatura entre o presente e o cenário futuro otimista (RCP 2.6 -TP2); (d) Variação da Precipitação entre o presente e o cenário futuro otimista (RCP 2.6 -TP2); (e) Variação da temperatura entre o presente e o cenário futuro

pessimista (RCP 8.5 -TP2);(g) Variação da Precipitação entre o presente e o cenário futuro pessimista (RCP 8.5 -TP2).

Quanto à riqueza de espécies durante TP1, o maior número de espécies estava localizado entre as regiões Norte e algumas áreas da região Centro-oeste do país, em contraste com as regiões Nordeste e Sul onde a riqueza era muito baixa. No segundo período analisado a riqueza observada na região Norte diminuiu, e nas regiões Nordeste, Centro-oeste e Sudeste aumentou (**Fig. 2 a e b**).

Foi observado o deslocamento das espécies para o Cerrado e Mata Atlântica, principalmente para a região norte do país, como por exemplo *Trigona spinipes* (S14. Fig. 9 b), *Tetragonisca angustula* (S12. Fig. 7 j), e *Partamona helleri* (S11. Fig. 6 k). Para espécies apenas de Floresta Amazônica, a tendência de deslocamento foi para leste e sul, por exemplo, *Eulaema cingulata* (S10. Fig. 5 d), *Trigona branneri* (S13. Fig. 8 b), e *Trigona fulviventris* (S13. Fig. 8 f). Algumas espécies como *Euglossa cordata* e *Trigona branneri* apresentaram distribuições heterogêneas em todos cenários, sugerindo potencial fonte errônea de identificação, o que pode gerar erros de análise e interpretação em cascada (Bortolus 2008).

Também houve alteração da área adequada, com média de deslocamento de cerca de 564 kms (DP: 492 kms) e para a maioria das espécies com deslocamento em mais de 300 km (S3. Tab. 3), com aumento acentuado principalmente para espécies não sociais ou com baixo grau de socialidade (S8. Fig. 4). Para TP2, as áreas que apresentaram maiores riquezas também foram as que apresentaram menor aumento da temperatura a área prevista para a maioria das espécies ocorrerem também aumentou nesse período (Fig. 2 b; Fig. 1 a), isso é reflexo do aumento geral da área prevista para espécies ocorrerem (S4 Tab. 4).

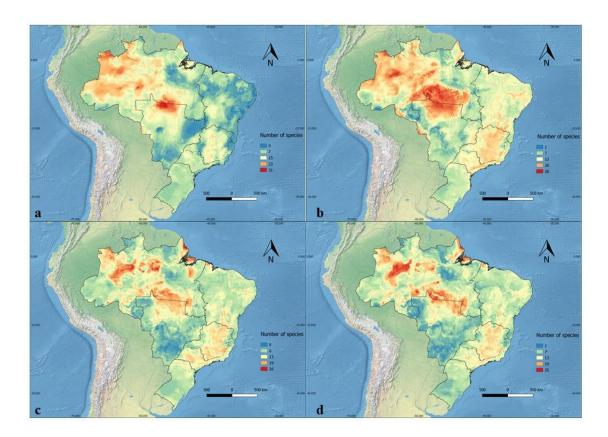


Fig.2. Mapas da riqueza das espécies gerado a partir dos modelos binários. Locais com cores mais quentes indicam que a riqueza é mais alta. (a) Mapa da riqueza das espécies para o primeiro período de estudo (1960~1989). (b) Mapa de riqueza de as espécies durante o segundo período de estudo (1990~2015). (c) Mapa da riqueza das espécies para o futuro (2050) no cenário mais otimista (RCP 2.6). (d) Mapa da riqueza das espécies para o futuro (2050) no cenário mais pessimista (RCP 8.5).

3.2 Mudança do clima e riqueza entre os períodos Presente (1990~2015) e Cenário futuro otimista (RCP 2.6)

A temperatura prevista para o RCP_26 é instável, variando entre -2° C e 1,5° C, em comparação com TP2, diferença de quase 3,5° C. Nos locais em que houve o aumento

de até 2° C durante TP2, apresentaram pouca ou nenhuma variação negativa no futuro, enquanto as áreas que possuíram mudanças mais acentuadas em TP2, apresentaram aumento em sua temperatura (**Fig. 1 b**). O mapa de riqueza para esse cenário mostra que a maioria das espécies se encontrava justamente na faixa, na qual, a temperatura diminuiu ou aumentou muito pouco, esse padrão foi comum ao segundo período (**Fig. 2 c**). Também está previsto diminuição das áreas adequadas para a maiorias das espécies de abelhas nesse cenário (**S4 Tab. 4**).

3.3 Mudança do clima e riqueza entre os períodos Presente (1990~2015) e cenário futuro pessimista (RCP 8.5)

Esse cenário prevê aumento expressivo na temperatura na maior parte do território brasileiro, sendo que em alguns destes locais o aumento chega até 4° C em relação ao segundo período (**Fig. 1 c**). A riqueza para esse cenário também é maior em áreas que apresentaram menor aumento na temperatura (**Fig. 2 d**). A precipitação nesse cenário é muito parecida com a do período anterior, o que demonstra uma precipitação variável na maior parte do território brasileiro (**Fig. 1 g**).

3.4 Riqueza das espécies relacionadas a suas características: manejo e nidificação

Para o primeiro período de estudo o padrão de riqueza para espécies de abelhas que são manejadas estava concentrada principalmente nas regiões Sudeste, Sul e Centrooeste, enquanto que as espécies não manejadas tiveram maior riqueza na região norte (Fig. 3 e).

No segundo período do estudo, a riqueza para as espécies manejadas continua concentrada nas regiões Sul, Sudeste e Centro-oeste, porém a área onde houve está concentração de espécies aumentou. Verificamos também que para as espécies manejadas os fatores que mais ganharam importância ao longo dos anos foram a precipitação (bio 12 e bio15) e temperatura média anual (bio01) (**Fig. 4; Fig. 3 b**). Para as espécies não manejadas verificamos que a sua maior riqueza estava localizada na região norte e persistiu durante o segundo período, no entanto, houve uma pequena redução. Em contra partida, para as demais regiões (sudeste, centro oeste e sul) a riqueza aumentou (**Fig. 3 f**). Para ambos cenários futuros a área da riqueza prevista para as espécies manejadas, voltará a diminuir em todo o Brasil, e a maioria dessas abelhas vai se concentrar na região sul e sudeste (**Fig. 3 c e d**).

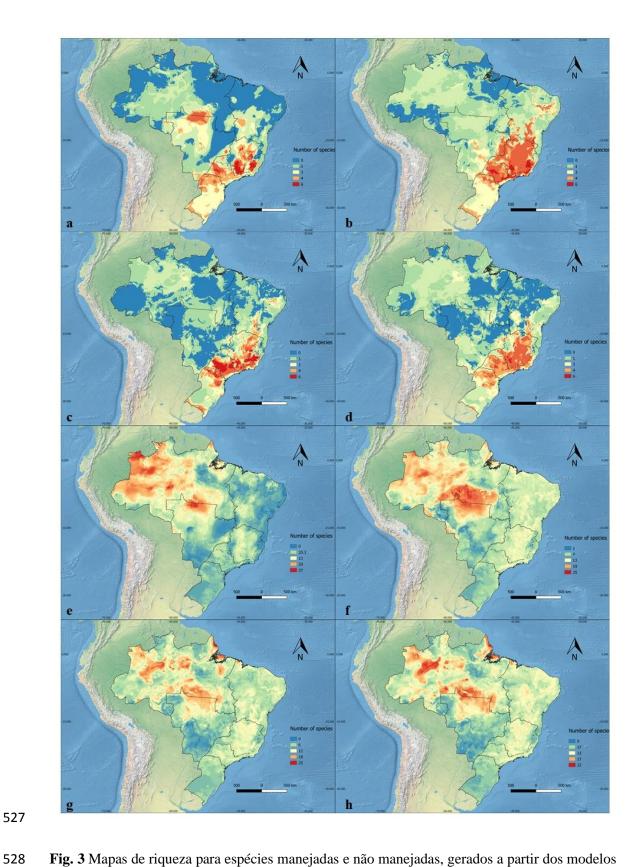


Fig. 3 Mapas de riqueza para espécies manejadas e não manejadas, gerados a partir dos modelos binários das espécies. (a) Riqueza das espécies manejadas durante o primeiro período de estudo

527

(1960~1989). (**b**) Riqueza das espécies no período 2 (1990~2019). (**c**) Riqueza prevista para as espécies manejadas para o futuro no cenário otimista (RCP 2.6). (**d**) Riqueza prevista para espécies manejadas para o futuro no cenário pessimista. (**e**) Riqueza das espécies não manejadas durante o primeiro período de estudo (1960~1989). (**f**) Riqueza das espécies não manejadas no período 2 (1990~2019). (**g**) Riqueza prevista para as espécies não manejadas para o futuro no cenário otimista (RCP 2.6). (**h**) Riqueza prevista para espécies não manejadas para o futuro no cenário pessimista (RCP 8.5).

No primeiro período a riqueza das espécies que nidificam no solo se concentram em três locais principais, na porção mais ao norte do país e nas regiões Sul e Sudeste (**Fig. 4 a**). enquanto que para as espécies que nidificam acima do solo, a riqueza estava localizada principalmente na região norte do país (**Fig. 4 e**).

No segundo período, as regiões Sul e Sudeste tiveram aumento na riqueza para espécies que nidificam no solo, enquanto a região norte diminuiu, sugerindo uma possível mudança na distribuição das espécies de abelhas (**Fig. 4 b**). Para espécies que nidificam acima do solo, no segundo período, a riqueza diminuiu para região Norte, mas aumentou para as regiões Nordeste, Sudeste e Centro-oeste, o que mostra que a distribuição das espécies foi deslocada em direção a região Sudeste do país (**Fig. 4 f**).

Para as espécies que nidificam no solo, ambos os cenários futuros apresentam diminuição da riqueza nas regiões Norte, Sul e Sudeste (**Fig. 4 e d**). Nas espécies que nidificam acima do solo a riqueza permaneceu semelhante ao segundo período, porém é notável a diminuição da área adequada para essas espécies (**Fig. 4 g e h**).

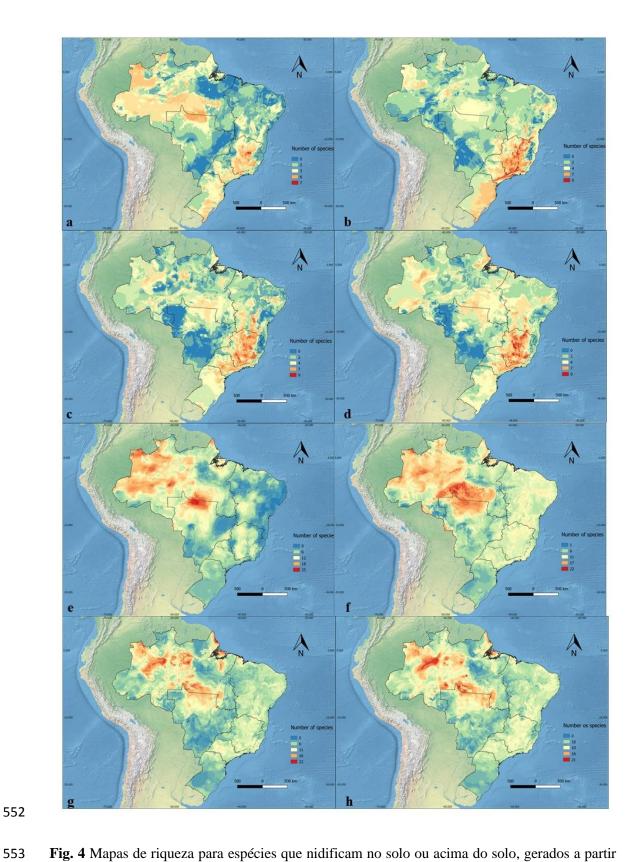


Fig. 4 Mapas de riqueza para espécies que nidificam no solo ou acima do solo, gerados a partir dos modelos binários das espécies. (a) Riqueza das espécies que nidificam no solo durante o

primeiro período de estudo (1960~1989). (b) Riqueza das espécies que fazem ninho no cão no período 2 (1990~2019). (c) Riqueza prevista para as espécies que nidificam no chão para o futuro no cenário otimista (RCP 2.6). (d) Riqueza prevista para espécies que fazem ninho no chão para o futuro no cenário pessimista. (e) Riqueza das espécies que fazem ninho acima do solo durante o primeiro período de estudo (1960~1989). (f) Riqueza das espécies que nidificam acima do solo no período 2 (1990~2019). (g) Riqueza prevista para as espécies que nidificam acima do chão para o futuro no cenário otimista (RCP 2.6). (h) Riqueza prevista para espécies que nidificam acima do chão para o futuro no cenário pessimista (RCP 8.5);

4. 0 DISCUSSÃO

Segundo Marengo Ornisi (2007), as áreas brasileiras que apresentam maior vulnerabilidade às mudanças climáticas são as regiões que compreendem a Amazônia e o Nordeste brasileiro, principalmente para cenários futuros. Nossos resultados indicam que desde a década de 60 até 2015, o norte da Amazônia e parte do Centro Oeste tiveram aumento da precipitação, além da região Sul, corroborando com os valores indicados por Marengo (2008) e parte da região sudeste como mostra Haylock et al. (2006). Para o futuro nossas projeções mostram aumento no regime de chuvas para várias regiões principalmente para o cenário pessimista e, esse aumento de precipitação tende a continuar para os cenários futuros ainda maiores (Tebaldi et al., 2008).

Quanto a diferenciação no padrão de riqueza das espécies dentre os períodos, foi observado uma concentração da riqueza na região Sudeste, região em que houve menor aumento de temperatura, porém aumento de precipitação. Observamos também que a riqueza de espécies no geral tende a acompanhar as áreas que apresentaram diminuição ou pouco aumento na temperatura entre os períodos estudados. Esse padrão foi observado

tanto no período que representa o presente (1990~2019), quanto para os dois cenários no futuros e pode indicar que as áreas que apresentaram maior aumento na temperatura se tornaram inadequadas para a ocorrência das espécies, fazendo com que sua distribuição se concentre em faixas menos críticas. Esse aumento na temperatura pode explicar o a diminuição na área potencial para grande parte das espécies nos períodos futuros previstos, ressaltando que as condições extremas da temperatura podem afetar negativamente a persistência dessas espécies no futuro, uma vez que condições meteorológicas tem influência direta nas abelhas (Eickwort and Ginsberg 2003; Lister and Garcia 2018). Não há trabalhos comparativos com abelhas, ou outros insetos, avaliando o padrão de deslocamento da riqueza em um contexto de Brasil ou região Neotropical, porém Aguiar et al. (2016) observou um deslocamento na riqueza e distribuição das espécies de morcegos do Cerrado também na direção sudeste.

As alterações na área de distribuição potencial prevista para as espécies de abelhas sem ferrão que se distribuem no Brasil, tiveram uma tendência de deslocamento da maioria das espécies para as regiões Sul e Sudeste. Quando comparado o período passado ao presente, nossos resultados apontam que a área adequada para a maioria das espécies de abelhas aumentou, entretanto, isso não implica na ampliação das populações ou persistência das espécies, uma vez que, nossos modelos foram baseados apenas em variáveis climáticas, não considerando interações bióticas, barreiras geográficas e o crescente desmatamento e fragmentação de habitats, que possuem influência direta nesses seres vivos (Thomas et al. 2004; Williams et al. 2008; Kuhlmann et al. 2012; Hannah et al. 2013).

Algumas espécies de abelhas estudadas apresentaram aumento da área de distribuição adequada para os dois cenários futuros, como é o caso de *Paratrigona*

subnuda, Partamona testacea e Trigona guianae. O aumento na distribuição por efeito da mudança climática também já foi observado em outras espécies de abelhas, como o caso de Centris sponsa (Giannini et al. 2012). De fato, há evidências de que algumas espécies podem até mesmo responder positivamente (por exemplo, ampliando suas faixas) à elevação da temperatura ou altas concentrações de CO2 que são esperadas nos próximos anos (Bellard et al. 2012).

A amplitude de deslocamento para a maioria das espécies foi bem variável, com espécies como *Schwarziana quadripunctata*, *Melipona seminigra* e *Tetragona goettei* com deslocamento de 20 km até 40 km, e espécies com o deslocamento muito grande, como é o caso de *Trigona spinipes*, *Melipona grandis* e *Trigona pallens* que apresentam deslocamento maior do que 1000 km. A sensibilidade diferencial das espécies ao efeito da mudança climática já é esperada devido a distintas áreas originais de ocorrência e por características biológicas distintas. O reconhecimento de histórias evolutivas e características biológicas comuns representam potenciais caminhos para desvendar a sensibilidade diferencial destas espécies (Willians et al. 2010).

Em comparação à distribuição potencial prevista para o passado com a do presente, no geral, vemos que a distribuição das espécies que possuem distribuição associada ao Cerrado e Mata Atlântica, tenderam a ter deslocamento principalmente para região Norte do país. Já para as espécies que apresentam distribuição para a Floresta Amazônica a distribuição tendeu a ser mais para o leste e sul, comportamento também relatado para *Aglae caerulea*, uma espécie típica de Floresta Amazônica que teve a distribuição prevista deslocada mais para região sul do país provavelmente através das matas de galerias (Silva et al. 2014). Somente uma espécie implementada no presente estudo é endêmica da Caatinga, *Partamona seridoensis*, e comparando com modelagens

para outra espécie de abelha sem ferrão da Caatinga, *Melipona subnitida*, podemos observar que para a primeira houve uma redução ampla de mais de 30% em relação a área original, enquanto que para a espécie *Melipona subnitida* e *Centris hiptidis* não houveram reduções muito significativas (Gianinni et al., 2012, 2017). Outras espécies endêmicas da Caatinga devem ser avaliadas a fim de validar um potencial padrão de diminuição da área de vida destas espécies.

Nossos resultados não indicam uma resposta comum entre as espécies do mesmo bioma, com grande variação mesmo dentro do mesmo gênero. Ao analisar a distribuição potencial dentre espécies de abelhas afins filogeneticamente, comparando grupos de Mata Atlântica e Floresta Amazônica, Silva et al. (2014) observaram uma resposta diferencial entre as espécies de abelhas irmãs de cada bioma, sugerindo que a área potencial não se sobrepõe. Marini et al. (2009) sugere que espécies de áreas abertas como savanas podem ser menos afetadas pelas mudanças climáticas que espécies florestais. A fim de avaliar o efeito diferencial das mudanças climáticas sobre as espécies endêmicas de cada bioma, uma análise pormenorizada deve ser realizada para avaliar os valores de cada conjunto endêmico, tão quanto uma análise entre os gêneros e dentro dos gêneros.

Para os dois cenários futuros (2050), identificamos a diminuição na distribuição potencial para a maioria das espécies. Giannini e colaboradores (2012), observaram também redução, com valores de até 25% na ocorrência projetada para nove das dez espécies de abelhas analisadas, com um leve deslocamento na distribuição das espécies de *Melipona* endêmicas da Mata Atlântica. Diminuição significativa também foi observado para *Bombus bellicosus* e que observou-se que as áreas climaticamente adequadas recuaram mais para o sul (Martins et al. 2015). Em escala global, o deslocamento de vários táxons em direção aos polos pode implicar em sérios prejuízos

para a diversidade de espécies, pois o fluxo de espécies em direção a essas regiões pode acarretar invasões e extinções, respectivamente (Jones and Cheung 2015).

Alguns trabalhos como Willmer (2012) e Pecl e colaboradores (2017), citam as mudanças climáticas como umas das principal causas das alterações na distribuição potencial das espécies e também pode ser associado como mecanismo causador de extinções em um futuro próximo (Burns et al. 2003; Thomas et al. 2004), porém a sensibilidade fisiológica dos indivíduos à essas mudanças, são fatores muito importantes a serem considerados (Pörtner and Peck 2010; Scott and Johnston 2012).

Através da comparação do hábito solitário e social foi possível observar uma significativa diferença na resposta das áreas de distribuição, com as abelhas solitárias com uma maior redução. Gianinni et al. (2012) ao avaliar também um conjunto de 10 espécies de abelhas, observou efeito diferenciado das mudanças climáticas sobre espécies de abelhas solitárias, sendo as seis espécies solitárias com redução menor que duas das espécies sociais.

Várias espécies de abelhas sem ferrão apresentam necessidades de ambientais específicas, como a disponibilidade de árvores com grandes ocos para nidificação (Roubik 1983; Batista et al. 2003; Michener 2007; Vergara et al. 2016), como é o caso da maioria das espécies do gênero *Melipona* (Roubik 1983), o que explica a maior riqueza das abelhas sem ferrão que nidifica acima do solo está localizada na região Norte do Brasil durante os períodos passado, presente e nos dois cenários futuros, o que sugere uma dependência de ambientes florestados. No entanto, para as espécies que nidificam no solo a tendência foi para o sul e sudeste, sendo inicialmente durante o primeiro período (1960~1990) a riqueza estava concentrada nas regiões norte, sudeste e sul de maneira

semelhante, provavelmente por ter mais tolerância a ambientes não florestados. Williams et al. (2010) também observou uma tolerância maior das espécies que nidificam no solo a ambientes não florestados.

5.0 CONSIDERAÇÕES FINAIS

As áreas com menor redução de temperatura no sul e sudeste foram as que tiveram deslocamento da riqueza de espécies e potencialmente representam refúgios. Através da comparação do período pretérito (1960-1989) com o período presente, foi possível observar grande deslocamento de áreas adequadas para a maioria das espécies de abelhas, além de diminuição das áreas potenciais destas abelhas no futuro (2050). A concentração da riqueza das espécies tendeu a seguir áreas com menores aumentos de temperatura, isso para o presente e nos dois cenários futuros. As espécies sociais aparentemente também são menos susceptíveis as mudanças climáticas, em comparação com abelhas com hábitos solitários ou com baixa socialidade.

Desta forma, nosso estudo destaca o valor dos registros históricos como um recurso de pesquisa que pode ser usado para informar o manejo das paisagens para conservar a biodiversidade. Os dados aqui apresentados amparam estudos futuros sobre os impactos do clima para populações de abelhas e sugerem a necessidade da aplicação desses conhecimentos para técnicas de conversação e manejo a fim de garantir a conservação destas espécies.

REFERÊNCIAS

- Adger N, Pramod A, Agrawala S, Alcamo J, Yohe G (2007) Climate Change 2007:

 Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the

 Intergovernmental Panel on Climate Change Fourth Assessment Report. Summ

 Policymakers 1–23. doi: 10.1256/004316502320517344
- Aguiar LMS, Bernard E, Ribeiro V, Machado RB, Jones G (2016) Should I stay or should I go? Climate change effects on the future of Neotropical savannah bats.

 Glob Ecol Conserv 5:22–33. doi: 10.1016/j.gecco.2015.11.011
- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. Ecol Lett 9:968–980. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x
- Aguirre-Gutiérrez J, van Treuren R, Hoekstra R, van Hintum TJL (2017) Crop wild relatives range shifts and conservation in Europe under climate change. Divers Distrib 23:739–750. doi: 10.1111/ddi.12573
- Aguirre-Gutiérrez J, Kissling WD, Carvalheiro LG, WallisDevries MF, Franzén M, Biesmeijer JC (2016) Functional traits help to explain half-century long shifts in pollinator distributions. Sci Rep 6:24451 . doi: 10.1038/srep24451
- Aguirre-Gutiérrez J, Serna-Chavez HM, Villalobos-Arambula AR, Pérez de la Rosa JA, Raes N (2015) Similar but not equivalent: Ecological niche comparison across closely-related Mexican white pines. Divers Distrib 21:245–257. doi: 10.1111/ddi.12268
- Albritton DL, Haywood JM, Jayaraman Joanna I. House, Quéré Fortunat Joos, Meira-Filho Luis J. Mata, Nyenzi John F. B. Mitchell, Ramaswamy Joyce E. Penner

- SPMPICPVMO, Stocker Thomas F. SS, Zillman J, Baede APM, Stone JMR, Stouffer RJ, Trenberth KE, Wang M-X, Watson RT, Yap KS, Ramirez-Rojas A, Raper SCB, Salinger MJ, Scholes RJ, Church JA, Cubasch U, Xiaosu D, Ehhalt DH, Folland CK, Giorgi F, Gregory JM, Griggs DJ, Hewitson B (2007) Summary for Policymakers. 1–20
- Araújo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. Trends Ecol Evol 22:42–47 . doi: 10.1016/j.tree.2006.09.010
- Ashman T-L, Knight TM, Steets JA, Amarasekare P, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mazer SJ, Mitchell RJ, Morgan MT, Wilson WG (2004)

 POLLEN LIMITATION OF PLANT REPRODUCTION: ecological and evolutionary causes and consequences. Ecology 85:2408–2421
- Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JEG, Harrington R, Hartley S, Jones TH, Lindroth RL, Press MC, Symrnioudis I, Watt AD, Whittaker JB (2002) Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. Glob Chang Biol 8:1–16. doi: 10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models
 Using {lme4}. J Stat Softw 67:1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Batista MA, Ramalho M, Soares AEE (2003) Nesting sites and abundance of

 Meliponini (Hymenoptera: Apidae) in heterogeneous habitats of the Atlantic Rain

 Forest, Bahia, Brazil. Lundiana 4:19–23
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. Ecol Lett 15:365–377. doi:

- 10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Blaustein AR, Walls SC, Bancroft BA, Lawler JJ, Searle CL, Gervasi SS (2010) Direct and indirect effects of climate change on amphibian populations. Diversity 2:281–313. doi: 10.3390/d2020281
- Bortolus A (2008) Error Cascades in the Biological Sciences: The Unwanted Consequences of Using Bad Taxonomy in Ecology. 114–118
- Burns CE, Johnston KM, Schmitz OJ (2003) Global climate change and mammalian species diversity in U.S. national parks. Proc Natl Acad Sci 100:11474–11477. doi: 10.1073/pnas.1635115100
- Camargo JMF, Pedro MSR (1992) Systematics, phylogeny and biogeography of the Meliponinae (Hymenoptera, Apidae): a mini-review. Apidologie 23:509–522. doi: 10.1051/apido:19920603
- Cotton PA (2003) Avian migration phenology and global climate change. Proc Natl Acad Sci 100:12219–12222. doi: 10.1073/pnas.1930548100
- D. Michener C (2013) The Meliponini. In: Pot-Honey: A Legacy of Stingless Bees. pp 3–17
- Dalapicolla J (2015) tutorial de modelos de distribuição de espécies : guia prático usando o maxent e o arcgis 10 LaMaB : Laboratório de Mastozoologia e Biogeografia Departamento de Ciências Biológicas
- Dos Santos CF, Acosta AL, Nunes-Silva P, Saraiva AM, Blochtein B (2015) Climate warming may threaten reproductive diapause of a highly eusocial bee. Environ Entomol 44:1172–1181. doi: 10.1093/ee/nvv064

- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns LO, Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns L (2000) Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. 289:2068–2074
- Eickwort GC, Ginsberg HS (2003) Foraging and Mating Behavior in Apoidea. Annu Rev Entomol 25:421–446 . doi: 10.1146/annurev.en.25.010180.002225
- Ester Judith Slaa, Luis Alejandro Sánchez Chaves, Katia Sampaio Malagodi-Braga, Frouke Elisabeth Hofstede (2006) Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. Apidologie 37:293–315. doi: 10.1051/apido:2006022
- Fischer H, Meissner KJ, Mix AC, Abram NJ, Austermann J, Brovkin V, Capron E, Colombaroli D, Daniau AL, Dyez KA, Felis T, Finkelstein SA, Jaccard SL, McClymont EL, Rovere A, Sutter J, Wolff EW, Affolter S, Bakker P, Ballesteros-Cánovas JA, Barbante C, Caley T, Carlson AE, Churakova O, Cortese G, Cumming BF, Davis BAS, De Vernal A, Emile-Geay J, Fritz SC, Gierz P, Gottschalk J, Holloway MD, Joos F, Kucera M, Loutre MF, Lunt DJ, Marcisz K, Marlon JR, Martinez P, Masson-Delmotte V, Nehrbass-Ahles C, Otto-Bliesner BL, Raible CC, Risebrobakken B, Sánchez Goñi MF, Arrigo JS, Sarnthein M, Sjolte J, Valdes PJ (2018) Palaeoclimate constraints on the impact of 2 °c anthropogenic warming and beyond. Nat Geosci 11:474–485 . doi: 10.1038/s41561-018-0146-0
- Fielding AH, Bell JF, Fielding AH, Bell JF (1997) FIELDING, Alan H.; BELL, John F.

 A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation

 presence/absence models. Environ Conserv 24:38–49
- Giannini TC, Acosta AL, Garófalo CA, Saraiva AM, Alves-dos-Santos I, Imperatriz-Fonseca VL (2012) Pollination services at risk: Bee habitats will decrease owing to

- climate change in Brazil. Ecol Modell 244:127–131 . doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.06.035
- Giannini TC, Boff S, Cordeiro GD, Cartolano EA, Veiga AK, Imperatriz-Fonseca VL, Saraiva AM (2015) Crop pollinators in Brazil: a review of reported interactions.

 Apidologie 46:209–223. doi: 10.1007/s13592-014-0316-z
- Giannini TC, Maia-Silva C, Acosta AL, Jaffé R, Carvalho AT, Martins CF, Zanella FCV, Carvalho CAL, Hrncir M, Saraiva AM, Siqueira JO, Imperatriz-Fonseca VL (2017) Protecting a managed bee pollinator against climate change: strategies for an area with extreme climatic conditions and socioeconomic vulnerability.

 Apidologie 48:784–794. doi: 10.1007/s13592-017-0523-5
- González-Varo JP, Biesmeijer JC, Bommarco R, Potts SG, Schweiger O, Smith HG, Steffan-Dewenter I, Szentgyörgyi H, Woyciechowski M, Vilà M (2013) Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. Trends Ecol Evol 28:524–530 . doi: 10.1016/j.tree.2013.05.008
- Gordo O, Brotons L, Ferrer X, Comas P (2005) Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds? Glob Chang Biol 11:12–21. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00875.x
- Gordo O, Sanz JJ (2006) Temporal trends in phenology of the honey bee Apis mellifera (L.) and the small white Pieris rapae (L.) in the Iberian Peninsula (1952-2004). Ecol Entomol 31:261–268. doi: 10.1111/j.1365-2311.2006.00787.x
- Grabherr G, Gottfried M, Pauli H (1994) Climate effects on mountain plants. Nature 369:448. doi: 10.1038/369448a0

- Graham CH, Moritz C, Williams SE (2006) Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. Proc Natl Acad Sci 103:632–636. doi: 10.1073/pnas.0505754103
- Gregory AW, Smith GW, Yetman J (2001) Testing for Forecast Consensus. J Bus Econ Stat 19:34–43 . doi: 10.1198/07350010152472599
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. Ecol Lett 8:993–1009. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
- Hannah L, Ikegami M, Hole DG, Seo C, Butchart SHM, Peterson AT, Roehrdanz PR (2013) Global Climate Change Adaptation Priorities for Biodiversity and Food Security. PLoS One 8: . doi: 10.1371/journal.pone.0072590
- Haylock MR, Peterson TC, Alves ML, Ambrizzi T, Anunciação YMT, Baez J, Barros VR, Berlato MA, Bidegain M, Coronel G, Corradi V, Garcia VJ, Grimm AM, Karoly D, Marengo JA, Marino MB, Moncunill DF, Nechet D, Quintana J, Rabello E, Rusticucci M, Santos JL, Trebejo I, Vicent LA (2006) Trends in Total and Extreme South American Rainfall in 1960 2000 and Links with. 1490–1512
- Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes A-L, Totland Ø (2009) How does climate warming affect plant-pollinator interactions? Ecol Lett 12:184–195 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x
- Hijmans RJ (2017a) raster: Geographic Data Analysis and Modeling
- Hijmans RJ (2017b) geosphere: Spherical Trigonometry
- Hijmans RJ, Phillips S, Leathwick J, Elith J (2017) dismo: Species Distribution Modeling

- Hill JK, Thomas CD, Fox R, Telfer MG, Willis SG, Asher J, Huntley B (2002)

 Responses of butterflies to twentieth century climate warming: Implications for future ranges. Proc R Soc B Biol Sci 269:2163–2171 . doi: 10.1098/rspb.2002.2134
- Hitch AT, Leberg PL (2007) Breeding distributions of North American bird species moving north as a result of climate change. Conserv Biol 21:534–539 . doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00609.x
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. Mar Freshw Res 50:839–866. doi: 10.1071/MF99078
- Houghton R, L Hackler J (2001) Carbon Flux to the Atmosphere From Land-Use

 Changes: 1850 to 1990. Carbon Dioxide Inf Anal Cent Environ Sci Div Oak

 Ridge Natl Lab. doi: 10.2172/775411
- Hugall A, Moritz C, Moussalli A, Stanisic J (2002) Reconciling paleodistribution
 models and comparative phylogeography in the Wet Tropics rainforest land snail
 Gnarosophia bellendenkerensis (Brazier 1875). Proc Natl Acad Sci 99:6112–6117.
 doi: 10.1073/pnas.092538699
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends Ecol Evol 15:56–61. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01764-4
- Jaffé R, Dietemann V, Allsopp MH, Costa C, Crewe RM, Dall'olio R, de la Rúa P, Elniweiri MAA, Fries I, Kezic N, Meusel MS, Paxton RJ, Shaibi T, Stolle E, Moritz RFA (2010) Estimating the Density of Honeybee Colonies across Their Natural Range to Fill the Gap in Pollinator Decline Censuses. Conserv Biol 24:583–593. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01331.x

- Jones MC, Cheung WWL (2015) on Global Marine Biodiversity. 72:741–752
- Keith DA, Mahony M, Hines H, Elith J, Regan TJ, Baumgartner JB, Hunter D, Heard GW, Mitchell NJ, Parris KM, Penman T, Scheele B, Simpson CC, Tingley R, Tracy CR, West M, Akçakaya HR (2014) Detecting extinction risk from climate change by IUCN red list criteria. Conserv Biol 28:810–819. doi: 10.1111/cobi.12234
- Klanderud K, Birks HJB (2003) Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. The Holocene 13:1–6 . doi: 10.1191/0959683603hl589ft
- Klein A-M, Cunningham SA, Tscharntke T, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Kremen C (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. Proc R Soc B Biol Sci 274:303–313. doi: 10.1098/rspb.2006.3721
- Kremen C, Potts SG, Klein A-M, Minckley R, Ricketts TH, Gemmill-Herren B,
 Winfree R, Williams NM, Vázquez DP, Regetz J, Steffan-Dewenter I, Aizen MA,
 Roulston T, Packer L, LeBuhn G, Greenleaf SS, Keitt TH, Crone EE, Adams L
 (2007) Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a
 conceptual framework for the effects of land-use change. Ecol Lett 10:299–314.
 doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x
- Kremen C, Williams NM, Thorp RW (2002) Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. Proc Natl Acad Sci 99:16812–16816 . doi: 10.1073/pnas.262413599

- Kuhlmann M, Guo D, Veldtman R, Donaldson J (2012) Consequences of warming up a hotspot: species range shifts within a centre of bee diversity. Divers Distrib 18:885–897. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00877.x
- Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, De Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science (80-) 320:1768–1771. doi: 10.1126/science.1156831
- Lister BC, Garcia A (2018) Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. Proc Natl Acad Sci 115:E10397--E10406 . doi: 10.1073/pnas.1722477115
- Lopes M, Ferreira JB, Santos G (2005) Abelhas sem-ferrão : a biodiversidade invisível.

 Agriculturas 2:7–9
- Marengo J, Nobre CA, Tomasella J, Cardoso M, D Oyama M (2008) Hydro-climate and ecological behaviour of the drought of Amazonia in 2005. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 363:1773–1778. doi: 10.1098/rstb.2007.0015
- Marengo JA (2007) Mudanças Climáticas Globais e seus Efeitos sobre a Biodiversidade Caracterização do Clima Atual e Definição das Alterações Climáticas para o Território Brasileiro ao Longo do Século XXI
- Marini MÂ, Barbet-Massin M, Lopes LE, Jiguet F (2009) Predicted Climate-Driven

 Bird Distribution Changes and Forecasted Conservation Conflicts in a Neotropical

 Savanna. Conserv Biol 23:1558–1567. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01258.x
- Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. Divers Distrib 15:59–69. doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00491.x

- Martins AC, Silva DP, De Marco P, Melo GAR (2015) Species conservation under future climate change: the case of Bombus bellicosus, a potentially threatened South American bumblebee species. J Insect Conserv 19:33–43. doi: 10.1007/s10841-014-9740-7
- McCarty JP (2001) Ecological Consequences of Recent Climate Change. Conserv Biol 15:320–331. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.015002320.x
- McCullagh P, Nelder JA (1989) Glmbook.Pdf. 1-511
- Menéndez R, Gonza A, Hill JK, Braschler B, Willis SG, Collingham Y, Fox R, Roy DB, Thomas CD (2006) Species richness changes lag behind climate change. 1465–1470 . doi: 10.1098/rspb.2006.3484
- Michener CD (2007) The Bees Of The Word
- Miller-Rushing AJ, Primack RB, Primack D, Mukunda S (2006) Photographs and herbarium specimens as tools to document phenological changes in response to global warming. Am J Bot 93:1667–1674. doi: 10.3732/ajb.93.11.1667
- Moritz C, Agudo R (2013) The Future of Species Under Climate Change: Resilience or Decline? Science (80-) 341:504–508 . doi: 10.1126/science.1237190
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos 120:321–326. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- Parmesan C (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change.

 Annu Rev Ecol Evol Syst 37:637–669 . doi:

 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100

- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421:37–42. doi: 10.1038/nature01286
- Pearson R, Dawson T (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Glob Ecol Biogeogr 12:361–371
- Pecl GT, Araújo MB, Bell JD, Blanchard J, Bonebrake TC, Chen I-C, Clark TD, Colwell RK, Danielsen F, Eveng\r ard B, Falconi L, Ferrier S, Frusher S, Garcia RA, Griffis RB, Hobday AJ, Janion-Scheepers C, Jarzyna MA, Jennings S, Lenoir J, Linnetved HI, Martin VY, McCormack PC, McDonald J, Mitchell NJ, Mustonen T, Pandolfi JM, Pettorelli N, Popova E, Robinson SA, Scheffers BR, Shaw JD, Sorte CJB, Strugnell JM, Sunday JM, Tuanmu M-N, Vergés A, Villanueva C, Wernberg T, Wapstra E, Williams SE (2017) Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. Science (80-) 355: . doi:
- Pedro DMSR (2014) The stingless bee fauna in Brazil (Hymenoptera: Apidae). Sociobiology 61:348–354. doi: 10.13102/sociobiology.v61i4.348-354

10.1126/science.aai9214

- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds john D (2005) Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. Science (80-) 308:1912–1915. doi: 10.1126/science.1111322
- Peterson AT (2016) Predicting Species 'Geographic Distributions Based on Ecological Niche Modeling. 103:599–605

- Peterson AT, Shaw J (2003) Lutzomyia vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: Ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. Int J Parasitol 33:919–931. doi: 10.1016/S0020-7519(03)00094-8
- Phillips SB, Aneja VP, Kang D, Arya SP (2006) Modelling and analysis of the atmospheric nitrogen deposition in North Carolina. Int J Glob Environ Issues 6:231–252. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Pielke RA, Marland G, Betts RA, Chase TN, Eastman JL, Niles JO, Niyogi D d. S, Running SW (2002) The influence of land-use change and landscape dynamics on the climate system: relevance to climate-change policy beyond the radiative effect of greenhouse gases. Philos Trans R Soc A Math Phys Eng Sci 360:1705–1719. doi: 10.1098/rsta.2002.1027
- Pörtner HO, Peck MA (2010) Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. J Fish Biol 77:1745–1779 . doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x
- Qiao H, Soberón J, Peterson AT (2015) No silver bullets in correlative ecological niche modelling: Insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. Methods Ecol Evol 6:1126–1136. doi: 10.1111/2041-210X.12397
- Quéré C Le, Andrew RM, Friedlingstein P, Sitch S, Hauck J, Pongratz J, Pickers PA, Korsbakken JI, Peters GP, Canadell JG (2018) Global Carbon Budget 2018. 2141–2194
- Rafferty NE (2017) Effects of global change on insect pollinators: multiple drivers lead to novel communities. Curr Opin Insect Sci 23:22–27 . doi: 10.1016/j.cois.2017.06.009

- Ricketts TH, Daily GC, Ehrlich PR, Michener CD (2004) ic value of tropical forest to coffee production. Proc Natl Acad Sci 101:12579–12582
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003)

 Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature 421:57–60.

 doi: 10.1142/9781848162044_0011
- Roubik DW (1983) Nest and Colony Characteristics of Stingless Bees from Panamá (
 Hymenoptera: Apidae) Author (s): David W. Roubik Source: Journal of the
 Kansas Entomological Society, Vol. 56, No. 3 (Jul., 1983), pp. 327-355
 Published by: Allen Press on beha. 56:327–355
- Roy DB, Sparks TH (2000) Phenology of British butterflies and climate change. Glob Chang Biol 6:407–416. doi: 10.1046/j.1365-2486.2000.00322.x
- Saraiva AM, Acosta AL, Giannini TC, Carvalho CAL, Alves RMO, Drummond MS, Blochtein B, Witter S, Alves-Dos-Santos I, Imperatriz-Fonseca VL (2012)

 Influência das alterações climáticas sobre a distribuição de algumas espécies de Melipona no Brasil. Polinizadores no Bras Contrib e Perspect para a Biodiversidade, Uso Sustentável, Conserv e Serviços Ambient 349–359
- Scott GR, Johnston IA (2012) Temperature during embryonic development has persistent effects on thermal acclimation capacity in zebrafish. Proc Natl Acad Sci 109:14247–14252. doi: 10.1073/pnas.1205012109
- Segurado P, Araújo MB, Kunin WE (2006) Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. J Appl Ecol 43:433–444. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01162.x

- Sodhi NS, Brook BW, Bradshaw CJA (2009) Causes and Consequences of Species Extinctions. Princet Guid to Ecol 1:514–520. doi: 10.1515/9781400833023.514
- Steffen W, Rockström J, Richardson K, Lenton TM, Folke C, Liverman D, Summerhayes CP, Barnosky AD, Cornell SE, Crucifix M, Donges JF, Fetzer I, Lade SJ, Scheffer M, Winkelmann R, Schellnhuber HJ (2018) Trajectories of the Earth System in the Anthropocene. Proc Natl Acad Sci 115:8252–8259. doi: 10.1073/pnas.1810141115
- Stenseth NC, Post E, Reid PC, Planque B, Ottersen G, Belgrano A (2003) Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. Oecologia 128:1–14. doi: 10.1007/s004420100655
- Tebaldi C, Hayhoe K (2007) Going to the extremes. 233–234 . doi: 10.1007/s10584-007-9247-2
- Teixeira KO (2013) DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DAS SUBESPÉCIES DE Melipona quadrifasciata Lepeletier, 1836, NO BRASIL EM RELAÇÃO ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS. 87. doi: http://dx.doi.org/10.1097/TP.0b013e31822d08c1
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, Ferreira De Siqueira M, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, Van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Phillips OL, Williams SE (2004) Extinction risk from climate change. Nature 427:145–148. doi: 10.1038/nature02121
- Thomas CD, Lennon JJ (1999) Birds extend their ranges northwards. Nature 399:213. doi: 10.1038/20335

- Thuiller W (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. Glob Chang Biol 10:2020–2027. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00859.x
- Thuiller W, Araújo MB, Lavorel S (2003) Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. J Veg Sci 14:669–680. doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02199.x
- Thuiller W, Georges D, Engler R, Breiner F (2016a) biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling
- Thuiller W, Georges D, Engler R, Breiner F (2016b) biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling
- Vergara CB, Villa AL, Nates GP (2016) Nidificación de meliponinos

 (Hymenoptera: Apidae) de la region central de colombia. Rev Biol Trop 34:181–

 184
- Visser ME, Both C (2005) Shifts in phenology due to global climate change: The need for a yardstick. Proc R Soc B Biol Sci 272:2561–2569. doi: 10.1098/rspb.2005.3356
- Walther G, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J, I OH, Bairlein F (2002) < Walther_etal_2002_Nature_phenology.pdf>. 389–395 . doi: 10.1038/416389a
- Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, Eds. (2001) "Fingerprints" of Climate Change:

 Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges; [proceedings of the International

 Conference" Fingerprints" for Climate Change: Adapted Behaviour and Shifting

 Species Ranges, Held February 23-25, 2001, at Ascona, Switzerlan. Sci Bus Media

- Warren DL, Seifert SN (2011) Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. Ecol Appl 21:335–342
- Warren MS, Hill JK, Thomas JA, Asher J, Fox R, Huntley B, Roy DB, Telfer MG, Jeffcoate S, Harding P, Jeffcoate G, Willis SG, Greatorex-Davies JN, Moss D, Thomas CD (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. Nature 414:65–69. doi: 10.1038/35102054
- Warren RJ, Bradford MA (2014) Mutualism fails when climate response differs between interacting species. Glob Chang Biol 20:466–474 . doi: 10.1111/gcb.12407
- Watson JEM (2014) Human Responses to Climate Change will Seriously Impact
 Biodiversity Conservation: It's Time We Start Planning for Them. Conserv Lett
 7:1–2. doi: 10.1111/conl.12083
- Williams NM, Crone EE, Roulston TH, Minckley RL, Packer L, Potts SG (2010)

 Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. Biol Conserv 143:2280–2291. doi: 10.1016/j.biocon.2010.03.024
- Williams SE, Shoo LP, Isaac JL, Hoffmann AA, Langham G (2008) Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate Change. PLoS Biol 6:e325. doi: 10.1371/journal.pbio.0060325
- Willmer P (2012) Ecology: Pollinator-plant synchrony tested by climate change. Curr Biol 22:R131–R132 . doi: 10.1016/j.cub.2012.01.009

Wratten SD, Gillespie M, Decourtye A, Mader E, Desneux N (2012) Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services. Agric Ecosyst Environ 159:112–122. doi: 10.1016/j.agee.2012.06.020

Wuethrich B (2000) How climate change alters rhythms of the wild. Science (80-) 287:793–795 . doi: 10.1126/science.287.5454.793

ANEXOS

S1 Tab. 2 Valores de AUC (*Area Under Curve*) associados às espécies para o passado (TP1), presente (TP2);

Espécies	TP1	TP2
Bombus morio	0.927	0.953
Euglossa cordata	0.905	0.878
Eulaema cingulata	0.841	0.783
Eulaema meriana	0.887	0.903
Eulaema nigrita	0.945	0.79
Friesella schrottkyi	0.908	0.94
Frieseomelitta tricocerata	0.957	0.92
Geotrigona subterranea	0.94	0.964
Leurotrigona muelleri	0.905	0.727
Melipona grandis	0.945	0.79
Melipona marginata	0.869	0.951
Melipona paraensis	0.939	0.954
Melipona quadrifasciata	0.88	0.935
Melipona quinquefasciata	0.928	0.948
Melipona seminigra	0.918	0.769
Paratrigona lineata	0.847	0.932

Paratrigona subnuda	0.878	0.963
Partamona ailyae	0.864	0.797
Partamona combinata	0.953	0.797
Partamona ferreirai	0.937	0.981
Partamona helleri	0.945	0.948
Partamona mourei	0.922	0.957
Partamona pearsoni	0.933	0.974
Partamona seridoensis	0.99	0.981
Partamona testacea	0.873	0.823
Partamona vicina	0.866	0.865
Ptilotrigona lurida	0.905	0.738
Scaura latitarsis	0.84	0.811
Scaura tenuis	0.943	0.8
Schwarziana quadripunctata	0.915	0.963
Tetragonisca angustula	0.87	0.866
Trigona albipennis	0.868	0.821
Trigona branneri	0.862	0.764
Trigona chanchamayoensis	0.926	0.84
Tetragona clavipes	0.806	0.784
Trigona crassipes	0.922	0.852

Trigona dallatorreana	0.892	0.855
Trigona fulviventris	0.868	0.836
Trigona fuscipennis	0.848	0.796
Tetragona goettei	0.849	0.832
Trigona guianae	0.856	0.783
Trigona hyalinata	0.845	0.915
Trigona hypogea	0.78	0.778
Trigona pallens	0.87	0.829
Trigona recursa	0.772	0.794
Trigona spinipes	0.814	0.9
Trigona truculenta	0.809	0.795
Trigona williana	0.929	0.775
Epanthidium tigrinum	0.896	0.922
Thectochlora alaris	0.846	0.951

S2. Tab. 3 Deslocamento da distribuição (km) previstos para as espécies, entre 1960 até o presente, calculados a partir dos centroides obtidos dos modelos.

Espécies	Deslocamento (kms)
Bombus morio	377.655
Euglossa cordata	2060.811
Eulaema cingulata	726.145
Eulaema nigrita	618.764
Eulaema nigrita	618.764
Friesella schrottkyi	262.506
Frieseomelitta tricocerata	1107.765
Geotrigona subterranea	380.625
Leurotrigona muelleri	379.867
Melipona grandis	1113.001
Melipona marginata	165.535
Melipona paraensis	221.709
Melipona quadrifasciata	140.260
Melipona quinquefasciata	56.971

Melipona seminigra	45.446
Paratrigona lineata	618.071
Paratrigona subnuda	73.033
Partamona ailyae	917.650
Partamona combinata	293.388
Partamona ferreirai	207.351
Partamona helleri	371.558
Partamona mourei	119.852
Partamona pearsoni	353.060
Partamona seridoensis	381.656
Partamona testacea	891.201
Partamona vicina	430.067
Ptilotrigona lurida	478.486
Scaura latitarsis	169.608
Scaura tenuis	56.755
Schwarziana quadripunctata	21.467
Tetragonisca angustula	639.077
Trigona albipennis	652.197
Trigona branneri	521.078
Trigona chanchamayoensis	669.286

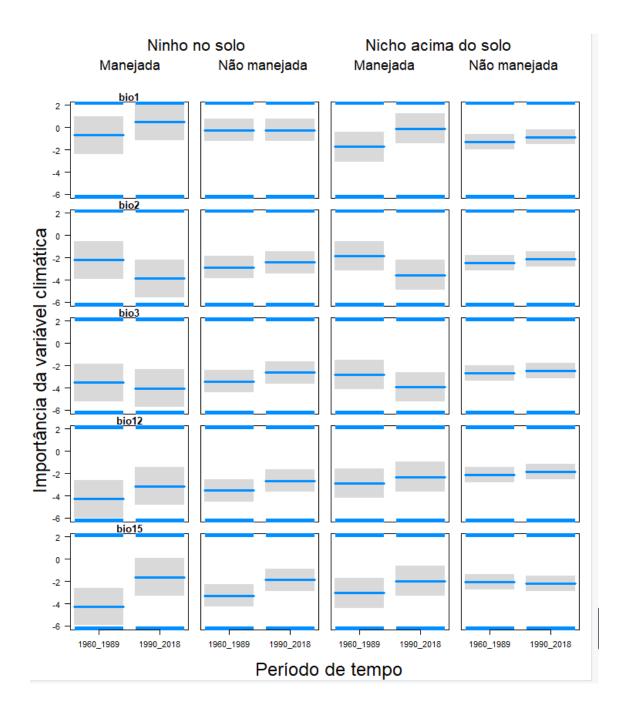
Trigona crassipes	311.120
Trigona dallatorreana	213.136
Trigona fulviventris	2464.226
Trigona fuscipennis	335.183
Trigona guianae	900.047
Trigona hyalinata	367.256
Trigona hypogea	856.066
Trigona pallens	1076.899
Trigona recursa	681.431
Trigona spinipes	1201.779
Trigona truculenta	609.141
Trigona williana	125.995
Tetragona clavipes	399.904
Tetragona goettei	41.379
Epanthidium tigrinum	1012.827
Thectochlora alaris	1493.509

S3 Tab. 4 Porcentagem de área ganha ou perdida para as espécies entre os períodos de estudo

Espécies	Range Size	Range Size	Range Size RCP8.5		
	Presente (%)	RCP2.6 (%)	(%)		
Bombus morio	98.08	-6.48	-29.72		
Euglossa cordata	308.20	-46.93	-55.95		
Eulaema cingulata	211.11	-4.89	-32.43		
Eulaema meriana	128.48	1.09	-11.23		
Eulaema nigrita	317.08	4.36	-20.47		
Friesella schrottkyi	93.26	-55.54	-7.297		
Frieseomelitta tricocerata	97.16	-16.08	30.79		
Geotrigona subterranea	369.61	-19.08	-15.10		
Leurotrigona muelleri	73.63	-60.51	-44.86		
Melipona grandis	-45.67	-6.02	1.22		
Melipona marginata	-3.02	-17.47	-28.57		
Melipona paraensis	78.68	-27.58	-58.62		
Melipona quadrifasciata	5.34	-18.28	-27.97		
Melipona quinquefasciata	-15.14	-24.23	-45.44		
Melipona seminigra	15.92	-16.30	-11.88		
Paratrigona lineata	11.67	-24.15	32.20		
Paratrigona subnuda	-4.36	30.27	9.66		

Partamona ailyae	-4.36	-37.08	-0.42
Partamona combinata	-23.34	-46.71	22.26
Partamona ferreirai	1.03	-56.12	-67.14
Partamona helleri	22.04	-23.44	8.98
Partamona mourei	176.50	-25.14	-47.35
Partamona pearsoni	12.03	-20.2	-27.02
Partamona seridoensis	387.12	-45.39	-37.37
Partamona testacea	-39.69	12.69	9.32
Partamona vicina	43.09	-39.52	-37.08
Ptilotrigona lurida	-7.04	-13.24	-26.20
Scaura latitarsis	-57.66	11.84	-18.17
Scaura tenuis	18.26	-54.30	-30.56
Schwarziana quadripunctata	18.06	5.19	-29.46
Tetragonisca angustula	70.85	-45.75	-27.95
Trigona albipennis	20.23	-32.98	-38.69
Trigona branneri	-19.44	-10.06	-40.60
Trigona chanchamayoensis	-58.50	-66.62	-46.97
Trigona crassipes	76.85	-21.96	-11.89
Trigona dallatorreana	398.38	-19.26	19.38
Trigona fulviventris	-10.77	-48.02	-22.92

Trigona fuscipennis	-16.34	14.95	-26.50
Trigona guianae	-6.63	17.45	31.62
Trigona hyalinata	10.53	-20.20	14.90
Trigona hypogea	-1.95	-10.24	-47.35
Trigona pallens	59.58	-30.21	-25.21
Trigona recursa	8.95	-24.18	-10.47
Trigona spinipes	183.72	-37.45	-48.54
Trigona truculenta	-52.18	-2.70	12.89
Trigona williana	12.66	-34.68	-34.72
Tetragona clavipes	-40.73	8.73	-17.16
Tetragona goettei	-24.05	-19.37	-32.29
Epanthidium tigrinum	4.57	19.94	-16.37
Thectochlora alaris	72.47	-29.31	-16.78

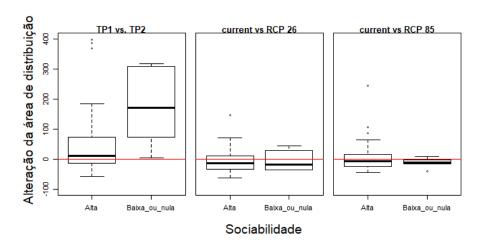


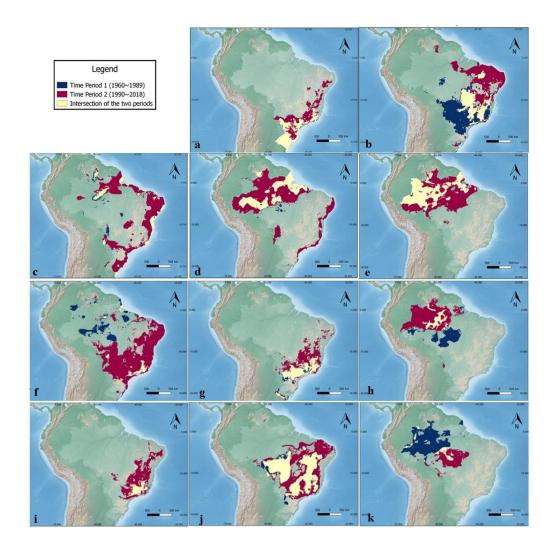
S4. Fig. 5 Importância das variáveis climáticas na nidificação e manejo durante o passado e o presente.

S5. Fig. 6 Melhores modelos gerados (delta AICc <2)

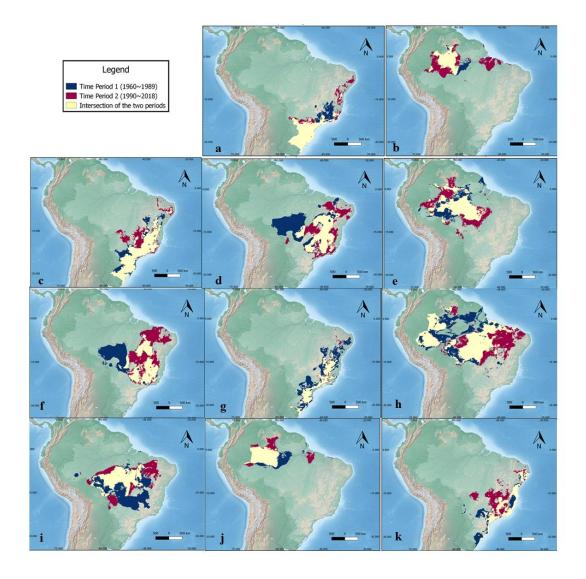
mod	Mnj	Ni	Т	vc	Mnj:T	Mnj:VC	Ni:T	Ni:VC	T:VC	Mnj:T:VC	Ni:T:VC	df	logLik	AICc	delta	weight
m1		+	+	+				+				13	-1032,1	2091	0,0	0,22
m2	+	+	+	+				+				14	-1031,2	2091,2	0,3	0,20
m3		+	+	+			+	+				14	-1031,3	2091,5	0,6	0,17
m4	+	+	+	+			+	+				15	-1030,4	2091,8	0,8	0,15
m5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	32	-1012,1	2092,7	1,7	0,09
m6			+	+								8	-1038,2	2092,8	1,8	0,09
m7	+	+	+	+	+			+				15	-1030,9	2092,8	1,9	0,09

S6. Fig. 7 Alterações da área de distribuição das espécies de abelhas. A linha vermelha marca alterações nulas.

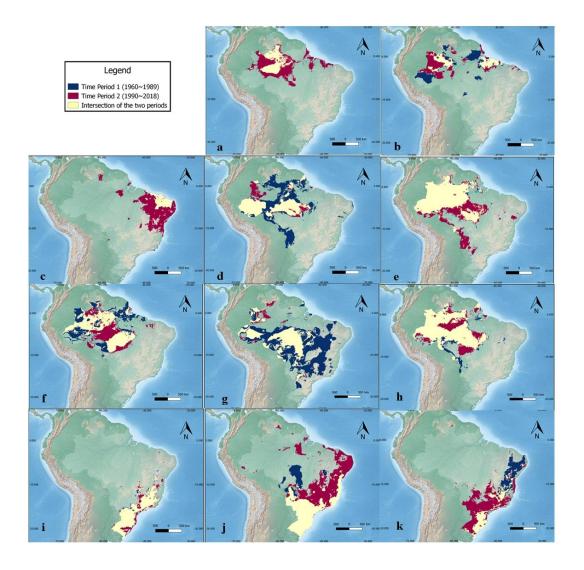




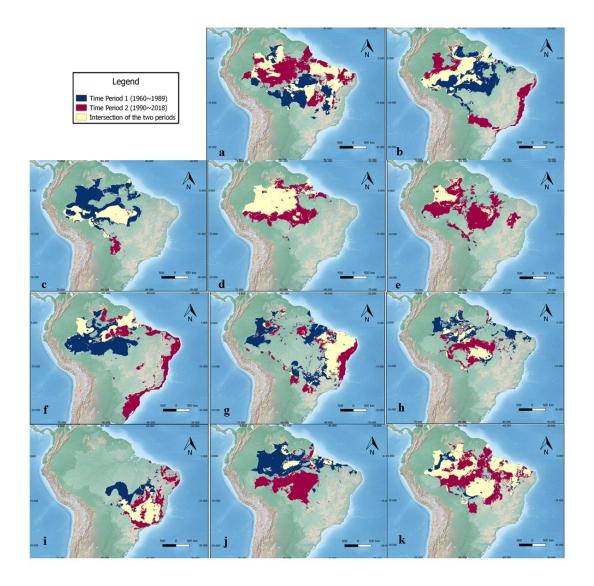
S7. Fig. 8. Modelos binários gerados para as espécies para TP1 (azul) e TP2 (vermelho), assim como, sua área comum (creme). (a) Bombus morio ;(b) Epanthidium tigrinum; (c) Euglossa cordata; (d) Eulaema cingulata; (e) Eulaema meriana; (f) Eulaema nigrita;(g) Friesella schrottkyi; (h) Frieseomelitta trichocerata;(i) Geotrigona subterranea; (j) Leurotrigona muelleri;(k) Melipona grandis;



S8. Fig. 9. Modelos binários gerados para as espécies para o TP1 (azul) e TP2 (vermelho), assim como, sua área comum (creme). (a) *Melipona marginata*;(b) *Melipona paraensis*; (c) *Melipona quadrifasciata*; (d) *Melipona quinquefasciata*; (e) *Melipona seminigra*; (f) *Paratrigona lineata*;(g) *Paratrigona subnuda*; (h) *Partamona ailyae*;(i) *Partamona combinata*; (j) *Partamona ferreirai*;(k) *Partamona helleri*



S9. Fig. 10. Modelos binários gerados para as espécies para o TP1 (azul) e TP2 (vermelho), assim como, sua área comum (creme). (a) *Partamona mourei*;(b) *Partamona pearsoni*; (c) *Partamona seridoensis*; (d) *Partamona testacea*; (e) *Partamona vicina*; (f) *Ptilotrigona lurida*;(g) *Scaura latitarsis*; (h) *Scaura tenuis*;(i) *Schwarziana quadripunctata*; (j) *Tetragonisca angustula*;(k) *Thectochlora alaris*.



S10. Fig. 11. Modelos binários gerados para as espécies para o TP1 (azul) e TP2 (vermelho), assim como, sua área comum (creme). (a) *Trigona albipennis*;(b) *Trigona branneri*; (c) *Trigona chanchamayoensis*; (d) *Trigona crassipes*; (e) *Trigona dallatorreana*; (f) *Trigona fulviventris*;(g) *Trigona fuscipennis*; (h) *Trigona guianae*;(i) *Trigona hyalinata*; (j) *Trigona hypogea*; (k) *Trigona pallens*

Legend
Time Period 1 (1960~1989)
Time Period 2 (1990~2018)
Intersection of the two periods

S11. Fig. 12 Modelos binários gerados para as espécies para o TP1 (azul) e TP2 (vermelho), assim como, sua área comum (creme). (a) *Trigona recursa*;(b) *Trigona spinipes*; (c) *Trigona truculenta*;
(d) *Trigona williana*; (e) *Tetragona clavipes*; (f) *Tetragona goettei*.