



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE
CIÊNCIAS DA VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**PADRÕES DE DIVERSIDADE DE ABELHAS NA MATA ATLÂNTICA E SUA
RELAÇÃO COM A HETEROGENEIDADE AMBIENTAL**

ANDERSON IGOMAR ANTONIO

Foz do Iguaçu
2024



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE CIÊNCIAS
DA VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**PADRÕES DE DIVERSIDADE DE ABELHAS NA MATA ATLÂNTICA E SUA RELAÇÃO
COM A HETEROGENEIDADE AMBIENTAL**

ANDERSON IGOMAR ANTONIO

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Santiago José Elías Velazco

Foz do Iguaçu
2024

ANDERSON IGOMAR ANTONIO

**PADRÕES DE DIVERSIDADE DE ABELHAS NA MATA ATLÂNTICA E SUA RELAÇÃO
COM A HETEROGENEIDADE AMBIENTAL**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Santiago José Elías Velazco
Orientador
UNILA

Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior
UNILA

Dr. Lucas Lacerda Caldas Zanini Jardim
UFJ

Foz do Iguaçu, 29 de outubro de 2024.

Catálogo elaborado pelo Setor de Tratamento da Informação
Catálogo de Publicação na Fonte. UNILA - BIBLIOTECA LATINO-AMERICANA - CENTRAL

A635

Antonio, Anderson Igomar.

Padrões de diversidade de abelhas na Mata Atlântica e sua relação com a heterogeneidade ambiental /
Anderson Igomar Antonio. - Foz do Iguaçu, 2024.
41 f.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal da Integração Latino-Americana. Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical. Foz do Iguaçu-PR, 2024.

Orientador: Santiago José Elías Velazco.

1. Apoidea. 2. Não-estacionariedade. 3. Sazonalidade. 4. Modelagem de distribuição de espécies. 5. Topografia. 6. Abelhas - padrão de riqueza. I. Velazco, Santiago José Elías. II. Título.

CDU 595.79:502.2

AGRADECIMENTO

Primeiramente, quero expressar minha profunda gratidão ao meu orientador, Dr. Santiago José Elías Velazco, por sua orientação, apoio e dedicação ao longo desta jornada acadêmica. Seu conhecimento e paciência foram fundamentais para que este trabalho se tornasse realidade.

Agradeço aos meus amigos que estiveram comigo em todos os momentos, compartilhando risos, desafios e conquistas. Em especial à Orlando Bellei Neto, por todos os momentos vividos e por mostrar que Paraná é nosso Avô – temos que esperar!

Pelo companheirismo, amor e compartilhamento, agradeço a Luis Felipe Silva Fin. Sua presença e apoio constante fizeram toda a diferença ao longo dessa trajetória.

Aos colegas do PPGBN, Vilmara, Karina, Diana, Jimena, Iracy e Admir, meu muito obrigado por tudo. Vocês tornaram este caminho mais leve e inspirador.

Por fim, sou grato às muitas pessoas que encontrei ao longo desta caminhada. Cada encontro, mesmo que breve, contribuiu de alguma forma para minha trajetória, com ensinamentos que levarei para sempre.

ANTONIO, Anderson Igomar. **PADRÕES DE DIVERSIDADE DE ABELHAS NA MATA ATLÂNTICA E SUA RELAÇÃO COM A HETEROGENEIDADE AMBIENTAL**. 2024. 40 p. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2024.

RESUMO

A Mata Atlântica abrange uma ampla gama de gradientes ambientais e geográficos, sendo um bioma de alto endemismo e diversidade de espécies, incluído as abelhas. A heterogeneidade ambiental, por sua vez, é um fator determinante para a diversidade, pois ambientes com maior heterogeneidade de ambientes tendem a apresentar maior variedade de condições ambientais, suportando assim, maior diversidade de espécies. Na Mata Atlântica, embora existam estudos sobre padrões de diversidade de animais e plantas, ainda existe uma lacuna a respeito aos fatores que afetam os padrões de diversidade de abelhas em larga escala. Neste estudo, tivemos como objetivo descrever os padrões de diversidade de abelhas na Mata Atlântica e investigar como os diferentes componentes da heterogeneidade ambiental influenciam na riqueza de espécies tanto na Mata Atlântica como em cada ecorregião. Para isso, modelamos a distribuição de 564 espécies de abelhas e posteriormente, com base a somatória dos modelos de distribuição, estimamos a riqueza de espécies. As variáveis de heterogeneidade ambiental analisadas foram sazonalidade de temperatura, heterogeneidade topográfica, heterogeneidade geomórfica e riqueza hídrica. A relações entre a riqueza de espécies de abelhas e as variáveis de heterogeneidade ambiental foram analisadas utilizando Modelos Lineares Generalizados e filtros espaciais baseados em vetores próprios para corrigir a falta de independência espacial dos resíduos. Evidenciamos que a maior riqueza de espécies se encontra na região sudoeste e sul da Mata Atlântica principalmente em áreas de relevo. As variáveis mais importantes para a riqueza de espécies foram a sazonalidade da temperatura e a heterogeneidade topográfica e geomórfica, tendo todas uma relação positiva com a riqueza de espécies. Ao nível das ecorregiões, a sazonalidade de temperatura foi a variável mais importante para nove das 11 ecorregiões, seguida da heterogeneidade topográfica. No entanto, essa relação das variáveis com a riqueza de espécies foi diferente entre as ecorregiões, evidenciando a não-estacionariedade espacial. A ecorregião de Florestas Costeiras da Serra do Mar, apresentou maior riqueza, contudo, as variáveis de heterogeneidade ambiental tiveram baixo poder explicativo. Isso sugere que outros fatores determinantes de diversidade possam ser responsáveis por esse padrão local. Notavelmente, as relações entre as variáveis de heterogeneidade ambiental e a riqueza de espécies variaram entre as ecorregiões. Isso reforça a necessidade de estudar os padrões de diversidade em várias escalas para destacar as nuances de cada ecorregião.

Palavras-chave: Apoidea, não-estacionariedade, padrão de riqueza, sazonalidade, modelagem de distribuição de espécies, topografia.

ANTONIO, Anderson Igomar. **PADRÕES DE DIVERSIDADE DE ABELHAS NA MATA ATLÂNTICA E SUA RELAÇÃO COM A HETEROGENEIDADE AMBIENTAL**. 2024. 40 p. Master's thesis of the Graduate Program in Neotropical Biodiversity - Federal University of Latin American Integration, Foz do Iguaçu, 2024.

ABSTRACT

The Atlantic Forest encompasses a wide range of environmental and geographical gradients, including bees, being a biome with high endemism and species diversity, i. Environmental heterogeneity is a determining factor for diversity, as environments with greater heterogeneity tend to offer a greater variety of environmental conditions, thus supporting a higher species diversity. Although the diversity patterns of animals and plants in the Atlantic Forest were explored, the factors influencing large-scale bee diversity patterns are still a gap. In this study, we aimed to describe the bee diversity patterns in the Atlantic Forest and investigate how different components of environmental heterogeneity influence species' richness, both in the Atlantic Forest and within each of its ecoregions. To do so, we modeled the distribution of 564 bee species and estimated species richness based on the sum of these distribution models. We analyzed environmental heterogeneity variables related to temperature seasonality, topographic heterogeneity, geomorphological heterogeneity, and stream density. Relationships between bee species richness and environmental heterogeneity variables were analyzed using Generalized Linear Models with multiple spatial filters based on eigenvectors to correct for residual spatial autocorrelation. We found that the highest species richness is located in the southwestern and southern regions of the Atlantic Forest, particularly in areas with mountainous terrain. The most important variables influencing species richness were temperature seasonality and topographic and geomorphological heterogeneity, all showing a positive relationship with species richness. At the ecoregion level, temperature seasonality was the most important variable in nine of the 11 ecoregions, followed by topographic heterogeneity. However, the relationship between these variables and species richness varied across ecoregions, revealing spatial non-stationarity. The Serra do Mar Coastal Forest ecoregion exhibited the highest species richness; however, the environmental heterogeneity variables showed low explanatory power. This suggests that other factors determining diversity may be responsible for the observed local pattern. Notably, the relationships between the environmental heterogeneity variables and species richness varied across ecoregions. This reinforces the need to study diversity patterns at multiple scales to highlight the nuances of each ecoregion.

Keywords: Apoidea, non-stationarity, richness pattern, seasonality, species distribution modeling, topography.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Padrão de riqueza espécies de abelhas nativas de Mata Atlântica. Linhas pretas denotam os limites as ecorregiões.	19
Figura 2. Importância das variáveis e a relação entre diferentes variáveis de heterogeneidade ambiental e a riqueza de espécies de abelhas nativas da Mata Atlântica	20
Figura 3. Importância das variáveis de heterogeneidade ambiental e diferentes ecorregiões da Mata Atlântica.	21
Figura 4. Relação entre variáveis ambientais e riqueza de espécies para as ecorregiões da Mata Atlântica.	22

LISTA DE TRABELAS

Tabela 1. Justificativa para a utilização das variáveis bioclimáticas na construção dos modelos de distribuição de espécies.	15
--	----

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

BDC	<i>Biodiversity Data Cleaning</i>
BRT	<i>Boosted Regression Trees</i>
ESM	<i>Ensemble Species Modeling</i>
GAM	<i>Generalized Additive Model</i>
GAU	<i>Gaussian Process</i>
GLM	<i>Generalized Linear Model</i>
MAX	<i>Maximum Entropy</i>
PCA	Análise de Componentes Principais
RAF	<i>Random Forest</i>
SDM	<i>Species Distribution Model</i>
SIG	Sistema de Informação Geográfica
SVM	<i>Support Vector Machine</i>

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	10
2. MATERIAL E MÉTODOS	13
2.1. Área de estudo	13
2.2. Lista de espécies	13
2.3. Ocorrências de espécies	14
2.4. Variáveis ambientais	14
Modelos de distribuição de espécies e mapa de riqueza de espécies	16
<i>Protocolo para espécies com > 15 ocorrências</i>	16
<i>Protocolo para espécies com 5 a 15 ocorrências</i>	17
<i>Protocolo para espécies com entre 2 e 4 ocorrências</i>	17
<i>Validação dos modelos</i>	17
<i>Construção do mapa de riqueza</i>	17
2.5. Variáveis de heterogeneidade ambiental	18
2.6. Análises	18
3. RESULTADOS	19
4. DISCUSSÃO	23
5. CONCLUSÕES	26
6. REFERÊNCIAS	27
Figuras suplementares	34
Tabelas suplementares	39

1. INTRODUÇÃO

A Mata Atlântica é um bioma que se estende no leste do Brasil, nordeste da Argentina e leste do Paraguai. Este bioma apresenta amplos gradientes latitudinais, altitudinais, e ambientais e é constituído por diversas ecorregiões com suas características ambientais únicas (OLSON et al., 2001; BATISTA; DE LIMA; LIMA, 2021; CARVALHO et al., 2021). A Mata Atlântica é considerada um *hotspot* de biodiversidade, com altos graus de biodiversidade, das 20.000 espécies de plantas nativas, 35% são endêmicas (FAORO; DE SOUZA; PEDROSA, 2015). O bioma também abriga 2.200 espécies de vertebrados (o que respresenta, >5% das espécies mundiais; MYERS et al., 2000), entre elas 334 são mamíferos (SOUZA et al., 2019), além de 16% das 688 espécies de aves, 31% das 200 espécies de répteis e 60% das 280 espécies de anfíbios são endêmicas da Mata Atlântica (MITTERMEIER et al., 2005). Para os artrópodes, a Mata Atlântica representa uma região de alta importância biológica, com a presença de áreas de endemismo (HOFFMEISTER; FERRARI, 2016). Estudos recentes, baseados em DNA *Barcode*, têm revelado uma multiplicidade de espécies para artrópodes, das quais muitas ainda não foram catalogadas (BUKOWSKI et al., 2022). No caso de insetos eussociais, como abelhas, vespas e cupins, a Mata Atlântica revela uma grande biodiversidade (FEITOSA et al., 2021). Por sua vez, as abelhas apresentam forte endemismo para a Mata Atlântica (GARRAFFONI; MOURA; LOURENÇO, 2017).

As abelhas (apiformes) pertencem ao grupo Apoidea, que também inclui as vespas (Esfecóides) (MICHENER, 2007), sendo um grupo extremamente diverso, com > 20.000 espécies descritas globalmente, exibindo uma ampla variação em comportamento, ecologia e distribuição (MICHENER, 2007). As abelhas desempenham importantes serviços ecossistêmicos, sendo o mais importante a polinização (MICHENER, 2007; ROGERS; TARPY; BURRACK, 2014). Esse serviço é fundamental para a reprodução sexuada de espécies de plantas (OLLERTON; WINFREE; TARRANT, 2011), tendo um impacto direto na diversidade genética das sementes de plantas polinizadas pelas abelhas (RAMOS; SCHIESTL, 2019). Além disso, a polinização de culturas pode ser mantida exclusivamente por abelhas nativas, especialmente com o aumento da área de habitat natural próximo as plantações (KREMEN et al., 2004; RICKETTS et al., 2008).

Estudar os padrões de diversidade é fundamental para a compressão da dinâmica e estrutura das comunidades ecológicas, bem como, auxiliar a gestão e conservação da biodiversidade (RUBENE; SCHROEDER; RANIUS, 2015). Esses padrões podem ser afetados e influenciados por fatores históricos de diversificação e dispersão em escalas continentais e de paisagem (ZOBEL, 2016). Os padrões de diversidade das abelhas têm sido estudados devido à sua importância ecológica e serviços de polinização (KLEIN et al., 2006). A diversidade das abelhas é influenciada

por uma combinação de fatores bióticos e abióticos, incluindo disponibilidade de recursos florais, habitat, interações com outras espécies e variações climáticas (CLASSEN et al., 2015; ESCOBEDO-KENEFIC et al., 2020; POTTS et al., 2003). Recentemente, as abelhas tiveram sua distribuição mapeada globalmente, mostrando um gradiente latitudinal bimodal com maior concentração de espécies em latitudes médias, e não em latitudes baixas como comumente encontradas em outros organismos (ORR et al., 2021). Na Mata Atlântica, embora existam diversos estudos sobre a diversidade de animais e plantas (BELLO et al., 2017; JENKINS et al., 2015; SOUZA et al., 2019), ainda existe uma lacuna em relação aos padrões de diversidade das abelhas em grandes escalas e suas relações com o ambiente.

A heterogeneidade ambiental é entendida como a variação em características ambientais bióticas (como a estrutura da vegetação) e abióticas (relacionadas à topografia, solo ou clima) em um determinado espaço (MALINIEMI et al., 2024), e é considerada um dos fatores determinantes da biodiversidade, devido a contribuição para a diferenciação de nichos e a redução da competição interespecífica (XU et al., 2016; WHALEN; AQUILINO; STACHOWICZ, 2016; TUKIAINEN et al., 2017). Além disso, a heterogeneidade ambiental pode ser compreendida como uma combinação da complexidade e variedade das propriedades ambientais, levando a necessidade de abordagens específicas para sua quantificação (LI; REYNOLDS, 1995). A heterogeneidade ambiental, incluindo a variação na cobertura do solo, vegetação, clima, solo e topografia, está fortemente associada à riqueza de espécies em diversos táxons e escalas espaciais (DUFOUR et al., 2006; STEIN; GERSTNER; KREFT, 2014; WAN; WANG; MARQUET, 2023). Ambientes com alta heterogeneidade tendem a suportar maior diversidade de espécies, fornecendo uma gama de condições e recursos para diferentes nichos e refúgios durante flutuações ambientais (STEIN; KREFT, 2015). Além disso, do ponto de vista evolutivo, ambientes heterogêneos podem induzir a especiação alopátrica, restringindo o fluxo gênico e fomentando adaptações locais (DOOL; PICKER; EBERHARD, 2022). A relação presente entre o conceito de heterogeneidade espacial e o conceito estatístico de heterocedasticidade também é importante para entender como as variáveis abióticas influenciam nos padrões de biodiversidade (DUTILLEUL; LEGENDRE, 1993). Alguns estudos na Mata Atlântica têm explorado a relação entre a diferentes aspectos da diversidade de espécies e a heterogeneidade ambiental (DELICIELLOS et al., 2022; STEVENS, 2013; WEBER; CÁCERES, 2018). Porém, a maioria desses estudos foram realizados para vertebrados e plantas e utilizaram a heterogeneidade topográfica como uma das únicas variáveis heterogeneidade ambiental. Isto torna importante a exploração de outras métricas abióticas associadas à heterogeneidade ambiental como determinantes da diversidade de abelhas.

As abelhas são sensíveis às mudanças ambientais e têm requisitos específicos para forragear, coletar recursos e manter seus ninhos (KLEIN et al., 2017; BURDINE; MCCLUNEY, 2019). Por

estes motivos, se espera que a heterogeneidade ambiental tenha uma relação positiva com a diversidade de abelhas, devido a diversificação dos ambientes e recursos, podendo assim, suportar maior riqueza de espécies. Em estudos macroecológicos, a heterogeneidade ambiental pode ser medida por múltiplas métricas (STEIN; KREFT, 2015). Por exemplo, a heterogeneidade em propriedades químicas no solo (XU et al., 2016), heterogeneidade geomorfológica ou riqueza hídrica (TUKIAINEN et al., 2017). Devido a amplitude longitudinal, latitudinal e climática da Mata Atlântica, espera-se que diferentes métricas da heterogeneidade ambiental afetem os padrões de riqueza de espécies das abelhas. A sazonalidade da temperatura reflete as variações de temperaturas médias mensais ao longo do ano (O'DONNELL; IGNIZIO, 2012). Esta variável pode afetar a fenologia das plantas e a disponibilidade de recursos ao longo do ano, bem como os limites térmicos das abelhas. A heterogeneidade topográfica refere-se à variabilidade das elevações uma determinada área, quanto maior a variação de relevo na área, maior a heterogeneidade topográfica (AMATULLI et al., 2020). Por outro lado, a heterogeneidade geomórfica refere-se à variação e complexidade das características topográficas mensurada por meio classes de formas geomorfológicas (AMATULLI et al., 2020). A alta heterogeneidade topográfica e geomórfica pode criar microclimas e condições ambientais diversificadas, espera-se que áreas com maior heterogeneidade topográfica apresentem maior riqueza de espécies devido à oferta de diferentes condições para abelhas com diferentes requisitos ecológicos. Por fim, a densidade de riachos representa a quantidade de cursos d'água potenciais em uma determinada área e está associada a umidade e habitats ripários (KEETON; KRAFT; WARREN, 2007). A densidade de riachos é importante para determinadas espécies de abelhas, devido a necessidade de água para sua sobrevivência, como na nidificação e controle da temperatura do ninho (KÜHNHOLZ; SEELEY, 1997). Espera-se que a sazonalidade de temperatura, heterogeneidade topográfica, geomórfica e a densidade de riachos tenham uma relação positiva com a riqueza de espécies de abelhas.

A relação entre uma variável resposta (e.g., riqueza de espécies) e variáveis preditoras (e.g., heterogeneidade ambiental) podem variar significativamente em diferentes escalas temporais ou espaciais, um fenômeno conhecido como não-estacionariedade (FORTIN; DALE, 2005). A não-estacionariedade implica que os padrões e processos ecológicos e sua relação com diferentes variáveis não são constantes ao longo do tempo ou espaço (ROLLINSON et al., 2021). Devido à ampla extensão geográfica e ambiental da Mata Atlântica pode-se esperar que exista a não-estacionariedade entre a riqueza de abelhas e diferentes componentes da heterogeneidade ambiental. Isto é, que tais relações mudem entre uma escala global do bioma e as diferentes ecorregiões que a compõem, o que torna pertinente explorar essas relações a diferentes níveis separadamente (isto é, ao nível global do bioma e dentro de cada ecorregião). Neste estudo, tivemos como objetivo descrever os padrões de diversidade de abelhas na Mata Atlântica e investigar como

os diferentes componentes da heterogeneidade ambiental influenciam na riqueza de abelhas na Mata Atlântica em escala global e em cada uma das suas ecorregiões.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

A Mata Atlântica é um bioma que se estende por toda a costa leste do Brasil, desde o Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul, passando pela costa e em áreas continentais do interior ao sul do Brasil, leste do Paraguai e sudoeste da Argentina (RIBEIRO et al., 2009; MUYLAERT et al., 2018). As Mata Atlântica encontram-se separadas das florestas amazônicas por um corredor composto por florestas sazonalmente secas e savanas da Caatinga semiárida (localizada no nordeste do Brasil), do Cerrado (na região central do Brasil) e do Chaco, localizado no Paraguai, Argentina e Bolívia (PRADO; GIBBS, 1993). Contendo uma gama única de ecossistemas que, em sua origem, compreendia > 1,5 milhão de km² (MORELLATO; HADDAD, 2000). Este bioma apresenta grande abrangência de latitude (de 5°8' N a 33°8' S), variabilidade em sua elevação, precipitações dentre 800 a 4.000 mm/ano e temperatura média anual oscila de 5 a 25 °C (STEHMANN et al., 2009).

Em nosso trabalho, optamos por utilizar o limite integrador da Mata Atlântica (MUYLAERT et al., 2018), pois abrange uma área mais inclusiva, considerando as regiões de transição com outros biomas como Cerrado e Caatinga, bem como, representa porções da Mata Atlântica para outros países, como Argentina e Paraguai. A partir do polígono como limite integrador da Mata atlântica (<https://github.com/LEEClab/ATLANTIC-limits>), recortamos os limites das ecorregiões terrestres do mundo (DINERSTEIN et al., 2017; <https://ecoregions.appspot.com>). Inicialmente se tinham limites de 19 ecorregiões, porém, muitas delas estavam representadas de maneira marginal ou com extensões muito pequenas que poderiam dificultar sua análise separadamente (Tabela S1, Figura S1). Por isso, os polígonos de ecorregiões marginais foram unidos às ecorregiões maiores e mais próximas, assim foram analisadas 11 ecorregiões: Florestas Atlânticas do Alto Paraná, Florestas de Araucária, Florestas Costeiras da Bahia, Florestas Interiores da Bahia, Florestas Secas Atlânticas Brasileiras, Caatinga, Savana montanhosa de Campos Rupestres, Cerrado, Florestas Costeiras de Pernambuco, Florestas Costeiras da Serra do Mar e Savana Uruguaia.

2.2. Lista de espécies

Foram listadas 564 espécies de abelhas pertencentes a Mata Atlântica. As espécies listadas seguiram duas etapas, na primeira, foi gerada uma lista de espécies ocorrentes na Mata Atlântica, derivada das ocorrências de um banco de dados mundiais de abelhas (DOREY et al., 2023). Para

isso listamos todas as espécies de abelhas que tinham ao menos uma ocorrência na Mata Atlântica. Posteriormente foram removidas as espécies exóticas e os nomes científicos foram revisados conforme o Catálogo Taxonômico da Fauna Brasileira (<https://fauna.jbrj.gov.br/>) e Catálogo Moure (<https://moure.cria.org.br/>).

2.3. Ocorrências de espécies

Compilamos ocorrências das espécies de Dorey *et al.*, (2023) e SpeciesLink (<https://specieslink.net>). Para ambas as bases de dados buscamos as ocorrências de espécies nativas da Mata Atlântica com base na lista de espécies construída e posteriormente integralizados em um único banco de dados. Realizamos uma limpeza espacial que consistiu na remoção de ocorrências com coordenadas inválidas, georreferência em centróides de municípios, províncias/estados e países. Para a integração e limpeza de dados foram utilizados os pacotes de R *bdc* (RIBEIRO *et al.*, 2022) e *CoordinateCleaner* (ZIZKA *et al.*, 2019).

Para cada espécie checamos se as ocorrências estavam dentro da distribuição natural das espécies usando como fonte o Catálogo Moure. As ocorrências georreferenciadas fora da distribuição informada foram removidas. Esta revisão foi feita manualmente em ambiente SIG utilizando o programa QGis v. 3.38.0 (<https://www.qgis.org/>).

As ocorrências compiladas de grandes bancos de dados geralmente sofrem com viés espacial apresentando maior densidade de pontos próximos a infraestruturas humanas (STOLAR; NIELSEN, 2015). Este viés pode afetar negativamente à predição de modelos de distribuição de espécies (BAKER *et al.*, 2022). Para corrigir o viés amostral das ocorrências utilizamos filtros ambientais (VARELA *et al.*, 2014). Como este método é sensível ao número de classes utilizadas para particionar o espaço ambiental (*i.e.*, *binds*), para cada espécie testamos 4, 6, 8, 10 e 12 classes e selecionamos o filtro que apresentava, de maneira equilibrada, a menor autocorrelação espacial (medido pelo I de Moran) e a maior quantidade de dados (VELAZCO *et al.*, 2021).

2.4. Variáveis ambientais

Mudanças nos padrões de temperatura, umidade e precipitação podem influenciar diretamente no comportamento de espécies e disponibilidades de recursos em um ambiente (CORTOPASSI-LAURINO; VELTHUIS; NOGUEIRA-NETO, 2007). Os modelos de distribuição de espécies foram construídos utilizando variáveis bioclimáticas provenientes de Chelsa v2.1 (<https://chelsa-climate.org>), (KARGER *et al.*, 2017) com resolução de 1km. Das 19 variáveis bioclimáticas, selecionamos 11 variáveis que tem relação ecológica com a distribuição de abelhas (Tabela 1). Também utilizamos a altitude de 1km de resolução, proveniente do SRTM

(<https://srtm.csi.cgiar.org>). A extensão das variáveis compreendia desde o limite norte dos Estados Unidos até o extremo sul da Argentina e Chile. Todas as variáveis foram levadas a uma resolução de 5km. Com base a uma matriz de correlações de Pearson para toda a extensão das variáveis ambientais comprovamos que muitas delas apresentam alta colinearidade (Figura S2). Usamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) para corrigir o problema de multicolinearidade reduzir o número de variáveis ambientais. Os PCA foram realizados para cada espécie individualmente utilizando a células dos rasters contidas dentro de cada área de treinamento (ver mais abaixo 2.5 Modelos de distribuição de espécies). Isto devido que a matriz de correlações das variáveis ambientais pode mudar para diferentes áreas geográficas. Os PCA foram calculados com base em uma matriz de correlação e usados os autovetores para projetar os componentes principais utilizados como variáveis na modelagem de distribuição de espécies. Seleccionamos um número de componentes principais que explicavam até 95% da variância total das variáveis ambientais originais (DE MARCO; NÓBREGA, 2018).

Tabela 1. Justificativa para a utilização das variáveis bioclimáticas na construção dos modelos de distribuição de espécies.

Preditores	Justificativa
Altitude	A altitude afeta diretamente as condições ambientais, como temperatura, pressão atmosférica e disponibilidade de oxigênio, que são fundamentais para o comportamento e a fisiologia das abelhas. Regiões de altitudes diferentes apresentam microclimas variados, influenciando a diversidade e distribuição de espécies, além da disponibilidade de recursos florais e o período de atividade das abelhas.
Temperatura média anual (Bio 1)	A temperatura média anual afeta diretamente a atividade das abelhas. As abelhas são ectotérmicas, o que significa que sua temperatura corporal está intimamente relacionada à temperatura ambiente. A temperatura média anual influencia a época do ano em que as abelhas estão mais ativas, a duração das estações de forrageamento e o ciclo de vida das abelhas.
Varição média diurna (Bio 2)	Essa variável reflete a flutuação diária da temperatura. Abelhas podem ser sensíveis às variações de temperatura ao longo do dia, afetando sua atividade e o momento em que procuram alimentos e realizam outras atividades.
Isotermalidade (Bio 3)	A isotermalidade indica o quão estável é o clima em relação à temperatura. Uma variação menor pode ser benéfica para as abelhas, pois condições climáticas extremas podem ser estressantes para esses insetos.
Sazonalidade da temperatura (Bio 4)	A sazonalidade da temperatura mostra a amplitude das variações de temperatura ao longo do ano. Isso pode influenciar a disponibilidade de recursos, como flores, que dependem das condições climáticas para florescer. As abelhas podem estar adaptadas a diferentes níveis de sazonalidade.
Temperatura máxima do mês mais quente (Bio 5)	Essa variável está relacionada ao período mais quente do ano, que pode afetar a disponibilidade de néctar e a produção de flores. Abelhas precisam de recursos alimentares durante essa época.
Temperatura mínima do mês mais frio	O mês mais frio afeta a sobrevivência das abelhas durante o inverno ou períodos de temperaturas baixas. Isso é crucial para espécies que hibernam ou têm ciclos de vida relacionados à temperatura.

(Bio 6)	
Taxa de temperatura anual (Bio 7)	Essa variável reflete a amplitude térmica anual, que pode afetar a disponibilidade de recursos ao longo do ano. Altas variações podem ser desafiadoras para as abelhas.
Precipitação anual (Bio 12)	A quantidade de chuva anual influencia diretamente a disponibilidade de flores e néctar, que são fontes de alimento essenciais para as abelhas.
Precipitação do mês mais úmido (Bio 13)	O mês mais úmido pode indicar o período de maior disponibilidade de água e néctar, influenciando a atividade e a reprodução das abelhas.
Precipitação do mês mais seco (Bio 14)	O mês mais seco pode ser um período desafiador para as abelhas, pois a escassez de água afeta a disponibilidade de recursos.
Sazonalidade da precipitação (Bio 15)	A sazonalidade da precipitação está relacionada à disponibilidade de recursos e à época de floração das plantas, afetando a dieta das abelhas.

Modelos de distribuição de espécies e mapa de riqueza de espécies

Devido a quantidade de dados de ocorrências afetar a performance dos modelos de distribuição de espécies (SDM) e que existem diferentes técnicas para lidar com a falta de dados, definimos três protocolos de modelagem. Um para espécies com ≥ 15 ocorrências ($n=183$ espécies), outra para espécies entre 5 e 14 ocorrências ($n=156$), e outro para espécies com 2 e 4 ocorrências ($n=151$). Para o primeiro e segundo protocolo se definiu como a área de treinamento dos SDM aquela delimitada pelas ecorregiões em que uma espécie tivesse pelo menos uma presença. Utilizamos DINERSTEIN *et al.*, (2017; <https://ecoregions.appspot.com>) como fonte dos polígonos das ecorregiões. Os modelos foram construídos com o pacote *flexsdm* (VELAZCO *et al.*, 2022)

Protocolo para espécies com > 15 ocorrências

Por não existir um único algoritmo que possa lidar com todas as condições de modelagem, utilizamos os seguintes algoritmos: *Boosted Regression Trees* (BRT), *Generalized Additive Model* (GAM), *Generalized Linear Model* (GLM), *Maximum Entropy* (MAX), *Random Forest* (RAF), *Support Vector Machine* (SVM) e *Gaussian Process* (GAU). Os algoritmos NET, BRT, MAX, RAF, e SVM tem hiper-parâmetros, os que podem afetar na performance dos modelos e os padrões de qualidade ambiental predita (FOURCADE, 2021). Portanto, para tais algoritmos empregamos uma técnica otimização de hiper-parâmetros que seleciona a melhor combinação dos hiper-parâmetros que maximizam a métrica de Sorensen (Tabela S2). O modelo final de cada espécie foi construído com base a um modelo consenso utilizando somente os algoritmos com Erro Absoluto Médio

Inverso (IMAE) > 0.7 (métrica independente do limiar de corte). O consenso foi baseado na mediana dos valores de adequabilidade ambiental por causa de é um método menos sensíveis a outliers (ROSE et al., 2024).

Protocolo para espécies com 5 a 15 ocorrências

Para espécies com o número de ocorrências entre 5 e 15, a abordagem utilizada foi a de *Small Models Ensemble*. Esta técnica é indicada para a construção de modelos para espécie com poucas ocorrências e consiste na criação de modelos bivariados com a combinação de todos os pares de preditores e posterior consenso entre os modelos bivariados ponderados pela métrica de D de Somers ($D = 2 \times (AUC - 0.5)$), sendo o *AUC* a área abaixo da curva (BREINER et al., 2015). Os ESM foram construídos com os mesmos algoritmos utilizados no protocolo anterior. Da mesma maneira que o SDM, os modelos finais consistiram no modelo consenso com base a mediana.

Protocolo para espécies com entre 2 e 4 ocorrências

Para espécies com menos de cinco ocorrências, por não ser possível ajustar SDM ou ESM, a distribuição foi estimada baseada na similaridade ambiental utilizando-se a distância de Gower (CARPENTER; GILLISON; WINTER, 1993). A similaridade ambiental foi calculada para células com ocorrências e em um raio de 50 km ao redor das ocorrências.

Validação dos modelos

Os SDM e ESM foram validados pela técnica de validação cruzada k-fold e k-fold com repetições, respetivamente. Para os SDM foram utilizadas cinco partições, para os ESM utilizamos cinco partições e cinco repetições. Como métrica de performance dos modelos, utilizamos o IMAE (métrica independente do limiar de corte) e Sorensen (LEROY et al., 2018). Os modelos com Sorensen < 0.7 não foram utilizados.

Construção do mapa de riqueza

Para construir o mapa de riqueza, realizou-se o somatório de todos os modelos semi binários. Os modelos semi binários consistem em assignar o zero para aqueles valores de adequabilidade ambiental que estão abaixo do limiar de corte e mantendo contínuos todos os valores acima dele (DOMISCH et al., 2019). Esta abordagem para a construção do mapa de riqueza foi adotada por gerar menor sobrepredição, quando comparada com a somatória de modelos binários (GUILLERA-ARROITA et al., 2015). Com limiar de corte para os SDM e ESM utilizamos o que maximiza a somatória da sensibilidade e da especificidade.

2.5. Variáveis de heterogeneidade ambiental

Exploramos quatro variáveis de heterogeneidade ambiental: heterogeneidade topográfica, heterogeneidade geomórfica, sazonalidade da temperatura, sazonalidade da precipitação, e a densidade de riachos. A heterogeneidade topográfica utilizou como base a um modelo digital de terreno de 30m de resolução proveniente do pacote de R *atlanticr* (<https://github.com/mauriciovancine/atlanticr>), e foi calculada pelo desvio padrão da variação altitudinal das células de 30m contidas nas células de 5km de resolução (isto é, igual à resolução dos modelos de distribuição). A heterogeneidade geomorfológica consistiu em calcular a diversidade de Shannon das distintas feições geomorfológicas (plano, pico ou cume, cumeeira, ombro, esporão, declive, cavidade, declive, vale e depressão) das células de 90m de resolução contidas em células de 5km de resolução. Utilizamos o Geomorpho90m como fonte de das feições geomorfológicas (AMATULLI et al., 2020). A densidade de riachos foi medida por meio da somatória de quantidade de células identificadas como potenciais cursos de água. Para isso utilizamos os fluxos Strahler maiores a três a 90 m de resolução. Hydrography90m foi utilizado como fonte de ordem de fluxos de Strahler (AMATULLI et al., 2022). A sazonalidade de temperatura e precipitação foram provenientes do Chelsa. Devido à alta correlação entre sazonalidade de temperatura e precipitação, nos selecionamos a primeira variável para nossas análises (Figura S3).

2.6. Análises

As relações entre a riqueza de espécies e as diferentes variáveis de heterogeneidade ambiental foram analisadas para as 12 extensões de análise, isto é, para a Mata Atlântica e cada uma das ecorregiões. Para isso utilizamos regressões múltiplas construídas com Modelos Lineares Generalizados (GLM). Os GLM foram construídos utilizando a família de distribuição Poisson que é adequada para variáveis resposta de tipo discreta (i.e., riqueza de espécies). Os supostos de normalidade e homogeneidade dos resíduos foram avaliados de maneira visual. Já para avaliar a autocorrelação espacial dos resíduos utilizamos correlogramas de I de Moran. Para corrigir a autocorrelação espacial dos resíduos utilizamos o método de filtros espaciais baseados em vetores próprios (TIEFELSDORF; GRIFFITH, 2007). Para isso utilizamos a função *SpatialFiltering* do pacote de R *spatialreg* (PEBESMA; BIVAND, 2023), o qual seleciona vetores próprios em uma abordagem de filtragem espacial semiparamétrica para remover a dependência espacial de modelos lineares (PEBESMA; BIVAND, 2023). Estes filtros espaciais foram utilizados como variáveis preditoras nos GLM. Devido que a criação dos filtros ambientais pode ser demorada, amostramos ~2200 células mantendo a resolução original (i.e., 5 km) de maneira sistemática em cada extensão de análises, isto é, os GLM foram construídos utilizando somente uma parte das células para cada

área de análise. Os GLM foram explorados a respeito da importância das variáveis e curvas parciais de respostas. Para esta análise usamos o pacote de R *spatialreg* para construir os correlogramas de I'Moran e filtros espaciais de vetores próprios, o pacote *vip* (GREENWELL; BOEHMKE, 2020) e *emmeans* (LENTH, 2016) para calcular a importância das variáveis e estimar as curvas parciais de resposta, respectivamente. O método empregado para calcular a importância das variáveis foi baseado no valor absoluto da estatística *t*. Essa métrica de importância das variáveis pode variar de 0 a infinito. Para as curvas de respostas as escalas das variáveis preditoras foram padronizadas para terem uma amplitude entre 0-1 e facilitar a comparação entre as diferentes curvas. Todas as análises foram realizadas em ambiente R v.4.4.0 (R CORE TEAM, 2024).

3. RESULTADOS

Os modelos ensembles apresentaram uma boa performance com valores de IMAE e Sorensen de 0,73 ($\pm 0,05$) e 0,74 ($\pm 0,08$), respectivamente. Da mesma forma os ESM apresentaram uma boa performance, com valores médios de IMAE e Sorensen entre os algoritmos de 0,63 ($\pm 0,06$) e 0,74 ($\pm 0,11$) (Figura S4). O total de 45 espécies não foram utilizadas nas nossas análises por não atingirem uma boa performance (i.e., Sorensen ≥ 0.7). O padrão do mapa de riqueza de espécies com base a todas as espécies (isto é, espécies com distribuições modeladas e estimadas) foi muito similar (Pearson = 0,99) com o mapa de riqueza calculado somente para as espécies modeladas (Figura S5). Assim todas as análises foram baseadas com o mapa de riqueza calculado com todas as espécies.

Encontramos que a maior riqueza de espécies de abelhas se concentra na região sudoeste e sul da Mata Atlântica, principalmente em áreas de relevo montanhoso, como a Serra do Mar (Ecorregião Florestas Costeiras da Serra do Mar) e leste da Floresta Ombrófila Mista, bem como para a região sul da Floresta Atlântica do Alto Paraná (Figura 1 e S1), com riquezas $>$ a 75 espécies. A riqueza de espécies decresce gradativamente para o leste (Floresta Atlântica do Alto Paraná) regiões costeiras do Nordeste (Florestas costeiras de Pernambuco). A faixa litorânea do Nordeste apresenta menor riqueza, com valores que oscilam entre 25 e 50 espécies. Para além da faixa litorânea do Nordeste, partes de interior, em especial áreas mais secas, como Caatinga e Florestas do interior da Bahia, também exibem baixa riqueza, com $<$ 25 espécies (Figura 1 e S1).

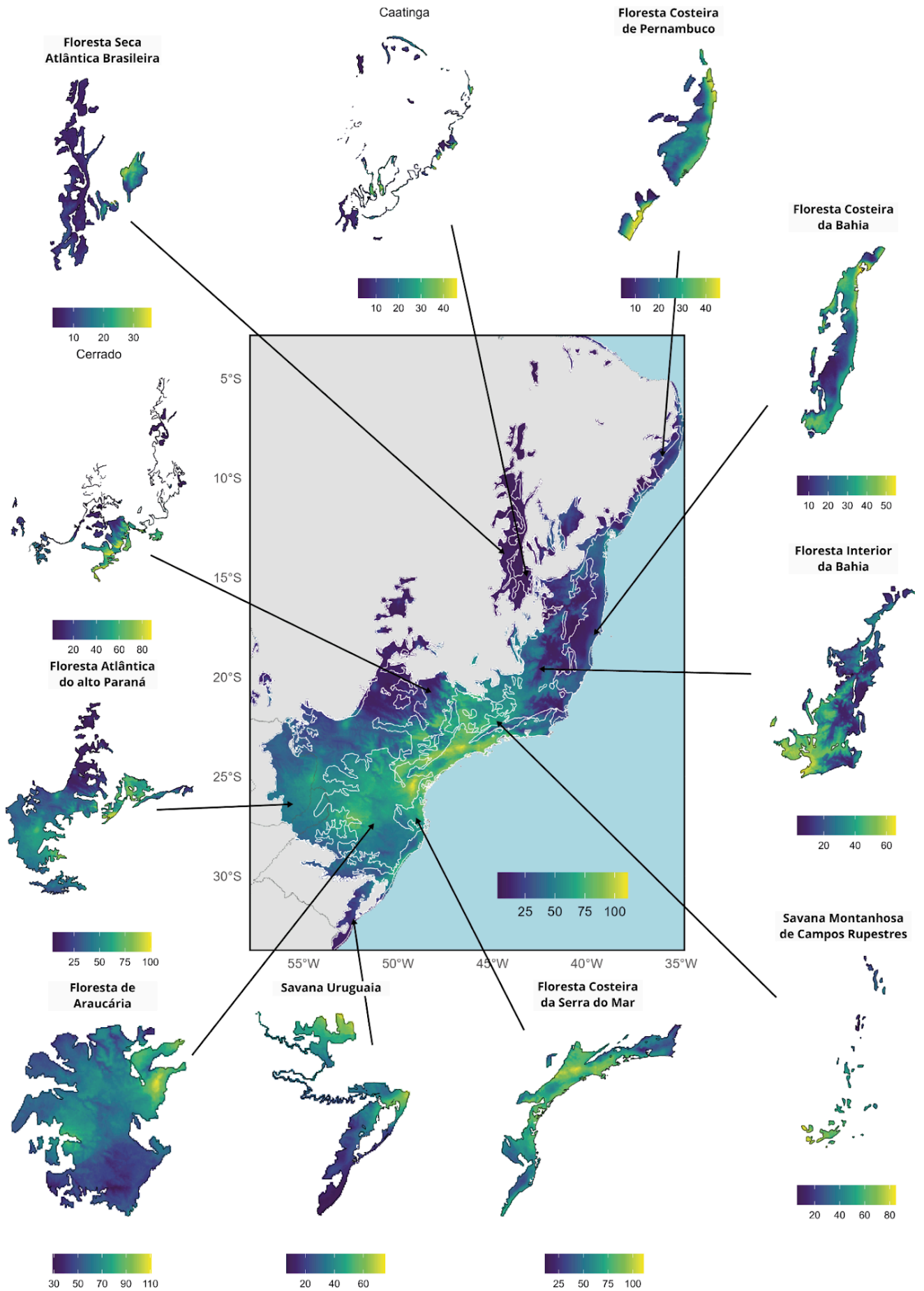


Figura 1. Padrão de riqueza espécies de abelhas nativas de Mata Atlântica ao longo do bioma e suas ecorregiões. Linhas brancas denotam os limites das ecorregiões.

A respeito da relação entre a riqueza de espécies e a heterogeneidade ambiental, encontramos que a variável que apresenta maior importância (*i.e.*, variância explicada) para a Mata Atlântica é a sazonalidade de temperatura, seguido pela heterogeneidade topográfica e geomórfica, as quais apresentam valores de importância similares. A densidade de riachos apresentou baixo poder explicativo (Figura 2). A sazonalidade da temperatura, heterogeneidade topográfica e geomórfica tiveram relação positiva com a riqueza de espécies, sendo esta relação mais forte para a primeira dessas variáveis (Figura 2).

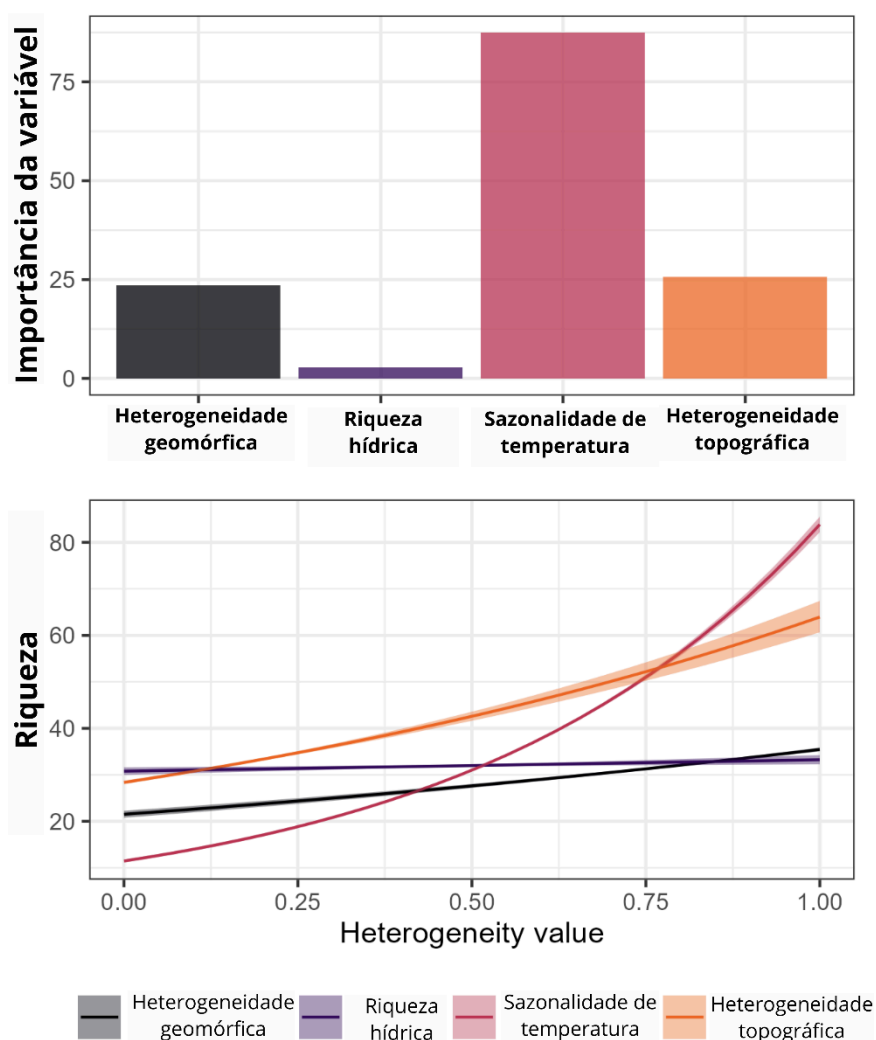


Figura 2. Importância das variáveis e a relação entre diferentes variáveis de heterogeneidade ambiental e a riqueza de espécies de abelhas nativas da Mata Atlântica

Quando explorado a relação entre a heterogeneidade ambiental e a riqueza de abelhas separadamente para cada ecorregião, encontramos que as diferentes variáveis contribuem de maneira diferente em cada ecorregião. Assim, a sazonalidade de temperatura foi a variável de maior importância em nove das 11 ecorregiões (Figura 3). Os maiores valores de importância foram para o Cerrado, Savana Uruguaia e Savana montanhosa de Campos Rupestres. A heterogeneidade topográfica se destaca nas ecorregiões da Savana Uruguaia, Floresta Atlântica do Alto Paraná e Florestas costeiras da Bahia. A heterogeneidade geomórfica e riqueza hídrica foram variáveis importantes na Caatinga, Cerrado e Florestas Costeiras da Bahia. A ecorregião da Florestas Costeiras da Serra do Mar foi a região que apresentou maior riqueza de espécies, contudo, também onde as variáveis de heterogeneidade ambiental menos explicaram sua diversidade (Figura 1 e 3).

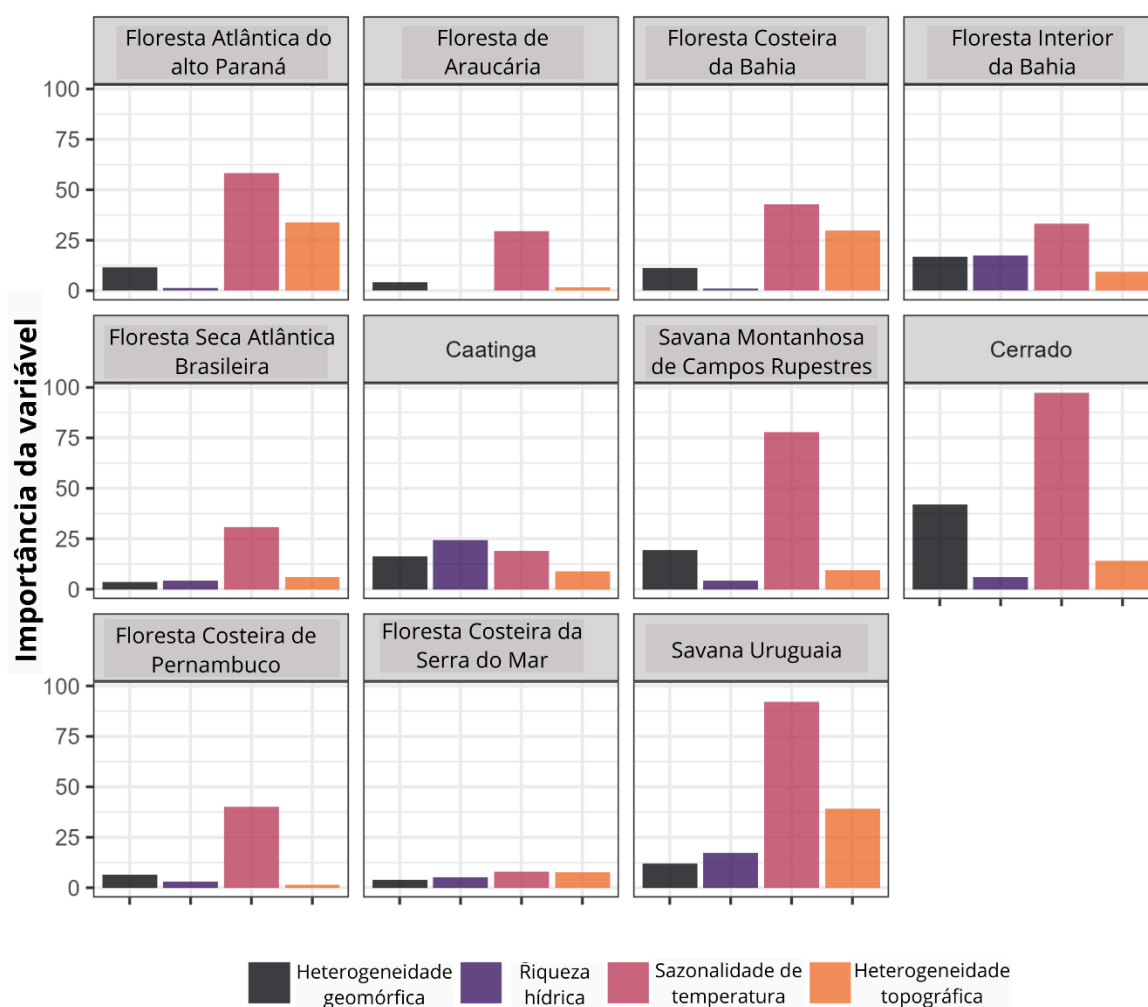


Figura 3. Importância das variáveis de heterogeneidade ambiental nas diferentes ecorregiões da Mata Atlântica.

As relações entre as variáveis de heterogeneidade ambiental e a riqueza de espécies foram diferentes entre as ecorregiões da Mata Atlântica. A sazonalidade de temperatura, de modo geral, é

a variável que exerce maior efeito na riqueza de espécies nas ecorregiões. A heterogeneidade topográfica teve uma relação positiva em Floresta Atlântica do Alto Paraná, Florestas Costeiras da Bahia, Florestas Secas Atlânticas Brasileiras, Caatinga-Cerrado e Savana Uruguaia, e negativa nos Savana montanhosa de Campos Rupestres e Florestas Costeiras da Serra do Mar. A heterogeneidade geomórfica apresentou, na maioria das ecorregiões, uma relação fraca, se destacando de forma positiva em Florestas Interiores da Bahia, Caatinga e Savana montanhosa de Campos Rupestres, e negativa nas Florestas Úmidas de Araucária, Florestas Costeiras da Bahia, Florestas Costeiras de Pernambuco e Savana Uruguaia (Figura 4).

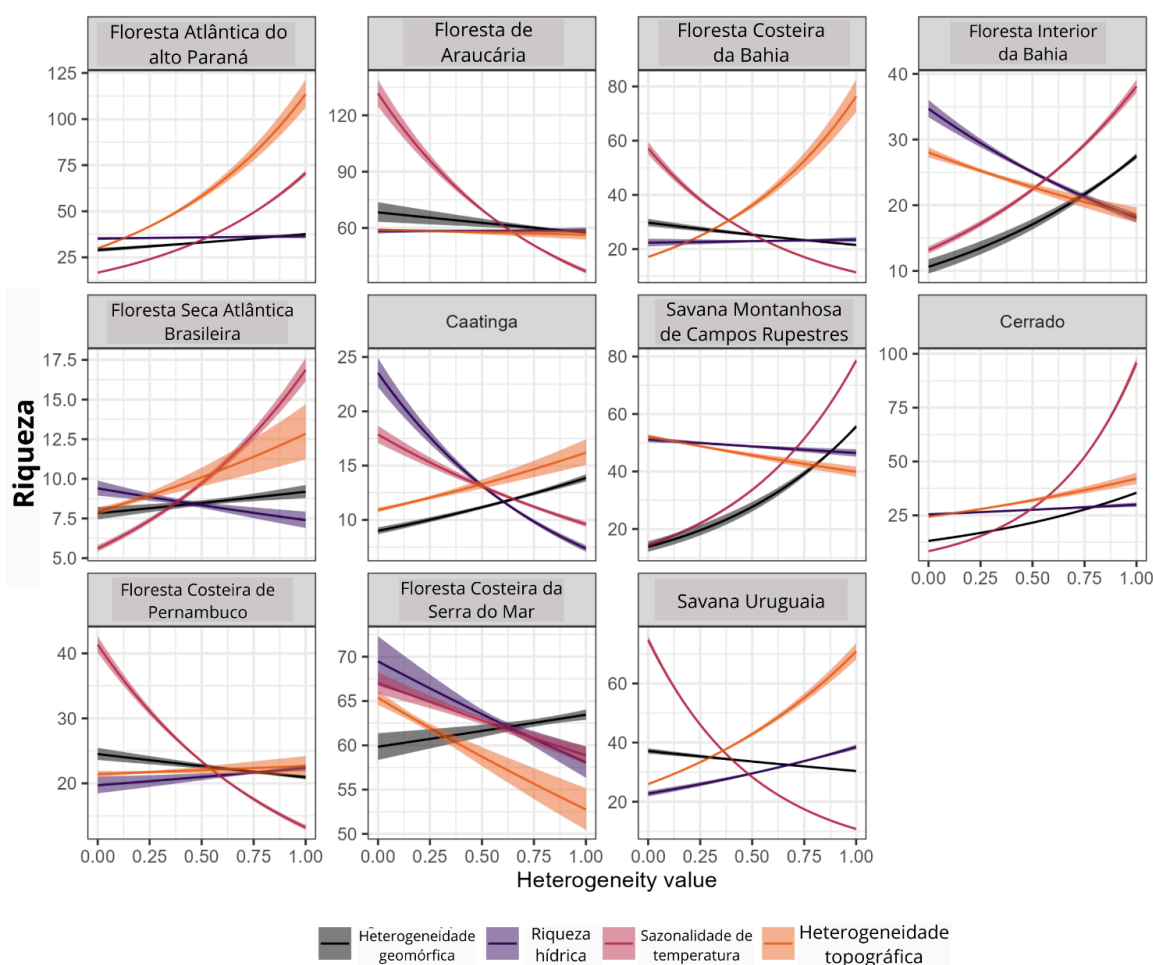


Figura 4. Relação entre variáveis ambientais e riqueza de espécies para as ecorregiões da Mata Atlântica.

4. DISCUSSÃO

Nesse trabalho buscamos descrever os padrões de diversidade das abelhas para a Mata Atlântica e investigar a influência de diferentes variáveis de heterogeneidade ambiental na riqueza de espécies tanto para o bioma, quanto para suas ecorregiões. Encontramos que a riqueza é maior nas regiões sul e sudoeste da Mata Atlântica e que a sazonalidade de temperatura e heterogeneidade

topográfica explicam parte desses padrões. Também, encontramos existe uma relação entre diferentes métricas de heterogeneidade ambiental e a riqueza de abelhas singulares para cada ecorregião.

O padrão de riqueza de abelhas que estimamos foi coincidente para outros grupos taxonômicos. Assim, as regiões onde se concentra a maior riqueza de abelhas (i.e., região sudoeste da Mata Atlântica) é coincide com a concentração de riqueza de espécies de aves, mamíferos e anfíbios (JENKINS et al., 2015) e diversidade filogenética de opiliões (Arachnida) (NOGUEIRA et al., 2019), e espécies endêmicas de anfíbios, répteis (cobras, lagartos e tartarugas), aves (passariformes e não passeriformes) e mamíferos (BROWN et al., 2020a; FIGUEIREDO et al., 2021). O padrão geral de riqueza de abelhas também foi coincidente com a riqueza de plantas lenhosas (ZWIENER et al., 2017). A ecorregião da Florestas Costeiras da Serra do Mar parece ser detentora de uma alta diversidade de muitos grupos taxonômico o que saliente a importância dessa ecorregião para a conservação da biodiversidade.

A sazonalidade de temperatura se mostrou a variável de heterogeneidade ambiental com maior importância para a Mata Atlântica e algumas das suas ecorregiões, na maioria dos casos tendo uma relação positiva com a riqueza de espécies. Essa relação não é a comumente encontrada em outros organismos, para morcegos e marsupiais da Mata Atlântica foi encontrado uma relação negativa entre sazonalidade da temperatura e a riqueza de espécies (DELICIELLOS et al., 2022; STEVENS, 2013; WEBER; CÁCERES, 2018), assim como fungos endógenos do Panamá (OITA et al., 2021). Porém, um estudo com plantas a nível global se achou uma relação positiva entre riqueza de espécies e sazonalidade da temperatura (TIETJE et al., 2022). Uma explicação provável para uma relação positiva entre a sazonalidade de temperatura e riqueza de espécies é que em locais com maior sazonalidade da temperatura ao longo do ano pode evitar a exclusão competitiva e promovendo nichos de espécies em diferentes estações (TONKIN et al., 2017). A variação sazonal está diretamente ligada à fenologia das plantas, afetando sua floração, por consequência, a disponibilidade de recursos (ESCOBEDO-KENEFIC et al., 2020).

A heterogeneidade topográfica e geomórfica mostrou relações positivas para a Mata Atlântica e para aquelas ecorregiões onde elas tiveram maior poder explicativo. A heterogeneidade topográfica é um fator importante na manutenção da diversidade na Mata Atlântica (DELICIELLOS et al., 2022). A heterogeneidade topográfica e geomórfica são variáveis relacionadas com a complexidade do terreno, à medida que a ambas as variáveis aumentem, espera-se um conjunto diversificado de microclimas, tipos de vegetação e oportunidades de nidificação para as abelhas (CAVIGLIASSO et al., 2022; DOHERTY et al., 2021; PARDEE et al., 2023; TUKIAINEN et al., 2019). Encostas íngremes, vales e elevações variáveis contribuem para um mosaico de habitats, cada um deles suportando diferentes comunidades vegetais, como é o caso do sudoeste da Mata

Atlântica que possui a maior riqueza de espécies arbóreas e mudanças significativas na composição (RODRIGUES; VILLA; NERI, 2019; ZWIENER et al., 2017). Assim, a alta diversidade de plantas pode fornecer uma variedade de recursos alimentares essenciais para as abelhas (CAVIGLIASSO et al., 2022; DZEKASHU et al., 2022; FELDERHOFF et al., 2023). Além disso, a variação de microclimas criada pela topografia pode promover a coexistência de espécies com diferentes necessidades ambientais, resultando em uma maior complexidade ecológica em áreas com relevo mais acidentado (MUSCARELLA et al., 2020).

A densidade de riachos é uma variável relativamente pouco estudada a respeito de outras métricas de heterogeneidade ambiental, como aquelas relacionadas à topografia ou clima. Contudo, apesar da água ser um recurso fundamental para as abelhas (ROSA-FONTANA et al., 2020; WILSON RANKIN; BARNEY; LOZANO, 2020; MCCUNE et al., 2021), encontramos uma baixa relação da riqueza de abelhas com a densidade de riachos. Uma explicação provável é que, ao contrário de outros organismos, as abelhas têm como principais necessidades a disponibilidade de recursos florais (VAUDO et al., 2015) e locais para nidificação (REQUIER; LEONHARDT, 2020). Por mais que determinadas espécies de abelhas utilizarem água para a construção de ninhos ou para a regulação da temperatura dentro das colônias (STABENTHEINER; KOVAC; BRODSCHNEIDER, 2010; STABENTHEINER et al., 2021) Em florestas tropicais, como a Mata Atlântica, a umidade e a alta pluviosidade aumentam a abundância de recursos florais, se correlacionando com maior atividade de abelhas, indicando que os níveis de umidade aumentam as oportunidades de forrageamento (SILVA; RAMALHO; ROSA, 2011; MARQUES; DEPRÁ; GAGLIANONE, 2018). Outra explicação provável se dá a como essa variável foi calculada, representando cursos de água potenciais, isto é, a curso de água que podem não existirem de forma permanente. Assim essas variáveis não distinguem cursos d'água intermitentes de permanentes principalmente nas regiões mais secas da Mata Atlântica (i.e., nordeste do Brasil).

Apesar da importância da sazonalidade da temperatura, heterogeneidade topográfica e geomórfica, para as ecorregiões que apresentaram maior riqueza de espécies, como a Floresta Costeira da Serra do Mar e Floresta Ombrófila Mista, essas variáveis tiveram um baixo poder explicativo. Isto evidencia que outras variáveis estariam determinando de maneira mais importantes os padrões de diversidade dessas ecorregiões. A Florestas Costeiras da Serra do Mar e Floresta Ombrófila Mista poderiam apresentar alta estabilidade climática histórica, promovendo condições favoráveis para a sobrevivência de linhagens de espécies mais antigas e o surgimento de novas (especiação) (BROWN et al., 2020b; CARNAVAL et al., 2014). Outros fatores determinantes poderiam ser a qualidade e a abundância de recursos, como fontes florais para abelhas em diferentes períodos do ano (FLO et al., 2018), sendo esse um fator determinante para a manutenção da diversidade de abelhas (VAUDO et al., 2015; KLAUS et al., 2021). A nível global, a radiação solar

e precipitação foram determinantes dos padrões de diversidade de abelhas (ORR et al., 2021). Seriam necessários outros estudos explorando outras variáveis nessas regiões.

As variáveis de heterogeneidade ambiental mostraram relações específicas com a riqueza de espécies específicas para cada ecorregião. A não-estacionariedade dessas relações denota que algumas variáveis podem ter maior importância em algumas regiões que outras (EME et al., 2015). Sendo assim, a não-estacionariedade nas diferentes ecorregiões denota que padrões e processos ecológicos variam ao longo de diferentes escalas, reforçando a necessidade de complementar análises globais com as específicas de cada ecorregião.

Para além das descobertas, este estudo apresenta limitação, as quais estão relacionadas à complexidade intrínseca do grupo das abelhas e às particularidades de cada espécie. Primeiramente, a diversidade ecológica das abelhas na Mata Atlântica, com diferentes hábitos de vida e requisitos específicos de habitat, dificulta a padronização dos dados de ocorrência e a generalização dos resultados. Além disso, enfrenta-se dificuldades associadas à obtenção de dados de ocorrência precisos, especialmente em áreas de difícil acesso ou com baixa cobertura de estudos anteriores. Mesmo utilizando modelos de distribuição de espécies, a falta de dados de abelhas, impossibilitou que muitas espécies tivessem sua distribuição estimadas.

5. CONCLUSÕES

O presente estudo apresentou a relação da diversidade de abelhas ao longo da Mata Atlântica e sua relação com diferentes variáveis de heterogeneidade ambiental. Nossos resultados indicam que a Florestas Costeiras da Serra do Mar e a Floresta Ombrófila Mista como as regiões com maior riqueza de espécies. Por outro lado, regiões costeiras do Nordeste, como as Florestas Costeiras de Pernambuco, e áreas interiores mais secas, como a Caatinga e as Florestas do Interior da Bahia, apresentaram a menor diversidade. A sazonalidade de temperatura emergiu como a variável que apresentou maior importância na explicação da riqueza de espécies e com uma relação positiva com a riqueza de espécies na maioria das ecorregiões. A heterogeneidade topográfica e geomórfica também foram relevantes. No entanto, a riqueza hídrica demonstrou baixa contribuição para os padrões de riqueza, indicando que a disponibilidade de corpos hídricos pode não ser um fator determinante para as abelhas em ambientes como a Mata Atlântica. Evidenciamos que a relação entre as variáveis de heterogeneidade ambiental e a riqueza de espécies variam significativamente entre as regiões. Isto reforça a necessidade de estudar os padrões de diversidade em múltiplas escalas, tanto globais quanto regionais, para evidenciar as nuances em cada ecorregião. Curiosamente, nas ecorregiões com a maior riqueza de espécies a heterogeneidade ambiental mostrou baixo poder explicativo, sugerindo que outros fatores são os determinantes da biodiversidade local.

6. REFERÊNCIAS

- AMATULLI, G. et al. Geomorpho90m, empirical evaluation and accuracy assessment of global high-resolution geomorphometric layers. **Scientific Data**, v. 7, n. 1, p. 1–18, 28 maio 2020.
- AMATULLI, G. et al. Hydrography90m: a new high-resolution global hydrographic dataset. **Earth System Science Data**, v. 14, n. 10, p. 4525–4550, 17 out. 2022.
- BAKER, D. J. et al. Correlations between spatial sampling biases and environmental niches affect species distribution models. **Global Ecology and Biogeography**, v. n/a, n. n/a, p. 1–13, 2022.
- BATISTA, C. B.; DE LIMA, I. P.; LIMA, M. R. Beta diversity patterns of bats in the Atlantic Forest: How does the scale of analysis affect the importance of spatial and environmental factors? **Journal of Biogeography**, v. 48, n. 1, p. 1–10, 2021.
- BELLO, C. et al. Atlantic frugivory: a plant–frugivore interaction data set for the Atlantic Forest. **Ecology**, v. 98, n. 6, p. 1729–1729, 2017.
- BREINER, F. T. et al. Overcoming limitations of modelling rare species by using ensembles of small models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 10, p. 1210–1218, 2015.
- BROWN, J. L. et al. Seeing the forest through many trees: Multi-taxon patterns of phylogenetic diversity in the Atlantic Forest hotspot. **Diversity and Distributions**, p. ddi.13116, 7 jul. 2020a.
- BROWN, S. C. et al. Persistent Quaternary climate refugia are hospices for biodiversity in the Anthropocene. **Nature Climate Change**, v. 10, n. 3, p. 244–248, mar. 2020b.
- BUKOWSKI, B. et al. DNA barcodes reveal striking arthropod diversity and unveil seasonal patterns of variation in the southern Atlantic Forest. **PLOS ONE**, v. 17, n. 4, p. e0267390, 28 abr. 2022.
- BURDINE, J. D.; MCCLUNEY, K. E. Differential sensitivity of bees to urbanization-driven changes in body temperature and water content. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 1643, 7 fev. 2019.
- CARNAVAL, A. C. et al. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1792, p. 20141461, 7 out. 2014.
- CARPENTER, G.; GILLISON, A. N.; WINTER, J. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. **Biodiversity and Conservation**, v. 2, n. 6, p. 667–680, dez. 1993.
- CARVALHO, C. DA S. et al. Environmental heterogeneity and sampling relevance areas in an Atlantic forest endemism region. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 19, n. 3, p. 311–318, 1 jul. 2021.
- CAVIGLIASSO, P. et al. Influence of landscape composition on wild bee communities: Effects of functional landscape heterogeneity. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 340, p. 108150, dez. 2022.
- CLASSEN, A. et al. Temperature versus resource constraints: which factors determine bee diversity on Mount Kilimanjaro, Tanzania? **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 6, p. 642–652, 2015.
- CORTOPASSI-LAURINO, M.; VELTHUIS, H.; NOGUEIRA-NETO, P. Diversity of stingless bees from the Amazon forest in Xapuri (Acre). **Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting**, v. 18, p. 105–114, 2007.
- DE MARCO, P.; NÓBREGA, C. C. Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. **PLOS ONE**, v. 13, n. 9, p. e0202403, 2018.
- DELICIELLOS, A. C. et al. Species Richness and Endemism of Marsupials in the Atlantic Forest: Spatial Patterns and Drivers. Em: CÁCERES, N.; DICKMAN, C. R. (Eds.). **American and Australasian**

Marsupials: An Evolutionary, Biogeographical, and Ecological Approach. Cham: Springer International Publishing, 2022. p. 1–23.

DINERSTEIN, E. et al. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. **BioScience**, v. 67, n. 6, p. 534–545, 1 jun. 2017.

DOHERTY, K. D. et al. Fine-grained topographic diversity data improve site prioritization outcomes for bees. **Ecological Indicators**, v. 132, p. 108315, dez. 2021.

DOMISCH, S. et al. Spatially explicit species distribution models: A missed opportunity in conservation planning? **Diversity and Distributions**, v. 25, n. 5, p. 758–769, 2019.

DOOL, S. E.; PICKER, M. D.; EBERHARD, M. J. B. Limited dispersal and local adaptation promote allopatric speciation in a biodiversity hotspot. **Molecular Ecology**, v. 31, n. 1, p. 279–295, jan. 2022.

DOREY, J. B. et al. A globally synthesised and flagged bee occurrence dataset and cleaning workflow. **Scientific Data**, v. 10, n. 747, 2 jul. 2023.

DUFOUR, A. et al. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. **Ecography**, v. 29, n. 4, p. 573–584, ago. 2006.

DUTILLEUL, Pierre; LEGENDRE, Pierre. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. **Oikos**, p. 152-171, 1993.

DZEKASHU, F. F. et al. Floral turnover and climate drive seasonal bee diversity along a tropical elevation gradient. **Ecosphere**, v. 13, n. 3, p. e3964, mar. 2022.

EME, D. et al. Multi-causality and spatial non-stationarity in the determinants of groundwater crustacean diversity in Europe. **Ecography**, v. 38, n. 5, p. 531–540, maio 2015.

ESCOBEDO-KENEFIC, N. et al. Disentangling the effects of local resources, landscape heterogeneity and climatic seasonality on bee diversity and plant-pollinator networks in tropical highlands. **Oecologia**, v. 194, n. 3, p. 333–344, 1 nov. 2020.

FAORO, H.; DE SOUZA, E. M.; PEDROSA, F. O. Brazilian Atlantic Forest Soil Metagenome. Em: HIGHLANDER, S. K.; RODRIGUEZ-VALERA, F.; WHITE, B. A. (Eds.). **Encyclopedia of Metagenomics: Environmental Metagenomics**. Boston, MA: Springer US, 2015. p. 54–59.

FEITOSA, R. M. et al. Social Insects of the Atlantic Forest. Em: MARQUES, M. C. M.; GRELLE, C. E. V. (Eds.). **The Atlantic Forest**. 1. ed. Cham: Springer International Publishing, 2021. p. 151–183.

FELDERHOFF, J. et al. Vegetation complexity and nesting resource availability predict bee diversity and functional traits in community gardens. **Ecological Applications**, v. 33, n. 2, p. e2759, mar. 2023.

FIGUEIREDO, M. D. S. L. et al. Tetrapod Diversity in the Atlantic Forest: Maps and Gaps. Em: MARQUES, M. C. M.; GRELLE, C. E. V. (Eds.). **The Atlantic Forest**. Cham: Springer International Publishing, 2021. p. 185–204.

FLO, V. et al. Yearly fluctuations of flower landscape in a Mediterranean scrubland: Consequences for floral resource availability. **PLOS ONE**, v. 13, n. 1, p. e0191268, 18 jan. 2018.

FORTIN, M.-J.; DALE, M. R. T. **Spatial analysis a guide for ecologists**. Cambridge, N.Y.: Cambridge University Press, 2005.

FOURCADE, Y. Fine-tuning niche models matters in invasion ecology. A lesson from the land planarian *Obama nungara*. **Ecological Modelling**, v. 457, p. 109686, 1 out. 2021.

- GARRAFFONI, A. R. S.; MOURA, F. R.; LOURENÇO, A. P. Areas of endemism in the Atlantic Forest: quantitative biogeography insights from orchid bees (Apidae: Euglossini). **Apidologie**, v. 48, n. 4, p. 513–522, 1 jul. 2017.
- GREENWELL, B., M.; BOEHMKE, B., C. Variable Importance Plots—An Introduction to the vip Package. **The R Journal**, v. 12, n. 1, p. 343, 2020.
- GUILLERA-ARROITA, G. et al. Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 3, p. 276–292, 2015.
- HOFFMEISTER, C. H.; FERRARI, A. Areas of endemism of arthropods in the Atlantic Forest (Brazil): an approach based on a metaconsensus criterion using endemicity analysis. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 119, n. 1, p. 126–144, 1 set. 2016.
- JENKINS, C. N. et al. Patterns of Vertebrate Diversity and Protection in Brazil. **PLOS ONE**, v. 10, n. 12, p. e0145064, 17 dez. 2015.
- KARGER, D. N. et al. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. **Scientific Data**, v. 4, p. 170122, 5 set. 2017.
- KEETON, W. S.; KRAFT, C. E.; WARREN, D. R. MATURE AND OLD-GROWTH RIPARIAN FORESTS: STRUCTURE, DYNAMICS, AND EFFECTS ON ADIRONDACK STREAM HABITATS. **Ecological Applications**, v. 17, n. 3, p. 852–868, abr. 2007.
- KLAUS, F. et al. Floral resource diversification promotes solitary bee reproduction and may offset insecticide effects – evidence from a semi-field experiment. **Ecology Letters**, v. 24, n. 4, p. 668–675, 2021.
- KLEIN, A.-M. et al. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1608, p. 303–313, 27 out. 2006.
- KLEIN, S. et al. Why Bees Are So Vulnerable to Environmental Stressors. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 32, n. 4, p. 268–278, abr. 2017.
- KREMEN, C. et al. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. **Ecology Letters**, v. 7, n. 11, p. 1109–1119, 2004.
- KÜHNHOLZ, S.; SEELEY, T. D. The control of water collection in honey bee colonies. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 41, n. 6, p. 407–422, 11 dez. 1997.
- LENTH, R. V. Least-Squares Means: The R Package lsmeans. **Journal of Statistical Software**, v. 69, n. 1, 2016.
- LEROY, B. et al. Without quality presence–absence data, discrimination metrics such as TSS can be misleading measures of model performance. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 9, p. 1994–2002, 2018.
- LI, H.; REYNOLDS, J. F. On definition and quantification of heterogeneity. **Oikos**, p. 280–284, 1995.
- MALINIEMI, T. et al. Too much diversity—Multiple definitions of geodiversity hinder its potential in biodiversity research. **Diversity and Distributions**, v. 30, n. 6, p. e13843, 2024.
- MARQUES, M. F.; DEPRÁ, M. S.; GAGLIANONE, M. C. Seasonal Variation in Bee-Plant Interactions in an Inselberg in the Atlantic Forest in Southeastern Brazil. **Sociobiology**, v. 65, n. 4, p. 612, 11 out. 2018.
- MARTÍNEZ-BLANCAS, A.; MARTORELL, C. Changes in niche differentiation and environmental filtering over a hydric stress gradient. **Journal of Plant Ecology**, v. 13, n. 2, p. 185–194, 1 abr. 2020.

MCCUNE, F. et al. Supplying honey bees with waterers: a precautionary measure to reduce exposure to pesticides. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 28, n. 14, p. 17573–17586, abr. 2021.

MICHENER, C. D. **The Bees of the World**. [s.l.] JHU Press, 2007.

MITTERMEIER, R. A. et al. **Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions**. [s.l.] Conservation International, 2005.

MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: The Brazilian atlantic forest. **BIOTROPICA**, v. 32, n. 4, p. 786–792, 2000.

MUSCARELLA, R. et al. Effects of topography on tropical forest structure depend on climate context. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 1, p. 145–159, jan. 2020.

MUYLAERT, R. L. et al. UMA NOTA SOBRE OS LIMITES TERRITORIAIS DA MATA ATLÂNTICA. **Oecologia Australis**, v. 22, n. 03, p. 302–311, 11 set. 2018.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, fev. 2000.

NOGUEIRA, A. D. A. et al. Spatial variation in phylogenetic diversity of communities of Atlantic Forest harvestmen (Opiliones, Arachnida). **Insect Conservation and Diversity**, v. 12, n. 5, p. 414–426, set. 2019.

O'DONNELL, M. S.; IGNIZIO, D. A. **Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States: Data Series**. [s.l.: s.n.].

OITA, S. et al. Climate and seasonality drive the richness and composition of tropical fungal endophytes at a landscape scale. **Communications Biology**, v. 4, n. 1, p. 313, 9 mar. 2021.

OLLERTON, J.; WINFREE, R.; TARRANT, S. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, v. 120, n. 3, p. 321–326, 2011.

OLSON, D. M. et al. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. **BioScience**, v. 51, n. 11, p. 933–938, 1 nov. 2001.

ORR, M. C. et al. Global Patterns and Drivers of Bee Distribution. **Current Biology**, v. 31, n. 3, p. 451–458.e4, 8 fev. 2021.

PARDEE, G. L. et al. Local and landscape factors influence plant-pollinator networks and bee foraging behavior across an urban corridor. **Land**, v. 12, n. 2, p. 362, 29 jan. 2023.

PEBESMA, E.; BIVAND, R. **Spatial Data Science: With Applications in R**. New York: Chapman and Hall/CRC, 2023.

POTTS, S. G. et al. Linking Bees and Flowers: How Do Floral Communities Structure Pollinator Communities? **Ecology**, v. 84, n. 10, p. 2628–2642, 2003.

PRADO, D. E.; GIBBS, P. E. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 80, n. 4, p. 902, 1993.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. **R Foundation for Statistical Computing**, 2024. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>

RAMOS, S. E.; SCHIESTL, F. P. Rapid plant evolution driven by the interaction of pollination and herbivory. **Science**, v. 364, n. 6436, p. 193–196, 12 abr. 2019.

- REQUIER, F.; LEONHARDT, S. D. Beyond flowers: including non-floral resources in bee conservation schemes. **Journal of Insect Conservation**, v. 24, n. 1, p. 5–16, fev. 2020.
- RIBEIRO, B. R. et al. *bdc*: A toolkit for standardizing, integrating and cleaning biodiversity data. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 13, n. 7, p. 1421–1428, 2022.
- RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, jun. 2009.
- RICKETTS, T. H. et al. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? **Ecology Letters**, v. 11, n. 5, p. 499–515, maio 2008.
- RODRIGUES, A. C. et al. Fine-scale habitat differentiation shapes the composition, structure and aboveground biomass but not species richness of a tropical Atlantic forest. **Journal of Forestry Research**, v. 31, n. 5, p. 1599–1611, out. 2020.
- RODRIGUES, A. C.; VILLA, P. M.; NERI, A. V. Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic forest. **Ecological Indicators**, v. 102, p. 208–217, jul. 2019.
- ROGERS, S. R.; TARPY, D. R.; BURRACK, H. J. Bee Species Diversity Enhances Productivity and Stability in a Perennial Crop. **PLOS ONE**, v. 9, n. 5, p. e97307, 9 maio 2014.
- ROLLINSON, C. R. et al. Working across space and time: nonstationarity in ecological research and application. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 19, n. 1, p. 66–72, 2021.
- ROSA-FONTANA, A. DE S. et al. Is the Water Supply a Key Factor in Stingless Bees' Intoxication? **Journal of Insect Science**, v. 20, n. 6, p. 26, 1 nov. 2020.
- ROSE, M. B. et al. Uncertainty in consensus predictions of plant species' vulnerability to climate change. **Diversity and distributions**, v. 30, p. e13898, 2024.
- RUBENE, D.; SCHROEDER, M.; RANIUS, T. Diversity patterns of wild bees and wasps in managed boreal forests: Effects of spatial structure, local habitat and surrounding landscape. **Biological Conservation**, v. 184, p. 201–208, 1 abr. 2015.
- SILVA, M. D. E.; RAMALHO, M.; ROSA, J. F. Por que *Melipona scutellaris* (Hymenoptera, Apidae) forrageia sob alta umidade relativa do ar? **Iheringia. Série Zoologia**, v. 101, n. 1–2, p. 131–137, jun. 2011.
- SOUZA, Y. et al. ATLANTIC MAMMALS: a data set of assemblages of medium- and large-sized mammals of the Atlantic Forest of South America. **Ecology**, v. 100, n. 10, p. e02785, 2019.
- STABENTHEINER, A. et al. Coping with the cold and fighting the heat: thermal homeostasis of a superorganism, the honeybee colony. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 207, n. 3, p. 337–351, maio 2021.
- STABENTHEINER, A.; KOVAC, H.; BRODSCHNEIDER, R. Honeybee Colony Thermoregulation – Regulatory Mechanisms and Contribution of Individuals in Dependence on Age, Location and Thermal Stress. **PLoS ONE**, v. 5, n. 1, p. e8967, 29 jan. 2010.
- STEHMANN, J. R. et al. (EDS.). **Plantas da Floresta Atlântica**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2009.
- STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 866–880, jul. 2014.
- STEIN, A.; KREFT, H. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. **Biological Reviews**, v. 90, n. 3, p. 815–836, ago. 2015.

- STEVENS, R. D. Gradients of Bat Diversity in Atlantic Forest of South America: Environmental Seasonality, Sampling Effort and Spatial Autocorrelation. **Biotropica**, v. 45, n. 6, p. 764–770, nov. 2013.
- STOLAR, J.; NIELSEN, S. E. Accounting for spatially biased sampling effort in presence-only species distribution modelling. **Diversity and Distributions**, v. 21, n. 5, p. 595–608, 2015.
- TIEFELSDORF, M.; GRIFFITH, D. A. Semiparametric Filtering of Spatial Autocorrelation: The Eigenvector Approach. **Environment and Planning A: Economy and Space**, v. 39, n. 5, p. 1193–1221, maio 2007.
- TIETJE, M. et al. Global variation in diversification rate and species richness are unlinked in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 119, n. 27, p. e2120662119, 5 jul. 2022.
- TONKIN, J. D. et al. Seasonality and predictability shape temporal species diversity. **Ecology**, v. 98, n. 5, p. 1201–1216, maio 2017.
- TUKIAINEN, H. et al. Spatial relationship between biodiversity and geodiversity across a gradient of land-use intensity in high-latitude landscapes. **Landscape Ecology**, v. 32, n. 5, p. 1049–1063, 1 maio 2017.
- TUKIAINEN, H. et al. Landforms contribute to plant biodiversity at alpha, beta and gamma levels. **Journal of Biogeography**, v. 46, n. 8, p. 1699–1710, 2019.
- VARELA, S. et al. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. **Ecography**, v. 37, p. 1084–1091, 2014.
- VAUDO, A. D. et al. Bee nutrition and floral resource restoration. **Current Opinion in Insect Science**, v. 10, p. 133–141, ago. 2015.
- VELAZCO, S. J. E. et al. On opportunities and threats to conserve the phylogenetic diversity of Neotropical palms. **Diversity and Distributions**, v. 27, p. 512–523, 2021.
- VELAZCO, S. J. E. et al. flexsdm: An R package for supporting a comprehensive and flexible species distribution modelling workflow. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 13, n. 8, p. 1661–1669, 2 maio 2022.
- WAN, J.-Z.; WANG, C.-J.; MARQUET, P. A. Environmental heterogeneity as a driver of terrestrial biodiversity on a global scale. **Progress in Physical Geography: Earth and Environment**, v. 47, n. 6, p. 912–930, 1 dez. 2023.
- WEBER, M. D. M.; CÁCERES, N. C. Spatial variation in bat species richness in a forest-grassland transitional region of southeastern South America. **Oecologia Australis**, v. 22, n. 02, p. 156–167, 12 jun. 2018.
- WHALEN, M. A.; AQUILINO, K. M.; STACHOWICZ, J. J. Grazer diversity interacts with biogenic habitat heterogeneity to accelerate intertidal algal succession. **Ecology**, v. 97, n. 8, p. 2136–2146, ago. 2016.
- WILSON RANKIN, E. E.; BARNEY, S. K.; LOZANO, G. E. Reduced Water Negatively Impacts Social Bee Survival and Productivity Via Shifts in Floral Nutrition. **Journal of Insect Science**, v. 20, n. 5, p. 15, 1 set. 2020.
- XU, W. et al. Soil phosphorus heterogeneity promotes tree species diversity and phylogenetic clustering in a tropical seasonal rainforest. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 24, p. 8719–8726, dez. 2016.
- ZIZKA, A. et al. CoordinateCleaner: Standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases. **Methods in Ecology and Evolution**, 2019.
- ZOBEL, M. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 1, p. 8–18, 2016.

ZWIENER, V. P. et al. Climate change as a driver of biotic homogenization of woody plants in the Atlantic Forest. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 3, p. 298–309, 2017.

Material Suplementar

Figuras suplementares

Figura S1: Mapa das ecorregiões da Mata Atlântica.

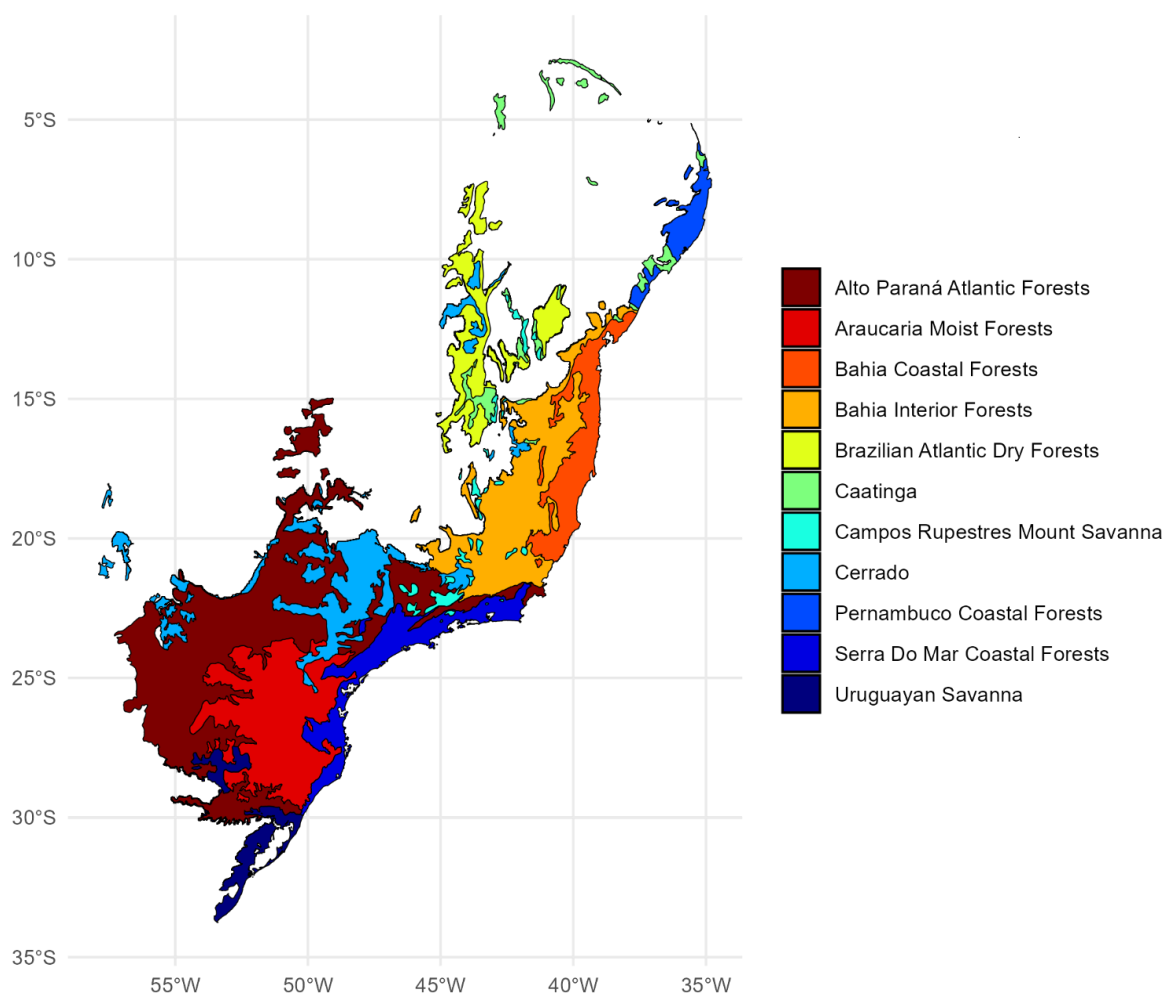


Figura S3. Padrão geográfico das variáveis de heterogeneidade ambiental utilizadas para relacionar com a riqueza de abelhas da Mata Atlântica

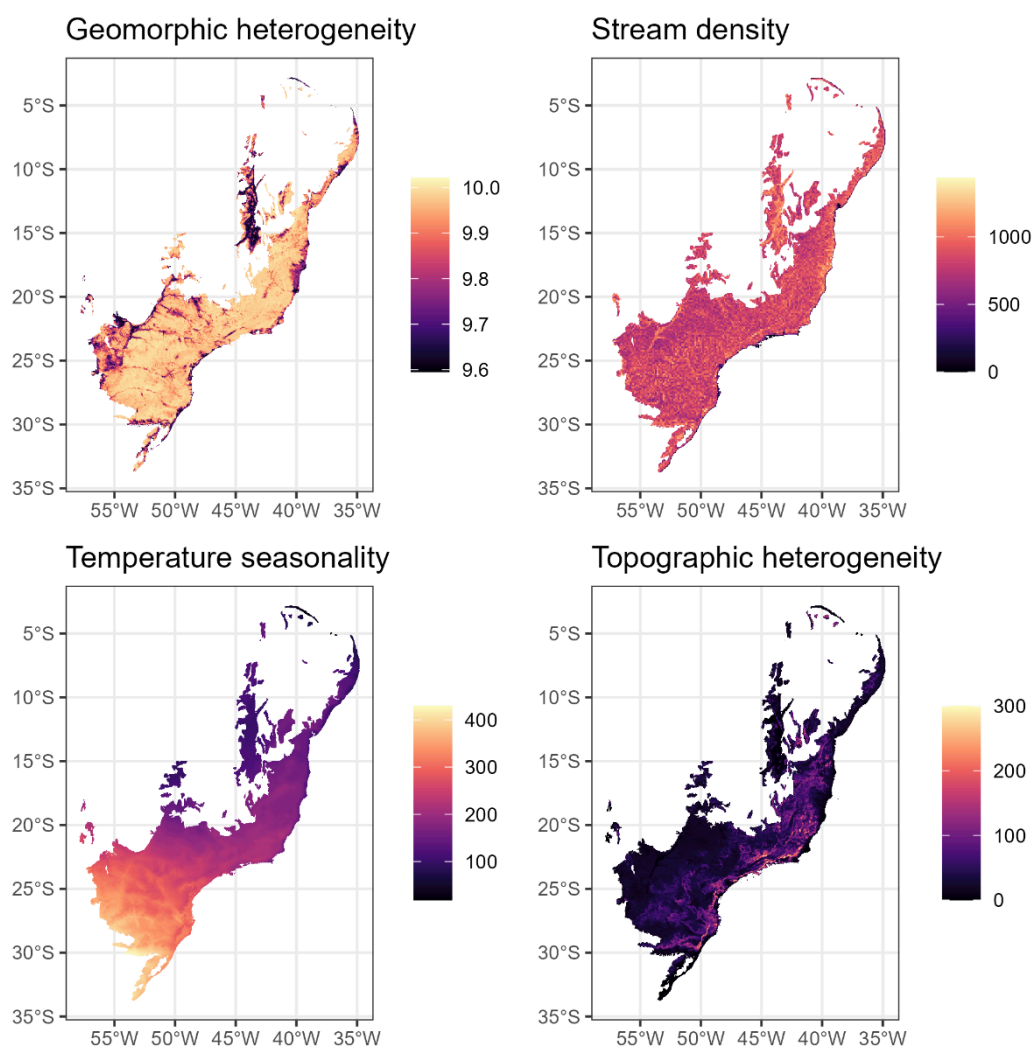


Figura S4: Performance dos ESM (esm_) e modelos consensos (median) com base às métricas de Sorensen e IMAE

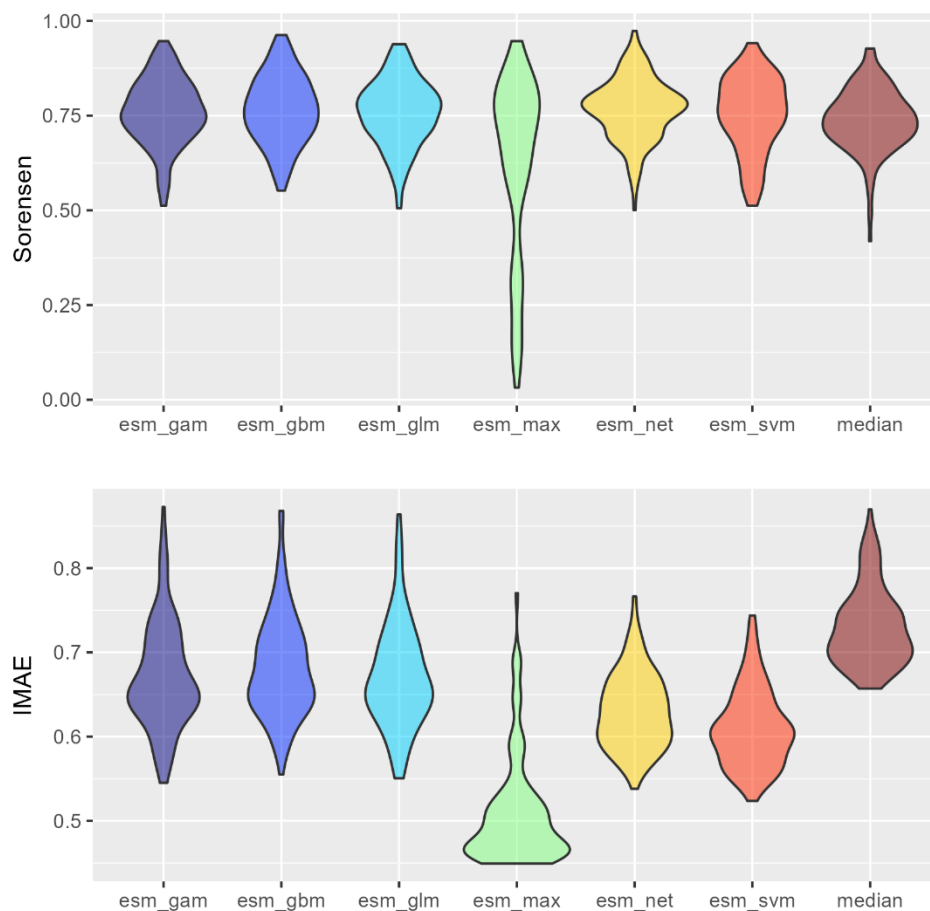
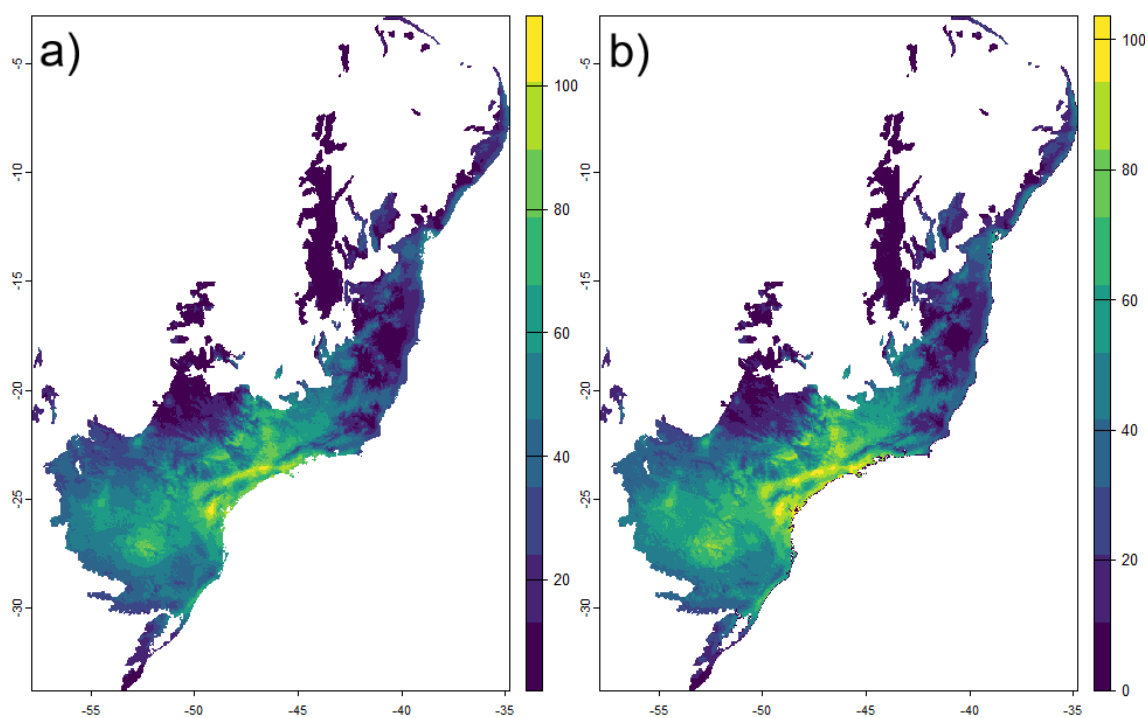


Figura S5: Padrão da riqueza de espécies com base a (a) todas as espécies de abelhas (distribuições modeladas + distribuições estimadas) e (b) somente as espécies modeladas



Tabelas suplementares

Tabela S1. Lista das ecorregiões analisadas e os nomes das ecorregiões originais. As ecorregiões com expressões geográficas muito pequenas foram unidas às ecorregiões maiores e mais próximas.

Ecorregião analisada	Ecorregião original
Alto Paraná Atlantic Forests	Alto Paraná Atlantic Forests
Alto Paraná Atlantic Forests	Humid Chaco
Araucaria Moist Forests	Araucaria Moist Forests
Bahia Coastal Forests	Bahia Coastal Forests
Bahia Interior Forests	Bahia Interior Forests
Brazilian Atlantic Dry Forests	Brazilian Atlantic Dry Forests
Caatinga	Caatinga
Caatinga	Caatinga Enclaves Moist Forests
Caatinga	Maranhão Babaçu Forests
Caatinga	Northeast Brazil Restingas
Campos Rupestres Mount Savanna	Campos Rupestres Montane Savanna
Cerrado	Cerrado
Cerrado	Chiquitano Dry Forests
Cerrado	Pantanal
Pernambuco Coastal Forests	Pernambuco Coastal Forests
Pernambuco Coastal Forests	Pernambuco Interior Forests
Serra Do Mar Coastal Forests	Serra Do Mar Coastal Forests
Uruguayan Savanna	Southern Cone Mesopotamian Savanna
Uruguayan Savanna	Uruguayan Savanna

Tabela S2. Parâmetros e hiperparâmetros utilizados em cada algoritmo, valores e número de combinações de hiperparâmetros, e códigos de R usados para gerar a sequência de valores.

Algoritmo	Valores de hiperparâmetros	Número de combinações	Outros parâmetros
BRT	n.trees = seq(10, 200, by=20) shrinkage = seq(0.1, 1.5, by=0.2) n.minobsinnode= seq(1,5 by=1)	400	Família de distribuição binomial
MAX	Regmult =seq(0.1, 5, by=0.2) Classes= c("l", "lq", "lqh", "lqhp", "lqhpt")	125	10000 pontos de fundo
RAF	mtry = seq (1, 8, 1))	8	
SVM	C= seq(2, 60, 5), Sigma= c(seq(0.001, 0.2, 0.002))	1200	
GAM			K=-1 Família de distribuição binomial
GLM			Polinômios de segunda ordem. Família de distribuição binomial
GAU			Método de aproximação de Laplace