

**INFLUÊNCIA DA ESTRUTURA DA PAISAGEM EM MULTIESCALA E EM  
DIFERENTES RESOLUÇÕES TEMÁTICAS SOBRE COMUNIDADES DE  
ABELHAS EUGLOSSINI (HYMENOPTERA: APIDAE) NA MATA  
ATLÂNTICA**

**LÁZARO DA SILVA CARNEIRO**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO 2021

**INFLUÊNCIA DA ESTRUTURA DA PAISAGEM EM MULTIESCALA E EM  
DIFERENTES RESOLUÇÕES TEMÁTICAS SOBRE COMUNIDADES DE  
ABELHAS EUGLOSSINI (HYMENOPTERA: APIDAE) NA MATA  
ATLÂNTICA**

**LÁZARO DA SILVA CARNEIRO**

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Maria Cristina Gaglianone  
Coorientador: Prof. Dr. Willian Moura de Aguiar (UEFS)

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

Fevereiro 2021

**FICHA CATALOGRÁFICA**

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

C289

Carneiro, Lázaro da Silva.

INFLUÊNCIA DA ESTRUTURA DA PAISAGEM EM MULTIESCALA E EM DIFERENTES RESOLUÇÕES TEMÁTICAS SOBRE COMUNIDADES DE ABELHAS EUGLOSSINI (HYMENOPTERA : APIDAE) NA MATA ATLÂNTICA / Lázaro da Silva Carneiro. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2021.

157 f.

Inclui bibliografia.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2021.

Orientadora: Maria Cristina Gaglianone.

1. Abelhas Euglossini . 2. Ecologia de Paisagens. 3. Resolução temática. 4. Abordagens multiescala. 5. Paisagens agrícolas. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

**INFLUÊNCIA DA ESTRUTURA DA PAISAGEM EM MULTIESCALA E EM  
DIFERENTES RESOLUÇÕES TEMÁTICAS SOBRE COMUNIDADES DE  
ABELHAS EUGLOSSINI (HYMENOPTERA: APIDAE) NA MATA ATLÂNTICA**

**LÁZARO DA SILVA CARNEIRO**

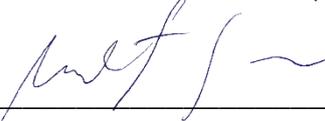
Dissertação apresentada ao Centro de  
Biotecnologia e Biotecnologia da  
Universidade Estadual do Norte  
Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das  
exigências para obtenção do título de  
Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 26/02/2021

Comissão Examinadora



Prof. Dra. Silvia Helena Sofia (CCB/UEL)



Prof. Dr. Milton Cezar Ribeiro (IB/UNESP)



Dra. Juliana Hipólito (INPA)



Prof. Dr. Willian Moura de Aguiar (DCBIO/UEFS)  
Coorientador



Prof. Dra. Maria Cristina Gaglianone (CBB/UENF)

Orientadora



Governo do Estado do Rio de Janeiro  
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro  
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação

## DECLARAÇÃO

Eu, Marina Satika Suzuki, coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN) da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), seguindo a Resolução CPPG nº2 de 2021, declaro validadas as assinaturas constantes da Folha de Assinaturas da Dissertação intitulada **“Influência da estrutura da paisagem em multiescala e em diferentes resoluções temáticas sobre comunidades de abelhas Euglossini (Hymenoptera: Apidae) na Mata Atlântica”** de autoria de Lázaro sa Silva Carneiro, defendida no dia 26 de fevereiro de 2021.

Campos dos Goytacazes, 26 maio de 2021

Marina Satika Suzuki  
Coordenadora PPG-ERN / UENF  
ID. Funcional 641333-1



Documento assinado eletronicamente por **Marina Satika Suzuki, Coordenadora**, em 26/05/2021, às 14:38, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento nos art. 21º e 22º do [Decreto nº 46.730, de 9 de agosto de 2019](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [http://sei.fazenda.rj.gov.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=6](http://sei.fazenda.rj.gov.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=6), informando o código verificador **17506257** e o código CRC **D82B2850**.

Referência: Processo nº SEI-260009/002124/2021

SEI nº 16736771

Avenida Alberto Lamego, 2000, - Bairro Pq. Califórnia, Campos dos Goytacazes/RJ, CEP 28013-602  
Telefone: - [www.uenf.br](http://www.uenf.br)

*“(...) A viagem parecia-lhe sem jeito, nem acreditava nela. Preparara-a lentamente, adiara-a, tornara a prepará-la, e só se resolvera a partir quando estava definitivamente perdido (...)”*

Vidas Secas, Graciliano Ramos.

*Dedico este trabalho a todos que ousaram ocupar lugares historicamente  
inacessíveis, que resistem e lutam por uma sociedade justa e uma Ciência  
igualitária.*

## AGRADECIMENTOS

Durante o tempo de curso, entendi o sentido da ‘colaboração’. Sem essa ajuda mútua, em um período de distanciamento social, não teria conseguido o que se sucede nas páginas deste documento. Então, agradeço:

A minha orientadora, Profa. Dra. Maria Cristina Gaglianone, pela receptividade, confiança, conhecimento, respeito, liberdade ao decorrer da pesquisa e por me ensinar a ser um (pouco) mais organizado;

Ao Prof. Dr. Willian Moura de Aguiar, meu coorientador, por ser a base científica que me acompanha ao longo desses (seis) anos. Obrigado pelas importantes contribuições nisso tudo!

Ao Prof. Dr. Milton Cezar Ribeiro, pela parceria e gentileza desde o primeiro contato na UNESP, por sempre está disponível a ensinar, auxiliar nas análises de dados, e principalmente pelas ideias fundamentais para a qualidade dos manuscritos oriundos da dissertação;

As duas principais ajudas para o mapeamento das paisagens: Dra. Milene Alves-Eingenheer, pelo contato inicial com o QGIS; e Camila Priante, sempre disposta a recortar “rosquinhas” consecutivas vezes;

Ao Dr. Wilson Frantine-Silva, por acompanhar este trabalho desde o começo. Obrigado por inúmeros campos em lugares quase inacessíveis, pela amizade e trocas científicas sobre as Euglossini;

Ao Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo- UFPR, pela confirmação taxonômica dos espécimes;

A equipe do Laboratório de Ecologia de Abelhas e Polinização- UENF: Vivian Malhães, Sônia Guimarães, Maira Coelho, Anna Hautequestt, Fernanda Werneck, Caíque Barcellos, Marcelita França, Mariana Deprá, Luiza, Wilson Frantine. Agradeço especialmente a Vivian, Sônia e Luiza pela fundamental ajuda nos campos;

Ao André Regolin, Felipe Pena e a Juliana Silveira (LEEC-UNESP), pela ajuda com scripts;

Ao Laboratório de Ciências Ambientais- LCA, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais- PPGRN e a Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro pelo apoio financeiro e logístico;

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior- CAPES pela bolsa de pesquisa, código de financiamento 01;

Ao CNPq/MCTIC/IBAMA/A.B.E.L.H.A. pelo financiamento do projeto “Serviço de polinização nas principais regiões produtoras de café no Brasil: biodiversidade, avaliação bioeconômica e intensificação ecológica” (processo 400614/2018-9);

Aos 13 proprietários das áreas de estudo: Zé Ferreira, Borromeu, Niquinho, Vinícius, Ricardo Constantino, Jhony, Roberto, Carlos Magno, Antônio, Roberto Campos, Auler, Euler, Júnior. Agradeço pela gentileza em permitir as amostragens nas propriedades;

Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis- IBAMA, pela autorização para coleta dos espécimes (Nº 71013-3);

Agradeço aos membros titulares da banca por aceitar o convite e contribuições: Prof. Dr. Milton Cezar Ribeiro, Profa. Dra. Silvia Helena Sofia e Dra. Juliana Hipótilo;

Aos amigos adquiridos em Campos, nominalmente as “Poc’s das sandalinhas” (Camila, Queila, Sônia, Lucas, Gustavo, Greicy e Elon), uma importante rede de apoio além da UENF, por cada momento de qualidade duvidosa fundamental na jornada;

Aos amigos que torceram por mim e me mantiveram firme, mesmo longe da Bahia: Niel, Marília, Wally, Vitoria, Rai e Erika;

Ao meu companheiro de vida, Academia e alguns sonhos pelo mundo, Elon Aniceto, por me aguentar em um fim de mestrado e pacientemente ouvir meus devaneios sobre abelhas. Te amo!

Aos meus pais, Maria da Luz e Eloy Félix, bases de toda minha construção, sobrinhos (Christian e Henrique) e irmão. Agradeço especialmente minha irmã, Andreia Silva, por desde cedo apoiar meu sonho de seguir o conhecimento.

## SUMÁRIO

<b>Lista de Tabelas</b> .....	xi
<b>Lista de Figuras</b> .....	xii
<b>Lista de Anexos</b> .....	xiv
<b>Resumo</b> .....	xvii
<b>Abstract</b> .....	xix
<b>Apresentação da Dissertação</b> .....	xx
<b>1. INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	22
1.1 Ecologia de Paisagens, Heterogeneidade e Escala.....	22
1.2 Respostas ecológicas em diferentes escalas e resoluções temáticas.....	23
1.3 Mudanças na Paisagem, Fragmentação e Perda do Habitat.....	25
1.4 Abelhas Euglossini e mudanças na paisagem.....	27
<b>Referências</b> .....	32
<b>CAPÍTULO I: “COMO A COBERTURA DE CAFEICULTURA AO REDOR DE FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA AFETA A COMUNIDADE DE ABELHAS EUGLOSSINI?”</b> .....	44
<b>Resumo</b> .....	44
<b>1. Introdução</b> .....	45
<b>2. Material e Métodos</b> .....	47
2.1 Área de Estudo.....	47
2.2 Amostragem das abelhas Euglossini.....	49
2.3 Quantificação da cobertura de cafeicultura.....	50
2.3 Análise de dados.....	51
<b>3. Resultados</b> .....	52
3.1 Estrutura da comunidade de abelhas Euglossini.....	52
3.2 Efeitos da cobertura de cafeicultura sobre a comunidade de Euglossini.....	55
<b>4. Discussão</b> .....	56
<b>5. Referências</b> .....	59
<b>Apêndice: Figura 1</b> .....	64
<b>Apêndice: Figura 2</b> .....	65
<b>Apêndice: Figura 3</b> .....	67

<b>CAPÍTULO II: “THE INTERPLAY BETWEEN THEMATIC RESOLUTION, FOREST COVER, AND HETEROGENEITY FOR EXPLAINING EUGLOSSINI BEES COMMUNITY IN AN AGRICULTURAL LANDSCAPE”</b> .....	68
<b>Abstract</b> .....	68
<b>1. Introduction</b> .....	69
<b>2. Material and Methods</b> .....	73
2.1 Study area .....	73
2.2 Bee sampling .....	74
2.3 Landscape delimitation and land cover classification .....	75
2.4 Landscape metrics .....	78
2.5 Euglossini bee response variables .....	79
2.6 Data analysis .....	79
<b>3. Results</b> .....	81
3.1 Overview .....	81
3.3 Best thematic resolutions to explain the Euglossini community from landscape composition .....	82
<b>4. Discussion</b> .....	84
4.1 Influence of compositional heterogeneity and thematic resolution .....	85
<b>5. Conclusion</b> .....	87
<b>6. Data availability statement</b> .....	88
<b>7. Author Contributions</b> .....	88
<b>8. Funding</b> .....	88
<b>9. Acknowledgments</b> .....	88
<b>10. Supplementary material</b> .....	88
<b>11. References</b> .....	89
<b>Supplementary Figure 1</b> .....	97
<b>Supplementary Table 1</b> .....	98
<b>Supplementary Table 2</b> .....	99
<b>Supplementary Table 3</b> .....	101
<b>Supplementary Table 4</b> .....	111
<b>Supplementary Table 5</b> .....	114

<b>CAPÍTULO III: “ABORDAGENS MULTIESCALA ACOPLADAS E DESACOPLADAS PARA IDENTIFICAR AS RESPOSTAS DE ABELHAS EUGLOSSINI À COMPOSIÇÃO DA PAISAGEM”</b> .....	116
<b>Resumo</b> .....	116
<b>1. Introdução</b> .....	117
<b>2. Material e Métodos</b> .....	121
2.1 Área de estudo.....	121
2.2 Dados da comunidade de abelhas Euglossini.....	122
2.3 Classificação e delimitação da paisagem.....	123
2.4 Multiescala acopladas e desacopladas.....	123
2.5 Métricas da paisagem.....	125
2.6 Análise dos dados.....	125
<b>3. Resultados</b> .....	126
<b>4. Discussão</b> .....	130
4.1 Contexto da paisagem em escala local explica a abundância de espécies de Euglossini.....	130
4.2 Contexto da paisagem em escala regional explica a riqueza de espécies de Euglossini.....	131
4.3 Escalas acopladas e desacopladas interagindo para explicar a comunidade de Euglossini.....	132
<b>5. Considerações finais</b> .....	132
<b>6. Referências</b> .....	133
<b>Apêndice: Figura 1</b> .....	140
<b>Apêndice: Tabela 1</b> .....	143
<b>Apêndice: Tabela 2</b> .....	146
<b>2. DISCUSSÃO GERAL</b> .....	149
2.1 Recomendações para conservação dos polinizadores em paisagens agrícolas.....	152
<b>Referências Discussão Geral</b> .....	154

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO I

<b>Tabela 1.</b> Informações geográficas dos 15 pontos amostrais em fragmentos florestais nos estados do Rio de Janeiro- RJ, Espírito Santo- ES e Minas Gerais- MG, Sudeste do Brasil.....	47
<b>Tabela 2.</b> Composição e estrutura da comunidade de abelhas Euglossini em 15 paisagens no Sudeste do Brasil. ....	53

### CAPÍTULO II

<b>Table 1.</b> Description and biological importance of the 14 classes used in landscape mapping.....	75
<b>Table 2.</b> Number and arrangement of classes used to classify the landscape in five thematic resolutions. (CF: Coffee; ES: Exposed soil; FO: Forest; FY: Forestry; MP: Managed pasture; OC: Other crops; PH: Paved highway; RC: Rural construction; RO: Rock; UA: Urban area; UH: Unpaved highway; UP: Unmanaged pasture; WA: Wet area; WT: Water).....	77
<b>Table 3.</b> Best models ( $\Delta AICc < 2.0$ and $w_i > 0.1$ ) to explain the attributes of the Euglossini community from the landscape composition in different thematic resolutions. The $w_i$ represents the model weight.....	82

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO I

- Figura 1.** Localização geográfica e contexto espacial de 15 paisagens em regiões de cafeicultura no Sudeste do Brasil.....48
- Figura 2.** Curvas de acumulação de espécies da comunidade de abelhas Euglossini em (a) 06 paisagens do estado do Rio de Janeiro, (b) 03 paisagens em Minas Gerais, e (c) 06 paisagens no Espírito Santo.....54
- Figura 3.** Dendrograma da distância de similaridade de Renkonen gerado a partir da Análise de Agrupamento de Distância Média- UPGMA. Os números nos nós indicam a repetição do ramo a partir de 1000 aleatorizações pelo *bootstrap*.....55
- Figura 4.** Efeitos da cobertura de cafeicultura sobre o inverso da riqueza de espécies (a) e da altitude sobre a abundância de espécies comuns (b) e raras (c) da comunidade de abelhas Euglossini.....56

### CAPÍTULO II

- Figure 1.** Hypotheses and predictions of the effects of explanatory variables (forest cover **(A)**, heterogeneity **(B)**, and non-forest covers **(C)**), and thematic resolution (low, intermediate, and high) on the parameters of the Euglossini bee community (richness, total abundance, common species abundance, intermediate species abundance, and rare species abundance).....73
- Figure 2.** Geographic location and composition of the 15 landscapes in 14-class thematic resolution used for sampling Euglossini bees in the Southeast of Brazil.....74
- Figure 3.** Influence of the landscape composition on the residues of richness **(A-B)**, total abundance **(C)**, and common species abundance **(D)** of Euglossini bees in different thematic resolutions. The black line represents the GLM model fitting and the grey shadow the 95% confidence interval.....83
- Figure 4.** Influence of the landscape composition on the residues of intermediate species abundance **(A-B)**, and rare species abundance **(C-D)** of Euglossini bees

in different thematic resolutions. The black line represents the GLM model fitting and the grey shadow the 95% confidence interval.....84

### CAPÍTULO III

**Figura 1.** Hipóteses (a-b) do poder de explicação das variáveis explanatórias (cobertura (%) de floresta e heterogeneidade da paisagem) e predições (c-f) das respostas ecológicas das abelhas Euglossini à composição da paisagem em escalas locais (500, 1000 m) e regionais (1000, 1500, 2000, 3000 m).....121

**Figura 2.** Localização geográfica e composição das 15 paisagens no Sudeste do Brasil..... 122

**Figura 3.** Paisagem multiescala em abordagens acopladas e desacopladas usadas para quantificar o contexto da paisagem. A linha tracejada preta se refere a escala de 500 m acoplada (escalas locais) e desacoplada (escalas regionais), enquanto a linha tracejada vermelha refere-se a escala de 1500 m desacoplada (escalas regionais)..... 124

**Figura 4.** Associação da riqueza (a-b) e resíduo da abundância total (c-d) de espécies de abelhas Euglossini com a cobertura (%) de floresta e heterogeneidade da paisagem em diferentes escalas espaciais. A linha preta é o ajuste do modelo GLM, e a sombra cinza o intervalo de confiança em 95%.....127

**Figura 5.** Associação do resíduo da abundância de espécies comuns (a-b), abundância de espécies intermediárias (c-d) e raras (e-f) com a cobertura (%) de floresta e a heterogeneidade quantificadas em diferentes escalas espaciais da paisagem. A linha preta representa o ajuste do modelo GLM, enquanto a sombra cinza é o intervalo de confiança em 95%..... 129

## LISTA DE ANEXOS

### CAPÍTULO I

- Apêndice: Figura 1.** Ranqueamento da abundância relativa das espécies de Euglossini amostradas em 15 paisagens no Sudeste do Brasil. As espécies ranqueadas no primeiro quartil (25%) foram classificadas como raras, e as espécies ranqueadas no segundo e terceiro quartil (25%-75%) foram classificadas como espécies comuns.....64
- Apêndice: Figura 2.** Análise multiescala dos efeitos da cobertura (%) de cafeicultura sobre a riqueza (A), abundância de espécies comuns (B) e raras (C) de abelhas Euglossini amostradas em 15 paisagens no Sudeste do Brasil. A escala de efeito foi a que apresentou o maior  $R^2$ . Os círculos preenchidos indicam  $p < 0,05$ , enquanto os círculos vazios  $p > 0,05$ .....65
- Apêndice: Figura 3.** Correlação de Pearson ( $r$ ) entre a cobertura de floresta (pct10) e a cobertura de cafeicultura (pct13) nas escalas espaciais que a comunidade de Euglossini apresentou maior associação com a cobertura de cafeicultura (escala de efeito). A matriz inferior representa o ajuste dos valores em Modelos Lineares.....67

### CAPÍTULO II

- Supplementary Figure 1.** Association between the richness (**A**) and total abundance (**B**) of Euglossini bees with the altitude in 15 fragmented landscapes. The black line represents the LM model fitting and the grey shadow the 95% confidence interval..... 97
- Supplementary Tabel 1.** Geographic location of the 15 sampling points of Euglossini bees.....98
- Supplementary Tabel 2.** Pearson's correlation between forest cover and landscape heterogeneity at different spatial scales and thematic resolutions.....99
- Supplementary Table 3.** Models used to explain the five parameters of the Euglossini community in each thematic resolution.....100
- Supplementary Table 4.** Best resolution models to explain the parameters of the Euglossini bee community from landscape composition.....111

<b>Supplementary Table 5.</b> Composition and structure of the Euglossini bee community in 15 landscapes in southeastern Brazil.....	114
--	-----

### CAPÍTULO III

**Apêndice: Figura 1.** *Scatterplots* da correlação ( $r$ ) de Pearson entre a cobertura (%) de floresta e a heterogeneidade da paisagem quantificadas em escalas acopladas (locais) e desacopladas (regionais). Em (A), a correlação de Pearson foi feita somente entre as métricas calculadas em escalas acopladas, em (B) a correlação de Pearson foi feita somente entre as métricas da paisagem calculadas em escalas desacopladas, em (C) correlação de Pearson feita para as métricas das escalas acopladas que apresentaram baixa correlação em (A) com as métricas das escalas desacopladas que apresentaram baixa correlação em (B). Em (D), o valor final da correlação ( $r$ ) de Pearson entre a cobertura de floresta e a heterogeneidade da paisagem nas escalas acopladas e desacopladas, que foram consideradas para as análises. ....140

**Apêndice: Tabela 1.** Coeficiente de determinação ( $R^2$ ) dos modelos lineares: (a) entre parâmetros da comunidade de Euglossini (riqueza, abundância total, abundância de espécies comuns, intermediárias e raras) com a cobertura (%) de floresta, heterogeneidade da paisagem e altitude ; (b) entre o resíduo da riqueza, abundância total, abundância de espécies comuns, intermediárias e raras com as métricas da paisagem; (c) entre a abundância total (log10), abundância de espécies comuns (log10), intermediárias (log10) e raras (log10) com as métricas da paisagem; e (d) entre o resíduo da abundância total (log10), resíduo da abundância total (log10), resíduo da abundância de espécies comuns, intermediárias (log10) e raras (log10) . A decisão da escolha da variável resposta para as análises está evidenciado na tabela (X). Modelos com  $R^2 > 0,1$  foram selecionados para análises de Modelos Lineares Generalizados- GLMs.....143

**Apêndice: Tabela 2.** Modelos usados para explicar os parâmetros da comunidade de abelhas Euglossini (riqueza, resíduo da abundância total (log10), resíduo da abundância de espécies comuns (log10), abundância de espécies intermediárias (log10) e raras (log10) a partir da cobertura (%) de floresta (FOR) e heterogeneidade da paisagem (HET) quantificadas em escalas locais (L) (acopladas) e regionais (R) (desacopladas) da paisagem.....146

## RESUMO

Pressões antrópicas nos ecossistemas naturais resultam em alterações na estrutura da paisagem, assim como em parâmetros da biodiversidade, como a diversidade de espécies. As abelhas Euglossini são um importante modelo ecológico para avaliar os impactos das mudanças da paisagem, principalmente devido à alta dependência florestal. O objetivo geral deste estudo foi analisar as respostas da estrutura da comunidade de abelhas Euglossini à cobertura de classes e heterogeneidade da paisagem em áreas agrícolas na Mata Atlântica. Foram avaliadas a estrutura da comunidade de Euglossini e respostas à cobertura de cafeicultura em paisagens agrícolas no Sudeste do Brasil (Capítulo 1); a influência da resolução temática sobre as respostas de cinco parâmetros da comunidade de Euglossini (riqueza, abundância total, abundância de espécies comuns, intermediárias e raras) à cobertura de classes e heterogeneidade da paisagem (Capítulo 2); e as respostas multiescala destes parâmetros da comunidade de Euglossini à cobertura de floresta e heterogeneidade da paisagem através de duas abordagens multiescala (Capítulo 3). Foram amostrados 1890 machos de abelhas Euglossini, de 14 espécies de 4 gêneros, com alta dominância de *Eulaema nigrita*, e efeitos negativos da cafeicultura sobre a comunidade de Euglossini (Capítulo 1). Observou-se um efeito positivo da heterogeneidade em baixas resoluções temáticas (poucas classes no mapa) e em escalas locais e regionais sobre a riqueza e abundância de espécies raras (Capítulo 2 e 3). A cobertura de pastagem quantificada em alta resolução temática (Capítulo 2) e a cobertura de floresta em escala local (Capítulo 3) influenciaram positivamente a abundância total, abundância de espécies comuns e intermediárias. Estes resultados mostraram a importância da cobertura de floresta e da heterogeneidade da paisagem para as abelhas Euglossini. Além disso, os resultados indicaram efeitos negativos de áreas agrícolas ao redor dos fragmentos florestais sobre as abelhas Euglossini. A floresta é um habitat fundamental para os requerimentos ecológicos dessas abelhas, enquanto a heterogeneidade da paisagem representa a diversidade de coberturas da paisagem que podem ser utilizadas como habitats complementares por espécies de Euglossini. Este estudo destaca a importância da conservação de remanescentes de Mata Atlântica e da

heterogeneidade da paisagem para manutenção da diversidade desses polinizadores.

## ABSTRACT

Anthropic pressures on natural ecosystems result in changes in the landscape structure, as well as in biodiversity parameters such as species diversity. Euglossini bees are an important ecological model for assessing the impacts of landscape changes mainly due to their high forest dependence. The overall aim of this study was to analyze the responses of the structure of the Euglossini bee community to class covers and landscape heterogeneity in agricultural areas in the Atlantic Forest. The following issues were evaluated: The Euglossini community structure and responses to coffee cover in agricultural landscapes in southeastern Brazil (Chapter 1); the influence of the thematic resolution on the responses of five parameters of the Euglossini community (richness, total abundance, abundance of common, intermediate and rare species) to class covers and landscape heterogeneity (Chapter 2); and the multiscale responses of these parameters from the Euglossini community to forest cover and landscape heterogeneity through two multiscale approaches (Chapter 3). We sampled 1890 males Euglossini bees of 14 species and 4 genera, with high dominance of *Eulaema nigrita*, and negative effects of coffee cover on the Euglossini community (Chapter 1). A positive effect of heterogeneity was found at low thematic resolutions (few classes on the map), and local and regional scales on the richness and abundance of rare species (Chapters 2 and 3). The pasture cover quantified in high thematic resolution (Chapter 2) and forest cover on a local scale (Chapter 3) influenced positively the total abundance, and abundance of common and intermediate species. These results showed the importance of forest cover and landscape heterogeneity for Euglossini bees. Moreover, the results indicated negative effects of agricultural areas surrounding forest patches on Euglossini bees. The forest is a fundamental habitat for the ecological requirements of these bees, while the landscape heterogeneity represents the diversity of landscape covers which can be used as complementary habitats by Euglossini species. This study highlights the importance of conserving remnants of the Atlantic Forest and the landscape heterogeneity for keeping the diversity of these pollinators.

## APRESENTAÇÃO DA DISSERTAÇÃO

As mudanças no uso da terra associadas às práticas agrícolas têm alterado a estrutura das paisagens, o que resulta em pressões sobre os ecossistemas naturais. Na região tropical, o cultivo de monoculturas como o cafeeiro (*Coffea canephora* Pierre ex A. Froehner e *Coffea arabica* Linnaeus) ocupa áreas extensas, que geralmente eram cobertas pela Mata Atlântica. Apesar do nível avançado de fragmentação, a Mata Atlântica detém elevada biodiversidade, incluindo polinizadores, como as abelhas Euglossini. Entender as respostas das populações de abelhas às alterações na paisagem provocadas pelo uso da terra é importante para monitorar estas mudanças, visando medidas mitigatórias dos impactos causados. As abelhas Euglossini apresentam uma forte associação com ambientes florestais, e assim, são consideradas potenciais indicadoras de qualidade ambiental. Diante disso, essa Dissertação está inserida no Projeto “Serviço de polinização nas principais regiões produtoras de café no Brasil: biodiversidade, avaliação bioeconômica e intensificação ecológica” (CNPq/MCTIC/IBAMA/A.B.E.L.H.A.), e busca entender como a comunidade de abelhas Euglossini é influenciada pelo contexto de paisagens agrícolas associadas a cafeicultura. Apesar dessas abelhas não serem polinizadores para as espécies de café, esses insetos foram usados como potenciais indicadores de qualidade ambiental dos remanescentes de Mata Atlântica do entorno das áreas do cultivo de café. Nossa expectativa é que os resultados possam ser utilizados como indicadores das paisagens ocupadas principalmente pela cafeicultura.

Esta Dissertação está organizada com a seguinte estrutura:

- **Introdução Geral:** Apresentação do contexto geral sobre Ecologia de Paisagens, heterogeneidade, atributos de escala, mudanças na estrutura da paisagem e sobre o grupo focal desta pesquisa, as abelhas Euglossini;
- **Capítulo 1:** Descrição da estrutura da comunidade de Euglossini nas áreas estudadas e análise do efeito da cobertura de cafeicultura sobre essas abelhas;
- **Capítulo 2:** Análise da influência da resolução temática sobre a explicação de atributos da comunidade de Euglossini a partir da estrutura da paisagem;

- **Capítulo 3:** Análise das respostas da comunidade de Euglossini à estrutura da paisagem mensurada a partir de duas abordagens multiescala;
- **Discussão Geral:** Síntese dos resultados encontrados e recomendações de práticas amigáveis para o manejo da paisagem.

O Capítulo 2 está no formato de artigo publicado na revista *Frontiers in Ecology and Evolution*, com coautoria do Dr. Milton C. Ribeiro (quantificação das métricas da paisagem, análise dos dados), Camila Priante (análises espaciais), Dr. Wilson Frantine-Siva (amostragem dos espécimes, análise dos dados), além da orientadora e coorientador desta dissertação.

O Capítulo 1 e 3 estão em preparação para submissão na revista *Neotropical Entomology e Landscape Ecology*, respectivamente.

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

### 1.1 Ecologia de Paisagens, Heterogeneidade e Escala

O termo “Ecologia de Paisagens” foi inicialmente proposto pelo biogeógrafo Carl Troll (1939), que definiu a paisagem baseado principalmente em uma percepção antrópica. De origem multidisciplinar, com abordagens de áreas como as ciências sociais, principalmente geografia e arquitetura, a Ecologia de Paisagens começou a se consolidar após importantes contribuições das escolas ecológicas, especialmente da América do Norte a partir de 1980, e atualmente se apresenta como uma disciplina que busca compreender as interações entre padrões e processos que ocorrem em diferentes escalas da paisagem (Turner, 1989; 2005; Wiens *et al.*, 1989; Levin, 1992; Turner & Gardner, 2015).

Entre as teorias ecológicas que ajudaram na difusão e fortalecimento da Ecologia de Paisagens, estão a Biogeografia de Ilhas (McArthur & Wilson, 1967) e a de Metapopulações (Levins, 1969). A primeira se dedica a explicar os padrões de riqueza de espécies encontrados em ilhas oceânicas, que dependem das dinâmicas de colonização e extinção das espécies, além do tamanho e isolamento das ilhas. A segunda teoria está relacionada ao estudo do conjunto de subpopulações isoladas espacialmente em manchas de habitat e conectadas por fluxos biológicos, em um equilíbrio estável entre colonizações e extinções. As semelhanças das predições dessas teorias com características da paisagem chamaram atenção e foram utilizadas analogicamente para ambientes fragmentados, o que trouxe discussões ecológicas essenciais que contribuíram na construção científica da Ecologia de Paisagens (Turner & Gardner, 2015).

Um foco central da Ecologia de Paisagens é a heterogeneidade, que pode ser definida como os diferentes tipos de elementos (por exemplo, florestas e pastagens) que estão distribuídos no espaço-tempo (Li & Wu, 2004; Turner, 2005; Turner & Gardner, 2015). O entendimento de como os padrões gerados por essa heterogeneidade espacial influenciam diferentes processos ecológicos é um dos principais desafios na Ecologia (Levin, 1992; O'Neill *et al.*, 1996; Wu, 2007). Como as paisagens possuem uma estrutura hierárquica e complexa (Wiens *et al.*, 1989; Wu, 2004; Newman *et al.*, 2019), a associação entre esses padrões e processos depende da escala espacial e temporal em que as variáveis são mensuradas (Turner, 1989; Milne, 1991; Miguët *et al.*, 2016).

As escalas em que a heterogeneidade espacial opera são interativas, e determinadas pelo grão e pela extensão (O'Neill *et al.*, 1996; Wiens *et al.*, 1989; Lechner & Rhodes, 2016). O grão se refere ao nível da resolução espacial usada para caracterizar os dados (O'Neill *et al.*, 1996; Wu, 2007; Cushman & Landguth, 2010), enquanto a extensão é o tamanho da área considerada em um estudo (Allen & Hoekstra, 1991; Turner & Gardner, 2015; Lechner & Rhoder, 2016). Além do grão e da extensão, que são componentes da resolução espacial, a resolução temática também tem implicações diretas na caracterização da heterogeneidade espacial e nas respostas da biodiversidade aos padrões e processos que estão distribuídos em diferentes escalas espaciais e temporais (Castilla *et al.*, 2009; Miguet *et al.*, 2016; Qiu *et al.*, 2019; Marshal *et al.*, 2020). A resolução temática é definida como o número de coberturas de classes utilizadas para a classificação da paisagem (Liang *et al.*, 2013; Lechner & Rhodes, 2016).

Mudanças na resolução espacial e temática resultam em diferenças na quantificação da heterogeneidade na paisagem (Wiens *et al.*, 1989; Wu, 2007; Castilla *et al.*, 2009; Liang *et al.*, 2013). Com o aumento da resolução espacial, elementos da paisagem que estavam fora do sistema passam a ser incluídos na extensão espacial e podem ser quantificados pelo grão (Wiens *et al.*, 1989; Turner & Gardner, 2015). Por sua vez, em resoluções temáticas finas, em comparação a resoluções temáticas grossas, um maior número de classes distribuídas no mosaico da paisagem é considerado (Liang *et al.*, 2013; Lechner & Rhodes, 2016). Com isso, mensurar a estrutura da paisagem em diferentes escalas, extensões espaciais e resoluções temáticas é fundamental para a compreensão das respostas multiescala da biodiversidade à heterogeneidade.

## **1.2 Respostas ecológicas em diferentes escalas e resoluções temáticas**

Uma vez que os processos ecológicos podem ser influenciados por fatores que atuam em várias escalas ou diferentes níveis de organização ecológica, as respostas biológicas à estrutura da paisagem e a distúrbios antrópicos dependem da escala da paisagem mensurada (Milne, 1991; Cushman & McGarigal, 2002; Boscolo & Metzger, 2009; Miguet *et al.*, 2016). O uso de uma abordagem multiescala possibilita estabelecer uma visão da paisagem centrada na perspectiva dos organismos e as respostas destes às restrições ambientais

(Milne, 1991; McGarigal & Marks, 1995; Boscolo & Metzger, 2009). Isso permite entender em qual escala a heterogeneidade espacial tem maior influência em atributos biológicos como ocorrência, distribuição espacial das espécies e interações ecológicas (Milne, 1991; Boscolo & Metzger, 2009; Jackson & Fahrig, 2014; 2015; Martin, 2018). Assim, o uso de abordagens de paisagens multiescala tem um maior potencial para detectar as respostas das espécies às métricas de paisagens fragmentadas, em comparação a abordagens que utilizam uma escala única (Boscolo & Metzger, 2009; Lyra-Jorge *et al.*, 2010; Stuber & Fontaine, 2019).

Detectar a escala de efeito (ou seja, a escala espacial que uma variável da paisagem tem maior poder de explicação sobre uma resposta ecológica) é um desafio para os pesquisadores. As discussões relacionadas a esse problema são recentes, e têm ganhado espaço especialmente na última década (Jackson & Fahrig, 2012; 2014; 2015; Miguet *et al.*, 2016; Martin, 2018). Uma vez que as respostas da biodiversidade a um mesmo atributo da paisagem podem ser negativas ou positivas, a depender das escalas consideradas nas análises (Jackson & Fahrig, 2012), é fundamental que os estudos considerem abordagens multiescala para encontrar a escala de efeito, que possa embasar políticas públicas de conservação da biodiversidade e estratégias de manejo da paisagem mais eficazes (Miguet *et al.*, 2016).

A dificuldade em mensurar a escala de efeito é devida a alguns fatores, tais como: (a) a heterogeneidade espacial é determinada por diferentes tipos de manchas e gradientes que interagem em diferentes maneiras e escalas, exibindo hierarquia (Turner, 1989; Wiens *et al.*, 1989; Wu *et al.*, 2000; Wu, 2004; Newman *et al.*, 2019); (b) em populações e comunidades biológicas, espécies e indivíduos percebem e respondem às características ambientais diferentemente, o que resulta em escalas de efeito distintas (Holland *et al.*, 2004; Boscolo & Metzger, 2009; Miguet *et al.*, 2016); e (c) as escalas de efeito de variáveis biológicas e da paisagem são geralmente desconhecidas (Miguet *et al.*, 2016; Martin, 2018), e a decisão do número e tamanho das escalas que serão consideradas em um estudo é baseada na percepção antrópica e em atributos biológicos das espécies (por exemplo, dispersão e área de vida), o que pode subotimizar a verdadeira escala de efeito (Jackson & Fahrig, 2015; Miguet *et al.*, 2016).

Diante da necessidade de se mensurar a escala de efeito, diversos trabalhos têm utilizado uma abordagem multiescala para avaliar a influência do contexto espacial sobre aspectos da biodiversidade (Boscolo & Metzger, 2009; Lyra-Jorge *et al.*, 2010; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2016; Gestich *et al.*, 2018). Nesses estudos, os parâmetros biológicos de interesse são coletados em uma mancha de cada paisagem, e posteriormente o contexto espacial (mosaico de ambientes ao redor da mancha focal) é mensurado em paisagens acopladas (*buffers*) com diferentes extensões espaciais (Brennan *et al.*, 2002; Fahrig, 2013). Contudo, apesar desses esforços, muitos estudos não têm encontrado a verdadeira escala de efeito de respostas ecológicas (Jackson & Fahrig, 2012), o que mostra a importância de novos trabalhos com esse tema.

Além disso, poucos estudos avaliaram como o uso de diferentes resoluções temáticas no mapeamento da paisagem influencia a associação entre parâmetros da biodiversidade e atributos da paisagem. Por exemplo, a caracterização de ecossistemas recifais e interações ecológicas nesses sistemas difere de acordo a resolução temática usada (Kendall & Miller, 2008; Kendall *et al.*, 2011), enquanto a predição para ocorrência de espécies de plantas e animais é influenciada pelo tipo de resolução temática do mapa (Lawler *et al.*, 2004; Liang *et al.*, 2013; Qiu *et al.*, 2019; Marshall *et al.*, 2020). Então, considerar diferentes resoluções temáticas pode ser fundamental para compreender como as espécies interagem e percebem diferentes elementos que são distribuídos na paisagem, incluindo tipos de coberturas que são potenciais áreas de habitat (Lawler *et al.*, 2004). Por isso, a escolha da resolução temática pode afetar a capacidade do pesquisador de mensurar as respostas da biodiversidade à estrutura da paisagem, e também às perturbações antrópicas que resultam em mudanças na paisagem.

### **1.3 Mudanças na Paisagem, Fragmentação e Perda do Habitat**

As alterações antrópicas nos ecossistemas têm sido intensificadas principalmente pela expansão de atividades como a agropecuária e pelo aumento de centros urbanos. A Ecologia de Paisagens também busca entender como variáveis da estrutura da paisagem respondem às ações antrópicas. A estrutura da paisagem possui dois componentes: (a) composição da paisagem, refere-se a abundância e a variação dos diferentes tipos de manchas, sem

considerar a localização espacial desses elementos no mosaico; e (b) configuração da paisagem, relacionada ao arranjo, posição espacial e orientação das manchas (McGarigal & Marks, 1995; Brennan *et al.*, 2002; Fahrig *et al.*, 2011).

As modificações que ocorrem na estrutura das paisagens são dirigidas principalmente pela fragmentação. Esse processo resulta em mudanças nos habitats e na paisagem, através da diminuição do tamanho da área remanescente, aumento do número de manchas e densidade de borda, maior isolamento das manchas, além de distúrbios microclimáticos resultantes das novas configurações dos habitats (Fahrig, 2003; 2017; Neel *et al.*, 2004; Haddad *et al.*, 2015).

Embora a fragmentação seja considerada uma das principais causas da perda do habitat, este pode sofrer mudanças que são independentes da fragmentação (Fahrig, 2003; 2017). A perda do habitat acontece quando determinado ambiente é destruído através do tempo, sem ser dividido, o que leva à perda de área (McGarigal & Marks, 1995; Fahrig 2003; 2017). A fragmentação, além da destruição do habitat, resulta em redução ou aumento da quantidade de manchas de habitats na paisagem, uma vez que estas podem ser extintas ou subdivididas em unidades menores, isoladas espacialmente por uma matriz (Fahrig, 2003; 2017; Fischer & Lindenmayer, 2007).

O aumento da quantidade de áreas consideradas como não-habitats (matrizes) é outra importante consequência das perturbações na paisagem (Fahrig, 2003; Driscoll *et al.*, 2013). A relevância das matrizes para fluxos de indivíduos e, conseqüentemente, para parâmetros biológicos das populações e comunidades foi inicialmente negligenciada nos estudos de Ecologia de Paisagens, uma vez que as manchas de habitats eram os elementos foco (Prevedello & Vieira, 2010; Fahrig, 2013). Contudo, a heterogeneidade da paisagem, que tem influência em parâmetros biológicos como a diversidade de espécies (Fahrig *et al.*, 2011), é influenciada diretamente pelo tipo e manejo da matriz. Por isso, entender o funcionamento das matrizes em diferentes paisagens é fundamental para compreender os efeitos das alterações na estrutura da paisagem (Bender & Fahrig, 2005; Kupfer *et al.*, 2006; Fahrig, 2013; Banul *et al.*, 2018).

Os impactos da fragmentação e perda do habitat sobre a biodiversidade têm sido amplamente discutidos. Diversos estudos apontaram que a fragmentação, ao dirigir a perda do habitat, tem efeitos negativos sobre os parâmetros da biodiversidade (Krauss *et al.*, 2010; Haddad *et al.*, 2015; Fletcher Jr. *et al.*, 2018; Püttker *et al.*, 2020). Por outro lado, outros trabalhos indicaram que a fragmentação *per se* (ou seja, efeitos da fragmentação independente da perda do habitat) (Fahrig, 2003) possui pouco impacto, ou efeitos positivos, sobre a biodiversidade (Fahrig, 2003; 2013; 2017; Fahrig *et al.*, 2019). Essas discussões são fundamentais, pois ajudam a elucidar as respostas da biodiversidade aos distúrbios da paisagem, que podem auxiliar no embasamento de estratégias de conservação da biodiversidade em áreas fragmentadas (Fletcher Jr. *et al.*, 2018).

Os efeitos negativos das mudanças na paisagem são verificados através de modificações nas estruturas das populações, comunidades e ecossistemas (Haddad *et al.*, 2015; Püttker *et al.*, 2020), com impactos na abundância e riqueza de espécies (Laurance *et al.*, 2011; Newbold *et al.*, 2015). Os distúrbios na paisagem também influenciam nas interações ecológicas, como o mutualismo, ao causar a perda de espécies chave para a dinâmica dos ecossistemas (Liu *et al.*, 2018; Duarte *et al.*, 2018). Com isso, serviços ecológicos fundamentais para o funcionamento dos ambientes, como a polinização, são afetados pela degradação e simplificação da paisagem (Garibaldi *et al.*, 2011; Viana *et al.*, 2012; Everaars *et al.*, 2018), o que pode ser consequência do isolamento das populações de polinizadores, como as abelhas (Potts *et al.*, 2010; Aguiar & Gaglianone, 2012; Silveira, 2014; Boscolo *et al.*, 2017; Lindgren *et al.*, 2018).

#### **1.4 Abelhas Euglossini e mudanças na paisagem**

Entre os importantes polinizadores, estão as abelhas da tribo Euglossini. Esses insetos compõem um grupo com distribuição exclusiva na região Neotropical (Moure *et al.*, 2012). São conhecidas também como “abelhas das orquídeas”, devido à íntima relação dos machos com plantas da família Orchidaceae, cujas flores são utilizadas para coleta de fragrâncias, usadas em comportamentos de corte (Dodson *et al.*, 1969; Dressler, 1982; Cameron, 2004; Eltz *et al.*, 2005). Estima-se que mais de 700 espécies de orquídeas dependam exclusivamente dessas abelhas para polinização, e espécies de mais de 40 famílias botânicas sejam beneficiadas por esse serviço ecológico realizado pelas abelhas Euglossini (Ramírez *et al.*, 2002; Roubik & Hanson, 2004).

A tribo Euglossini compreende mais de 230 espécies em cinco gêneros, *Euglossa* Latreille, *Eulaema* Lepeletier, *Eufriesea* Cockerell, *Exaerete* Hoffmannsegg e *Aglae* Lepeletier & Serville, com os dois últimos gêneros compostos por espécies cleptoparasitas (Moure *et al.*, 2012). Essas abelhas são caracterizadas pelo brilho metálico e variedade de cores, como o verde, azul, violeta e dourado, e pela glossa longa que, para algumas espécies, ultrapassa o comprimento do corpo (Roubik & Hanson, 2004; Nemésio, 2009). A maior diversidade de Euglossini é encontrada nas florestas tropicais úmidas da América do Sul, e no Brasil, a maior riqueza desses insetos é observada nas áreas quentes e úmidas da Floresta Amazônica e Mata Atlântica, onde um elevado número de espécies são endêmicas (Aguiar & Gaglianone, 2008; Nemésio, 2009; Storck-Tonon *et al.*, 2009; Ramalho *et al.*, 2009; Garraffoni *et al.*, 2017; Medeiros *et al.*, 2017; Cândido *et al.*, 2018). Em comparação, um baixo número de espécies de abelhas Euglossini é registrado para as formações secas e de baixa umidade, como a Caatinga e o Cerrado (Ferreira *et al.*, 2007; Carneiro *et al.*, 2018), e também em regiões de alta altitude e latitude (Sofia & Suzuki, 2004; Giangarelli *et al.*, 2015; Pinto *et al.*, 2019).

Apesar da alta capacidade de dispersão e tolerância a variadas condições ambientais que são relatadas para algumas espécies dessas abelhas (Janzen, 1971; Aguiar *et al.*, 2015; Pokorny *et al.*, 2015), estudos têm mostrado que elas são sensíveis às alterações ambientais, relacionadas aos distúrbios na paisagem (Powell & Powell, 1987; Brosi, 2009; Aguiar *et al.*, 2015; Cândido *et al.*, 2018). Esses processos podem restringir o fluxo gênico de suas populações entre remanescentes florestais (Freiria *et al.*, 2012), ou oferecer riscos de extinção local de espécies que dependam desses ambientes (Giangarelli *et al.*, 2009; Nemésio *et al.*, 2016), o que pode comprometer as interações de polinização. Além disso, diversos autores têm observado resultados que apontam mudanças na estrutura da comunidade dessas abelhas associadas às alterações na paisagem. A fragmentação e perda da cobertura florestal na Floresta Amazônica resultaram em um declínio na riqueza de espécies desses polinizadores, como consequência do isolamento dos remanescentes florestais (Powell & Powell, 1987). Parâmetros como a riqueza e abundância total de espécies de Euglossini estão associados com o tamanho, forma e isolamento dos fragmentos de diferentes florestas tropicais (Brosi, 2009; Ramalho *et al.*,

2009; Aguiar & Gaglianone, 2012; Storck-Tonon & Peres, 2017), com o tamanho das áreas centrais e a estrutura da vegetação dos fragmentos de Mata Atlântica (Nemésio & Silveira, 2010; Silveira, 2014), e também com a cobertura de floresta e de ambientes antrópicos na paisagem (Cândido *et al.*, 2018). Assim, é possível observar que as respostas das comunidades dessas abelhas às mudanças na paisagem são complexas, e dependem de quais variáveis da paisagem são mensuradas. Verifica-se, entretanto, que em todos os cenários, as perturbações na paisagem refletem em mudanças na estrutura da comunidade de abelhas Euglossini, o que enfatiza o potencial desse grupo como bioindicador e como modelo ecológico.

As abelhas Euglossini também são influenciadas pelos tipos de cobertura (matrizes) que compõem a paisagem, e respondem às diferentes formas de manejo agrícola que são realizadas no contexto espacial (monocultura ou policultura, orgânico ou tradicional) (Hedström *et al.*, 2006a; 2006b; Briggs *et al.*, 2013). Apesar de determinados tipos de matrizes não serem permeáveis para algumas espécies de Euglossini com maior dependência florestal (Aguiar *et al.*, 2015; Rosa *et al.*, 2015; Brito *et al.*, 2017), elas podem fornecer recursos como néctar, pólen, locais de nidificação, além de habitats complementares para outras espécies, influenciando na composição da comunidade dessas abelhas (Aguiar *et al.*, 2015; Rosa *et al.*, 2015; Opedal *et al.*, 2020). Com isso, é fundamental considerar que as matrizes agrícolas podem ser importantes preditores de parâmetros da comunidade de abelhas Euglossini, pois a análise exclusiva das manchas florestais pode fornecer um entendimento incompleto de como essas abelhas respondem a estruturas de paisagens fragmentadas.

Apesar dos aparentes efeitos negativos das mudanças na paisagem sobre as comunidades das abelhas de orquídeas, a compreensão das respostas desses insetos a este processo ainda apresenta lacunas, principalmente devido ao pequeno número de áreas avaliadas e à escala espacial reduzida na maioria dos estudos com esses insetos (Brosi, 2009; Cândido *et al.*, 2018). Estudos anteriores consideraram principalmente parâmetros das manchas florestais (Ramalho *et al.*, 2009; Brosi, 2009; Nemésio & Silveira, 2010), o que pode subestimar a influência da perda de cobertura florestal e distúrbios na paisagem sobre as comunidades de Euglossini.

Além disso, ainda há uma lacuna de conhecimento sobre como as abelhas Euglossini respondem às variáveis da estrutura da paisagem mensuradas em diferentes resoluções temáticas, assim como ao contexto da paisagem em abordagens multiescala. Algumas avaliações utilizando diferentes resoluções temáticas indicam que os modelos de projeção para distribuição de espécies de abelhas diante das mudanças climáticas e perturbações antrópicas difere de acordo com a resolução temática usada para quantificar o uso da paisagem (Marshall *et al.*, 2020). Outros trabalhos com abordagens multiescala no Brasil, ao considerar a superfamília Apoidea, observaram maior resposta da abundância e riqueza de espécies de abelhas em uma escala de efeito local (Coutinho *et al.*, 2018; Franceschinelli *et al.*, 2018), enquanto a perda de cobertura florestal em uma escala regional (36 km<sup>2</sup>) teve efeitos negativos sobre a abundância desses insetos (Ferreira *et al.*, 2015). Além disso, a heterogeneidade da paisagem em uma escala de 1 km<sup>2</sup> influenciou na riqueza, abundância e diversidade de espécies de abelhas e vespas (Montagnana, 2018).

Uma vez que diferentes espécies de uma comunidade respondem ao contexto da paisagem de maneiras distintas (Milne, 1991; Boscolo & Metzger, 2009; Morante-Filho *et al.*, 2016), uma alternativa para mensurar a escala de efeito em uma comunidade é focar nos grupos de espécies amostradas, uma vez que algumas espécies superabundantes podem mascarar o efeito da estrutura da paisagem sobre espécies raras e sensíveis da comunidade (Fischer & Lindenmayer, 2007; Hanski, 2015). Os estudos com Euglossini na Mata Atlântica apontam um padrão, com poucas espécies superabundantes e dominantes nas comunidades, tais como *Euglossa cordata* (L.) e *Eulaema nigrita* L., que são espécies com ampla ocorrência e sugeridas como tolerantes a diferentes tipos de ambientes e perturbações ambientais (Aguiar & Gaglianone, 2008; 2012; Silva & Marco Jr. 2014; Aguiar *et al.*, 2015). Por outro lado, outras espécies, como *Euglossa marianae* Nemésio, 2011 e do grupo *analís*, apresentam requerimentos ecológicos para áreas bem preservadas, e são indicadas como sensíveis às alterações antrópicas (Ramalho *et al.*, 2009; Nemésio, 2011). Por isso, agrupar essas espécies de Euglossini a partir de atributos como a abundância e frequência de ocorrência na comunidade pode ajudar a elucidar as respostas multiescala dessas abelhas à estrutura de paisagens agrícolas da Mata Atlântica.

A fragmentação na Mata Atlântica decorreu principalmente de atividades como a cana-de-açúcar e cafeicultura, que resultaram em remanescentes florestais com diferentes configurações (Ribeiro *et al.*, 2009), circundados por vários tipos de matrizes, tais como pastagens, cidades e cultivos agrícolas. Esses remanescentes florestais são fundamentais para as abelhas Euglossini, visto que mantém uma alta diversidade desses insetos (Tonhasca *et al.*, 2002; Ramalho *et al.*, 2009; Aguiar & Gaglianone, 2012). Além disso, diferentes coberturas da paisagem podem influenciar em uma maior heterogeneidade espacial, que resulta em efeitos positivos para as abelhas Euglossini ao fornecer recursos complementares (Aguiar *et al.*, 2015; Opedal *et al.*, 2020). Essas abelhas também podem localmente contribuir na polinização de plantas cultivadas localizadas na matriz circundante dos remanescentes florestais (Aguiar & Gaglianone, 2012). Com isso, é importante que estudos sejam desenvolvidos a fim de entender as respostas dessas abelhas ao contexto de paisagens agrícolas na Mata Atlântica, com diferentes composições e grau de perturbações antrópicas.

O objetivo geral desse estudo foi analisar as respostas da estrutura da comunidade de abelhas Euglossini à cobertura e heterogeneidade da paisagem em áreas agrícolas na Mata Atlântica. A hipótese geral é que os parâmetros da comunidade de Euglossini (riqueza, abundância total, abundância de espécies comuns, intermediárias e raras) são influenciados por atributos da paisagem quantificados em diferentes escalas e resoluções temáticas.

Os resultados obtidos nesta dissertação compreendem três capítulos, com distintos objetivos. No primeiro capítulo, o objetivo geral foi descrever a comunidade de abelhas Euglossini e avaliar o efeito da cobertura de cafeicultura ao redor dos fragmentos florestais sobre essas abelhas. No segundo, o objetivo foi entender a influência da resolução temática sobre o poder de explicação da cobertura da paisagem e da heterogeneidade sobre parâmetros da comunidade de Euglossini. No terceiro capítulo, o objetivo geral foi mensurar as respostas dos parâmetros da comunidade de Euglossini à cobertura de floresta e heterogeneidade da paisagem através de duas abordagens multiescala de análise da paisagem.

## Referências

- Allen, T. F. H., & Hoekstra, T. W. (1991). Role of Heterogeneity in Scaling of Ecological Systems Under Analysis, pp 47–68. Kolasa, J., & Pickett, S. T. A. (Eds). *Ecological Heterogeneity*. Springer: New York.
- Aguiar, W. M., & Gaglianone, M. C. (2008). Comunidade de abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em remanescentes de mata estacional semidecidual sobre tabuleiro no estado do Rio de Janeiro. *Neotropical Entomology*, 37(2), 118-125. doi: 10.1590/s1519-566x2008000200002
- Aguiar, W. M., & Gaglianone, M. C. (2012). Euglossine bee communities in small forest fragments of the Atlantic Forest, Rio de Janeiro state, southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 56(2), 210-219. doi: 10.1590/s0085-56262012005000018
- Aguiar, W. M., Melo, G. A. R., & Gaglianone, M. C. (2014). Does forest physiognomy affect the structure of orchid bee (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) Communities? A study in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro state, Brazil. *Sociobiology*, 61(1), 68-77. doi:10.13102/sociobiology.v61i1
- Aguiar, W. M., Sofia, S. H., Melo, G. A., & Gaglianone, M. C. (2015). Changes in orchid bee communities across forest-agroecosystem boundaries in Brazilian Atlantic forest landscapes. *Environmental Entomology*, 44(6), 1465-1471. doi: 10.1093/ee/nvv130
- Arroyo-Rodríguez, V., Rojas, C., Saldaña-Vázquez, R. A., & Stoner, K. E. (2016). Landscape composition is more important than landscape configuration for phyllostomid bat assemblages in a fragmented biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 198, 84–92. doi:10.1016/j.biocon.2016.03.026
- Banul, R., Kosewska, A., & Borkowski, J. (2018). Animal occurrence in fragmented forest habitats—important factors at the patch and landscape scale. *Forest Research Papers*, 79(1), 89-100. doi: 10.2478/frp-2018-0010
- Bender, D. J., & Fahrig, L. (2005). Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology*, 86(4), 1023-1033. doi: 10.1890/03-0769
- Boscolo, D., & Metzger, J. P. (2009). Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landscape Ecology*, 24(7), 907–918. doi:10.1007/s10980-009-9370-8

- Boscolo, D., Tokumoto, P. M., Ferreira, P. A., Ribeiro, J. W., & Santos, J. S. (2017). Positive responses of flower visiting bees to landscape heterogeneity depend on functional connectivity levels. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15(1), 18–24. doi: 10.1016/j.pecon.2017.03.002
- Brennan, J. M., Bender, D. J., Contreras, T. A., & Fahrig, L. (2002). Focal patch landscape studies for wildlife management: Optimizing sampling effort across scales, pp 68–91. Liu, J., & Taylor, W. W (Eds). *Integrating Landscape Ecology into Natural Resource Management*. Cambridge University Press.
- Briggs, H. M., Perfecto, I., & Brosi, B. J. (2013). The role of the agricultural matrix: Coffee management and Euglossine Bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) communities in Southern Mexico. *Environmental Entomology*, 42(6), 1210–1217. doi:10.1603/en13087
- Brito, T. F., Phifer, C. C., Knowlton, J. L., Fiser, C. M., Becker, N. M., Barros, F. C., et al. (2017). Forest reserves and riparian corridors help maintain orchid bee (Hymenoptera: Euglossini) communities in oil palm plantations in Brazil. *Apidologie*, 48(5), 575-587. doi: 10.1007/s13592-017-0500-z
- Brosi, B. J. (2009). The effects of forest fragmentation on euglossine bee communities (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Biological Conservation*, 142(2), 414–423. doi: 10.1016/j.biocon.2008.11.003
- Cameron, S. A. (2004). Phylogeny and biology of neotropical orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Entomology*, 49(1), 377–404. doi:10.1146/annurev.ento.49.072103.115855
- Castilla, G., Larkin, K., Linke, J., & Hay, G. J. (2009). The impact of thematic resolution on the patch-mosaic model of natural landscapes. *Landscape Ecology*, 24(1), 15-23. doi: 10.1007/s10980-008-9310-z
- Cândido, M. E. M. B., Morato, E. F., Storck-Tonon, D., Miranda, P. N., & Vieira, L. J. S. (2018). Effects of fragments and landscape characteristics on the orchid bee richness (Apidae: Euglossini) in an urban matrix, southwestern Amazonia. *Journal of Insect Conservation*, 22(3-4), 475-486. doi: 10.1007/s10841-018-0075-7
- Carneiro, L. S., Aguiar, W. M., Aguiar, C. M. L., & Santos, G. M. D. M. (2018). Orchid Bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) in Seasonally Dry Tropical

- Forest (Caatinga) in Brazil. *Sociobiology*, 65(2), 253-258. doi:10.13102/sociobiology.v65i2.2077
- Coutinho, J. G. E., Garibaldi, L. A., & Viana, B. F. (2018). The influence of local and landscape scale on single response traits in bees: A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 256, 61–73. doi:10.1016/j.agee.2017.12.025
- Cushman, S. A., & McGarigal, K. (2002). Hierarchical, multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology*, 17(7), 637-646. doi: 10.1023/A:1021571603605
- Cushman, S. A., & Landguth, E. L. (2010). Scale dependent inference in landscape genetics. *Landscape Ecology*, 25(6), 967-979. doi: 10.1007/s10980-010-9467-0
- Dodson, C. H., Dressler, R. L., Hills, H. G., Adams, R. M., & Williams, N. H. (1969). Biologically Active Compounds in Orchid Fragrances. *Science*, 164(3885), 1243–1249. doi:10.1126/science.164.3885.1243
- Duarte, G. T., Santos, P. M., Cornelissen, T. G., Ribeiro, M. C., & Paglia, A. P. (2018). The effects of landscape patterns on ecosystem services: meta-analyses of landscape services. *Landscape Ecology*, 33(8), 1247–1257. doi: 10.1007/s10980-018-0673-5
- Dressler, R. L. (1982). Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 373–394. doi:10.1146/annurev.es.13.110182.002105
- Driscoll, D. A., Banks, S. C., Barton, P. S., Lindenmayer, D. B., & Smith, A. L. (2013). Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(10), 605-613. doi: 10.1016/j.tree.2013.06.010
- Eltz, T., Sager, A., & Lunau, K. (2005). Juggling with volatiles: exposure of perfumes by displaying male orchid bees. *Journal of Comparative Physiology A*, 191(7), 575–581. doi:10.1007/s00359-005-0603-2
- Everaars, J., Settele, J., & Dormann, C. F. (2018). Fragmentation of nest and foraging habitat affects time budgets of solitary bees, their fitness and pollination services, depending on traits: Results from an individual-based model. *PloS One*, 13(2), e0188269. doi:10.1371/journal.pone.0188269

- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487-515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R.J., et al. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), 101-112. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649-1663. doi: 10.1111/jbi.12130
- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 1-23. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., et al. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, 230, 179-186. doi: 10.1016/j.biocon.2018.12.026
- Ferreira, P. E., Freitas, R. F., & Augusto, S. C. (2007). Diversidade de Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em áreas de cerrado do triângulo mineiro, MG. *Bioscience Journal*, 23, 30-37
- Ferreira, P. A., Boscolo, D., Carvalheiro, L. G., Biesmeijer, J. C., Rocha, P. L. B., & Viana, B. F. (2015). Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. *Landscape Ecology*, 30(1), 2067–2078. doi:10.1007/s10980-015-0231-3
- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 265-280. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x
- Fletcher Jr., R., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., et al. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*, 226, 9–15. doi: 10.1016/j.biocon.2018.07.022
- Franceschinelli, E. V., Elias, M. A. S., Bergamini, L. L., Silva-Neto, C. M., & Sujii, E. R. (2017). Influence of landscape context on the abundance of native bee pollinators in tomato crops in Central Brazil. *Journal of Insect Conservation*, 21(4), 715–726. doi:10.1007/s10841-017-0015-y

- Freiria, G. A., Ruim, J. B., Souza, R. F., & Sofia, S. H. (2011). Population structure and genetic diversity of the orchid bee *Eufriesea violacea* (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) from Atlantic Forest remnants in southern and southeastern Brazil. *Apidologie*, *43*(4), 392–402. doi:10.1007/s13592-011-0104-y
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A., et al. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters*, *14*(10), 1062-1072. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x
- Garraffoni, A. R. S., Moura, F. R., & Lourenço, A. P. (2017). Areas of endemism in the Atlantic Forest: quantitative biogeography insights from orchid bees (Apidae: Euglossini). *Apidologie*, *48*(4), 513–522. doi:10.1007/s13592-017-0494-6
- Gestich, C. C., Arroyo-Rodríguez, V., Ribeiro, M. C., Cunha, R. G. T., & Setz, E. Z. F. (2018). Unraveling the scales of effect of landscape structure on primate species richness and density of titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*). *Ecological Research*, *34*(1), 150–159. doi: 10.1111/1440-1703.1009
- Giangarelli, D. C., Freiria, G. A., Colatreli, O. P., Suzuki, K. M., & Sofia, S. H. (2009). *Eufriesea violacea* (Blanchard) (Hymenoptera: Apidae): an orchid Bee apparently sensitive to size reduction in forest patches. *Neotropical Entomology*, *38*(5), 610–615. doi:10.1590/s1519-566x2009000500008
- Giangarelli, D. C., Aguiar, W. M., & Sofia, S. H. (2015). Orchid bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) assemblages from three different threatened phytophysiognomies of the subtropical Brazilian Atlantic Forest. *Apidologie*, *46*(1), 71-83. doi: 10.1007/s13592-014-0303-4
- Hanski, I. (2015). Habitat fragmentation and species richness. *Journal of Biogeography*, *42*(5), 989-993. doi: 10.1111/jbi.12478
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, *1*(2), e1500052. doi: 10.1126/sciadv.1500052
- Hedström, I., Denzel, A., & Owens, G. (2006a). Orchid bees as bio-indicators for organic coffee farms in Costa Rica: Does farm size affect their abundance? *Rev. Biol. Trop.* *54*, 965-969. doi:10.15517/rbt.v54i3.14075

- Hedström, I., Harris, J., & Fergus, K. (2006b). Euglossine bees as potential bio-indicators of coffee farms: Does forest access, on a seasonal basis, affect abundance? *Revista de Biología Tropical*, *54*(4), 1189-1195. doi:10.15517/rbt.v54i4.14405
- Holland, J. D., Bert, D. G., & Fahrig, L. (2004). Determining the spatial scale of species' response to habitat. *Bioscience*, *54*(3), 227-233. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0227:dtssos\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0227:dtssos]2.0.co;2)
- Janzen, D. H. (1971). Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, *171*(3967), 203-205. doi: 10.1126/science.171.3967.203
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2012). What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology*, *27*(7), 929–941. doi:10.1007/s10980-012-9757-9
- Jackson, N. D., & Fahrig, L. (2014). Landscape context affects genetic diversity at a much larger spatial extent than population abundance. *Ecology*, *95*(4), 871–881. doi:10.1890/13-0388.1
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, *24*(1), 52–63. doi:10.1111/geb.12233
- Kendall, M. S., & Miller, T. (2008). The influence of thematic and spatial resolution on maps of a coral reef ecosystem. *Marine Geodesy*, *31*(2), 75-102. doi: 10.1080/01490410802053617
- Kendall, M. S., Miller, T. J., & Pittman, S. J. (2011). Patterns of scale-dependency and the influence of map resolution on the seascape ecology of reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, *427*, 259-274. doi: 10.3354/meps08945
- Kupfer, J. A., Malanson, G. P., & Franklin, S. B. (2006). Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography*, *15*(1), 8–20. doi:10.1111/j.1466-822x.2006.00204.x
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., et al. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, *13*(5), 597-605. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x
- Lawler, J. J., O'Connor, R. J., Hunsaker, C. T., Jones, K. B., Loveland, T. R., & White, D. (2004). The effects of habitat resolution on models of avian diversity and distributions: a comparison of two land-cover classifications.

- Landscape Ecology*, 19(5), 517-532. doi: 10.1023/b:land.0000036151.28327.01
- Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Luizão, R. C. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., et al. (2011). The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144(1), 56–67. doi:10.1016/j.biocon.2010.09.021
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3), 237–240. doi:10.1093/besa/15.3.237
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6), 1943–1967. doi:10.2307/1941447
- Lechner, A. M., & Rhodes, J. R. (2016). Recent progress on spatial and thematic resolution in landscape ecology. *Current Landscape Ecology Reports*, 1(2), 98-105. doi: 10.1007/s40823-016-0011-z
- Li, H., & Wu, J. (2004). Use and misuse of landscape indices. *Landscape Ecology*, 19(4), 389-399. doi: 10.1023/b:land.0000030441.15628.d6
- Liang, Y., He, H. S., Fraser, J. S., & Wu, Z. (2013). Thematic and spatial resolutions affect model-based predictions of tree species distribution. *PLoS One*, 8(7), e67889. doi: 10.1371/journal.pone.0067889
- Lindgren, J., Lindborg, R., & Cousins, S. A. O. (2018). Local conditions in small habitats and surrounding landscape are important for pollination services, biological pest control and seed predation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 251, 107–113. doi:10.1016/j.agee.2017.09.025
- Liu, J., Wilson, M., Hu, G., Liu, J., Wu, J., & Yu, M. (2018). How does habitat fragmentation affect the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Landscape Ecology*, 33(3), 341–352. doi:10.1007/s10980-018-0620-5
- Lyra-Jorge, M. C., Ribeiro, M. C., Ciocheti, G., Tambosi, L. R., & Pivello, V. R. (2010). Influence of multi-scale landscape structure on the occurrence of carnivorous mammals in a human-modified savanna, Brazil. *European Journal of Wildlife Research*, 56(3), 359–368. doi:10.1007/s10344-009-0324-x

- Martin, A. E. (2018). The spatial scale of a species' response to the landscape context depends on which biological response you measure. *Current Landscape Ecology Reports*, 3(1), 23–33. doi:10.1007/s40823-018-0030-z
- Marshall, L., Beckers, V., Vray, S., Rasmont, P., Vereecken, N. J., & Dendoncker, N. (2020). High thematic resolution land use change models refine biodiversity scenarios: A case study with Belgian bumblebees. *Journal of Biogeography*, 1-14. doi:10.1111/jbi.14000
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- McGarigal, K., & Marks, B. J. (1995). *FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. doi:10.2737/pnw-gtr-351
- Medeiros, R. L. S., Aguiar, W. M., Aguiar, C. M. L., & Borges, I. G. M. (2017). The Orchid Bee Communities in different phytophysionomies in the Atlantic Forest: from lowland to montane rainforests. *Sociobiology*, 64(2), 182. doi:10.13102/sociobiology.v64i2.1348
- Milne, B. T. (1991). Heterogeneity as a Multiscale Characteristic of Landscapes. *Ecological Heterogeneity*, pp 69–84. Kolasa, J., & Pickett, S. T. A. (Eds). *Ecological Heterogeneity*. Springer: New York.
- Miguet, P., Jackson, H. B., Jackson, N. D., Martin, A. E., & Fahrig, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology*, 31(6), 1177–1194. doi:10.1007/s10980-015-0314-1
- Moure, J. S., Melo, G. A. R., & Faria Jr., L. R. R. (2012). Euglossini Latreille, 1802. In J.S., Moure, D., Urban, & G. A. R., Melo (Eds.). *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical region-online version*. <http://www.moure.cria.org.br/catalogue/> [Acesso em 27 março 2020].
- Morante-Filho, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., & Faria, D. (2016). Patterns and predictors of  $\beta$ -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: a multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 240–250. doi:10.1111/1365-2656.12448
- Montagnana, P. C. (2018). *Efeitos multi-escala da quantidade de habitat e heterogeneidade da paisagem sobre a comunidade de abelhas* [Tese: Universidade de São Paulo] 143 p.
- Neel, M. C., McGarigal, K., & Cushman, S. A. (2004). Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area.

*Landscape Ecology*, 19(4), 435-455. doi:  
10.1023/b:land.0000030521.19856.cb

- Nemésio, A. (2009). Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. *Zootaxa*, 2041, 1-242. doi: 10.11646/zootaxa.2041.1.1
- Nemésio, A., & Silveira, F. A. (2010). Forest fragments with larger core areas better sustain diverse orchid bee faunas (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). *Neotropical Entomology*, 39(4), 555-561. doi: 10.1590/s1519-566x2010000400014
- Nemésio, A. (2011). *Euglossa marianae* sp. n. (Hymenoptera: Apidae): a new orchid bee from the Brazilian Atlantic Forest and the possible first documented local extinction of a forest-dependent orchid bee. *Zootaxa*, 2892(1), 59-68. doi:10.11646/zootaxa.2892.1.6
- Nemésio, A., Silva, D. P., Nabout, J. C., & Varela, S. (2016). Effects of climate change and habitat loss on a forest-dependent bee species in a tropical fragmented landscape. *Insect Conservation and Diversity*, 9(2), 149–160. doi:10.1111/icad.12154
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., et al. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. doi:10.1038/nature14324
- Newman, E. A., Kennedy, M. C., Falk, D. A., & McKenzie, D. (2019). Scaling and Complexity in Landscape Ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. doi:10.3389/fevo.2019.00293
- O'Neill, R. V., Hunsaker, C. T., Timmins, S. P., Jackson, B. L., Jones, K. B., Riitters, K. H., et al. (1996). Scale problems in reporting landscape pattern at the regional scale. *Landscape Ecology*, 11(3), 169–180. doi:10.1007/bf02447515
- Opedal, Ø. H., Martins, A. A., & Marjakangas, E. L. (2020). A database and synthesis of euglossine bee assemblages collected at fragrance baits. *Apidologie*, 51, 519-530. doi: 10.1007/s13592-020-00739-4
- Pinto, A. R., Silveira, G. D. C., Gaglianone, M. C., & Freitas, L. (2019). Abrupt decrease in the diversity of Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in a montane rainforest. *Journal of Apicultural Research*, 58(5), 682-693. doi: 10.1080/00218839.2019.1637223

- Powell, A. H., & Powell, G. V. N. (1987). Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, *19*, 176-179. doi: 10.2307/2388742
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(6), 345–353. doi:10.1016/j.tree.2010.01.007
- Pokorny, T., Loose, D., Dyker, G., Quezada-Euán, J. J. G., & Eltz, T. (2015). Dispersal ability of male orchid bees and direct evidence for long-range flights. *Apidologie*, *46*(2), 224–237. doi:10.1007/s13592-014-0317-y
- Prevedello, J. A., & Vieira, M. V. (2010). Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, *19*(5), 1205-1223. doi: 10.1007/s10531-009-9750-z
- Püttker, T., Crouzeilles, R., Almeida-Gomes, M., Schmoeller, M., Maurenza, D., Alves-Pinto, H., et al. (2020). Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: A cross-taxa analysis of forest-dependent species. *Biological Conservation*, *241*, 108368. doi: 10.1016/j.biocon.2019.108368
- Qiu, Y., Teng, S. N., Zhang, Y., Santana, J., Svenning, J. C., Reino, L., et al. (2019). The resolution-dependent role of landscape attributes in shaping macro-scale biodiversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, *28*(6), 767-778. doi:10.1111/geb.12889
- Ramírez, S., Dressler, R. L., & Ospina, M. (2002). Abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae) de la Región Neotropical: Listado de especies con notas sobre su biología. *Biota colombiana*, *3*(1), 7-118
- Ramalho, A. V., Gaglianone, M. C., & Oliveira, M. L. (2009). Comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em fragmentos de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, *53*(1), 95–101. doi: 10.1590/s0085-56262009000100022
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J., & Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, *142*(6), 1141–1153. doi:10.1016/j.biocon.2009.02.021
- Roubik, D. W., & Hanson, P. E. (2004). *Orchids bees of tropical America: biology and field guide*. INBio Press: Heredia.

- Rosa, J. F., Ramalho, M., Monteiro, D., & Silva, M. D. (2015). Permeability of matrices of agricultural crops to Euglossina bees (Hymenoptera, Apidae) in the Atlantic Rain Forest. *Apidologie*, *46*, 691-702. doi: 10.1007/s13592-015-0359-9
- Silva, D. P., & Marco Jr., P. (2014). No evidence of habitat loss affecting the orchid bees *Eulaema nigrita* Lepelletier and *Eufriesea auriceps* Friese (Apidae: Euglossini) in the Brazilian Cerrado Savanna. *Neotropical Entomology*, *43*(6), 509-518. doi: 10.1007/s13744-014-0244-7
- Silveira, G. C. (2014). *Estrutura de comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera; Apidae) e análise da distribuição em Florestas Estacionais Semidecíduais e em paisagens fragmentadas no Sudeste do Brasil* [Tese: Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro] 117 p.
- Sofia, S. H., & Suzuki, K. M. (2004). Comunidades de machos de abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em fragmentos florestais no Sul do Brasil. *Neotropical Entomology*, *33*(6), 693–702. doi:10.1590/s1519-566x2004000600006
- Storck-Tonon, D., Morato, E. F., & Oliveira, M. L. (2009). Fauna de Euglossina (Hymenoptera: Apidae) da Amazônia Sul-Occidental, Acre, Brasil. *Acta Amazonica*, *39*(3), 693-706. doi: 10.1590/s0044-59672009000300026
- Storck-Tonon, D., & Peres, C. A. (2017). Forest patch isolation drives local extinctions of Amazonian orchid bees in a 26 years old archipelago. *Biological Conservation*, *214*, 270–277. doi: 10.1016/j.biocon.2017.07.018
- Stuber, E. F., & Fontaine, J. J. (2019). How characteristic is the species characteristic selection scale? *Global Ecology and Biogeography*, *28*(12), 1839–1854. doi:10.1111/geb.12998
- Tonhasca, A., Blackmer, J. L., & Albuquerque, G. S. (2002). Abundance and Diversity of Euglossine Bees in the Fragmented Landscape of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, *34*(3), 416–422. doi:10.1111/j.1744-7429.2002.tb00555.x
- Turner, M. G. (1989). Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *20*(1), 171–197. doi:10.1146/annurev.es.20.110189.001131

- Turner, M. G. (2005). Landscape ecology: what is the state of the Science. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 319-344. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614
- Turner, M. G., & Gardner, R. H. (2015). *Landscape Ecology in theory and practice*. Springer: New York. doi:10.1007/978-1-4939-2794-4
- Viana, B. F., Boscolo, D., Mariano Neto, E., Lopes, L. E., Lopes, A. V., Ferreira, P. A., et al. (2012). How well do we understand landscape effects on pollinators and pollination services? *Journal of Pollination Ecology*, 7, 31–40. doi:10.26786/1920-7603(2012)2
- Wiens, J. A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385. doi:10.2307/2389612
- Wu, J., Jelinski, D. E., Luck, M., & Tueller, P. T. (2000). Multiscale analysis of landscape heterogeneity: scale variance and pattern metrics. *Annals of GIS*, 6(1), 6–19. doi:10.1080/10824000009480529
- Wu, J. (2004). Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. *Landscape Ecology*, 19(2), 125–138. doi:10.1023/b:land.0000021711.40074.ae
- Wu, J. (2007). Scale and scaling: a cross-disciplinary perspective. *Key Topics in Landscape Ecology*, 115–142. doi:10.1017/cbo9780511618581.008

## CAPÍTULO I

### COMO A COBERTURA DE CAFEICULTURA AO REDOR DE FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA AFETA A COMUNIDADE DE ABELHAS EUGLOSSINI?

**Resumo:** As abelhas Euglossini são importantes polinizadores na região Neotropical. Esses insetos têm alta dependência florestal e respondem às mudanças ambientais associadas às práticas agrícolas. A cafeicultura ocupa uma extensão significativa no Sudeste do Brasil, especialmente em áreas de Mata Atlântica, e a compreensão dos efeitos deste cultivo nas comunidades de abelhas é importante para direcionar medidas de conservação desses polinizadores. O objetivo deste estudo foi avaliar a comunidade de Euglossini em fragmentos florestais em região de cafeicultura na Mata Atlântica do Sudeste do Brasil, e analisar sua relação com a área ocupada por plantios de cafeeiro no entorno. Nossa hipótese é que a cobertura de cafeicultura (%) afeta negativamente a riqueza, abundância de espécies comuns e abundância de espécies raras. Foram realizadas amostragens simultâneas em 15 fragmentos florestais de cada paisagem, usando armadilhas aromáticas para atração dos machos de Euglossini. A comunidade de abelhas foi descrita e comparada utilizando índices de diversidade de Shannon-Wiener ( $H'$ ), dominância de Berger-Parker ( $D$ ) e uniformidade de Pielou ( $J'$ ). Foram utilizados Modelos Lineares- LMs para associar a cobertura de cafeicultura e os atributos da comunidade de Euglossini. Foram amostrados 1890 machos de 14 espécies de 4 gêneros. *Eulaema nigrita* Lepeletier foi a espécie dominante na comunidade, representando 55,1% dos indivíduos coletados, seguida por *Euglossa cordata* (Linnaeus) (25,5%). Quatro espécies, *Eulaema atleticana* Nemésio, *Eufriesea gr. auriceps* sp2, *Euglossa cf. leucotricha* Rebêlo & Moure e *Euglossa liopoda* Dressler, foram registradas em *singletons* na comunidade. A diversidade de espécies ( $H'$ ) variou entre 0,803 e 1,47, a dominância ( $D$ ) entre 0,428 e 0,792, enquanto a equitabilidade ( $J'$ ) variou de 0,448 a 0,916. A riqueza de espécies total foi similar à registrada para áreas próximas de Mata Atlântica do Sudeste do Brasil, onde a cafeicultura não é extensa. Entretanto, os resultados

demonstram que os valores de riqueza, abundância de espécies comuns e de espécies raras diminuem em fragmentos de paisagens com alta cobertura de cafeicultura em pequenas escalas espaciais. Entre as espécies amostradas, *Eulaema nigrita* e *Euglossa cordata* apresentam ampla distribuição e ocorrência em paisagens com diferentes níveis de perturbação antrópica. Os efeitos negativos da cafeicultura sobre a comunidade de Euglossini refletem os impactos da perda de cobertura florestal por meio de espécies agrícolas que não têm atrativos florais para estas abelhas, tornando suas populações possivelmente mais isoladas. Este estudo mostra que os fragmentos florestais nas paisagens de cafeicultura estudadas ainda detêm uma riqueza importante de espécies de abelhas Euglossini, muitas delas com pequenas populações, o que reforça a importância da conservação dos remanescentes de Mata Atlântica e a manutenção da conectividade entre eles.

**Palavras-chave:** Abelhas das orquídeas; floresta neotropical; cafeicultura; paisagem agrícola; polinizadores.

## 1. Introdução

As abelhas das orquídeas (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) compreendem um grupo de polinizadores com cerca de 240 espécies distribuídas na região Neotropical (Roubik & Hanson, 2004; Moure *et al.*, 2012). Essas abelhas são fundamentais para o funcionamento dos ecossistemas através do serviço ecológico de polinização. Diferentes traços morfológicos das abelhas Euglossini (e.g. glossa longa, corpo robusto) permitem a polinização de grande diversidade de espécies de plantas (Roubik & Hanson, 2004; Rocha-Filho *et al.*, 2012). Além disso, essas abelhas apresentam alta capacidade de voo, possibilitando o transporte polínico de plantas com distribuição esparsa na paisagem (Janzen, 1971; Wikelski *et al.*, 2010).

Diversos estudos demonstram que as abelhas Euglossini respondem à variabilidade das condições ambientais. A composição da comunidade desses polinizadores é influenciada por variáveis bióticas e abióticas, tais como tipo de fitofisionomia, altitude, temperatura e umidade (Aguiar & Gaglianone, 2012; Aguiar *et al.*, 2014; Sobreiro *et al.*, 2019). Além disso, as abelhas Euglossini são potenciais bioindicadores de perturbações ambientais (Brosi, 2009; Allen *et al.*,

2019; Gonçalves & Faria, 2021). Essas abelhas possuem vários parâmetros que correspondem aos critérios necessários para categorização em bioindicadores (e.g. fácil amostragem, ampla distribuição geográfica) (Gonçalves & Faria, 2021). Parâmetros facilmente obtidos como a abundância de Euglossini mostram alta sensibilidade aos distúrbios humanos que levam à perda de cobertura florestal (Cândido *et al.*, 2018; Allen *et al.*, 2019). Por isso, essas abelhas são modelos ecológicos fundamentais para avaliar as respostas da biodiversidade às perturbações e mudanças na paisagem (Brosi, 2009; Gonçalves & Faria, 2021; Capítulo 2 e 3).

Diversas evidências revelam a influência da estrutura da paisagem sobre as comunidades de abelhas Euglossini (Brosi, 2009; Cândido *et al.*, 2018; Opedal *et al.*, 2020; Capítulo 2). A maioria dos trabalhos mostra que atributos das manchas florestais (e.g. tamanho, forma) são preditores das comunidades dessas abelhas (Brosi, 2009; Nemésio & Silveira, 2010; Aguiar & Gaglianone, 2012). Além disso, recentemente alguns trabalhos mostraram a importância da paisagem ao redor das manchas florestais para explicar as comunidades de Euglossini (Cândido *et al.*, 2018; Capítulo 2). Essas abelhas têm baixa abundância em manchas florestais situadas em paisagens com alta cobertura de construções antrópicas (Cândido *et al.*, 2018), e maior riqueza de espécies em paisagens com alta heterogeneidade espacial (Capítulo 2). No entanto, como a cobertura de ambientes antropizados na paisagem (i.e. matrizes) afeta as comunidades de euglossine nos ambientes florestais ainda é pouco explorado (Capítulo 2).

As matrizes são áreas relevantes para as comunidades de euglossine, pois podem representar habitats complementares para algumas espécies dessas abelhas (Aguiar *et al.*, 2015; Capítulo 2). Nesses ambientes há uma redução da riqueza e abundância de espécies em relação as áreas florestais (Briggs *et al.*, 2013; Aguiar *et al.*, 2015). Isso porque matrizes com alta intensidade de manejo, como silvicultura e pastagens, apresentam condições ambientais adversas e baixa permeabilidade para espécies com maior dependência florestal (Aguiar *et al.*, 2015). Embora as abelhas Euglossini representem bons modelos para entender a influência do contexto de paisagens agrícolas sobre polinizadores, ainda há uma lacuna sobre como a estrutura da comunidade dessas abelhas das orquídeas responde a cobertura de cafeicultura

na Mata Atlântica (Hipótilo *et al.*, 2018). Alguns estudos na América Central têm indicado que o tipo de manejo nos cultivos de café, tais como monocultura, policultura e orgânico, influencia a composição da comunidade de Euglossini nesses ambientes (Hedström *et al.*, 2006a; 2006b; Briggs *et al.*, 2013). A cafeicultura é uma importante atividade econômica brasileira e ocupa amplas áreas, principalmente no Sudeste do Brasil (Volsi *et al.*, 2019). Uma vez que essa atividade agrícola contribuiu para a alta fragmentação da Mata Atlântica, avaliar os efeitos da cobertura de cafeicultura sobre comunidades de euglossine pode indicar os efeitos da substituição da cobertura florestal por ambientes agrícolas sobre esses insetos.

Nosso objetivo foi avaliar a composição e estrutura da comunidade de abelhas Euglossini em 15 paisagens agrícolas associadas ao cultivo de cafeeiro. Nós também avaliamos como a cobertura de cafeicultura ao redor das manchas florestais afeta atributos da comunidade da Euglossini (riqueza, abundância de espécies comuns e abundância de espécies raras). Uma vez que a matriz de cafeeiro pode afetar negativamente espécies de Euglossini (Hedström *et al.*, 2006a; Briggs *et al.*, 2013), nós esperamos um efeito negativo da cobertura de cafeicultura sobre a riqueza, abundância de espécies comuns e raras.

## 2. Material e Métodos

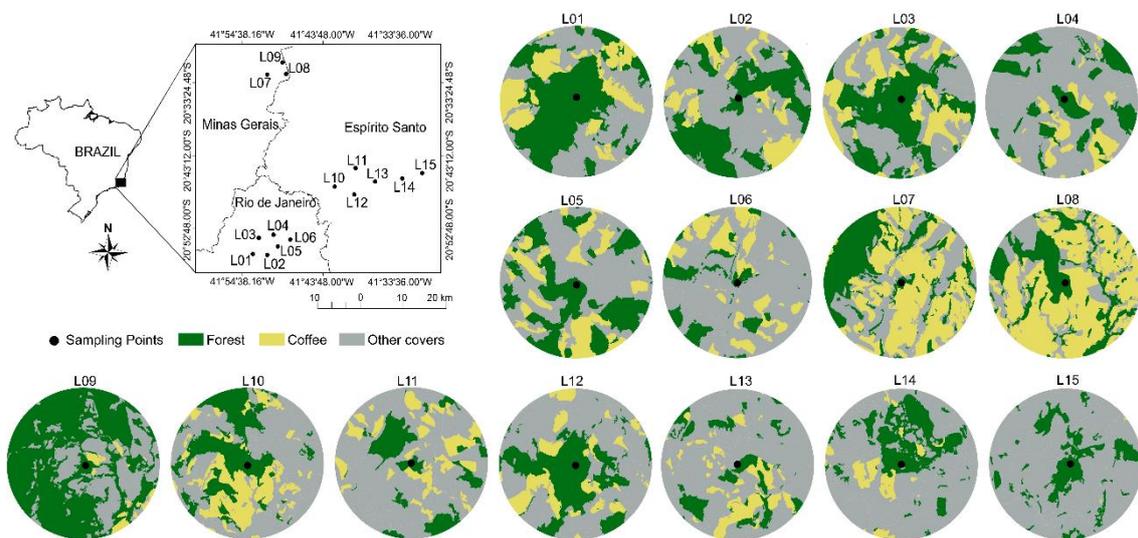
### 2.1 Área de estudo

Este estudo foi conduzido em manchas florestais de 15 paisagens no Sudeste do Brasil (Figura 1; Tabela 1). Essas paisagens estão distribuídas nos municípios de Varre-Sai (06 paisagens), estado do Rio de Janeiro; Guaçuí e Alegre (06 paisagens), estado do Espírito Santo; e no município de Espera Feliz (03 paisagens), estado de Minas Gerais (Figura 1).

**Tabela 1.** Informações geográficas dos 15 pontos amostrais em fragmentos florestais de paisagens agrícolas nos estados do Rio de Janeiro- RJ, Espírito Santo- ES e Minas Gerais- MG, Sudeste do Brasil.

Estado/Município	Ponto amostral	Coordenadas
Rio de Janeiro/ Varre-Sai	L01	20°56'11"S 41°53'16"W
	L02	20°56'1.80"S 41°51'17"W
	L03	20°54'01"S 41°52'28"W

	L04	20°53'35"S 41°50'29"W
	L05	20°55'03"S 41°50'11"W
Minas Gerais/ Espera Feliz	L06	20°54'14"S 41°48'14" W
	L07	20°32'11.5"S 41°51'19.8"W
	L08	20°32'07.2"S 41°48'47.8"W
	L09	20°30'32.6"S 41°49'17.5"W
Espírito Santo/ Guaçuí	L10	20°47'09.8"S 41°42'16.1"W
	L11	20°44'40.4"S 41°39'28"W
	L12	20°48'13.6"S 41°39'38"W
Espírito Santo/ Alegre	L13	20°46'29"S 41°36'50,8"W
	L14	20°46'04"S 41°33'11"W
	L15	20°45'20"S 41°30'30.8"W



**Figura 1.** Localização geográfica e contexto espacial de 15 paisagens em regiões de cafeicultura no Sudeste do Brasil.

Varre-Sai está localizado no noroeste do estado do Rio de Janeiro, caracteriza-se por um relevo elevado (entre 500 e 900 m) e florestas subperenifólias, associadas a clima subtropical úmido do tipo Cwa, conforme classificação de Köppen. O município tem uma área de 201,938 km<sup>2</sup> e uma população de 9.475 habitantes (IBGE, 2010). A agricultura é uma das principais atividades econômicas, com destaque para a cafeicultura (Lumbreras *et al.*, 2004). Varre-Sai tem uma cobertura florestal de 20,41% (Rio de Janeiro, 2015) e detém importantes fragmentos de Mata Atlântica, com alguns remanescentes protegidos em Reservas Particulares do Patrimônio Natural- RPPNs, entre 5,64

e 46,43 ha (Rio de Janeiro, 2015). Com isso, este município caracteriza uma das mais importantes áreas para conservação destes remanescentes do noroeste fluminense (Rio de Janeiro, 2015).

Os municípios de Guaçuí e Alegre estão localizados no sudoeste do Espírito Santo, na microrregião do Caparaó. A região é tem um relevo com altitudes que variam dos 100 m nas regiões baixas até 1300 nas áreas elevadas. A região apresenta áreas de floresta estacional semidecidual e floresta ombrófila densa (IPES, 2005; Garbin *et al.*, 2017). O clima é tropical de altitude, predominantemente Cwa conforme classificação de Köppen, caracterizado por um período quente e chuvoso no verão, seco e frio no inverno (IPES, 2005). Guaçuí e Alegre têm uma área de 468,185 km<sup>2</sup> e 756,860 km<sup>2</sup> e populações de 27.851 e 30.768 habitantes (IBGE, 2010), respectivamente. A área de remanescentes florestais em Guaçuí é de 2.772 ha, e Alegre 5.424 ha (IPES, 2005). O desmatamento da Mata Atlântica na região iniciou-se com a implementação da cafeicultura na segunda metade do século XIX, e atualmente, configura-se uma das principais áreas de produção e expansão dessa atividade agrícola no Espírito Santo (IPES, 2005).

Espera Feliz está localizado na região da Zona da Mata de Minas Gerais, na divisa com o estado do Espírito Santo, e no entorno do Parque Nacional do Caparaó. A região tem clima do tipo Cwb, conforme classificação de Köppen, e apresenta relevo bastante acidentado (entre 900-2000 m), associado ao maciço da Serra do Caparaó (Oliveira *et al.*, 2008). A fitofisionomia de Mata Atlântica comum na região é a Floresta Estacional Semidecidual Montana (Moraes *et al.*, 2014). Espera Feliz tem uma área de 317,638 km<sup>2</sup> e uma população de 22.856 habitantes. A Mata Atlântica do município é bastante fragmentada, com cerca de 15% de cobertura florestal (Oliveira *et al.*, 2008). A cafeicultura é o principal uso da terra na região, seguido por pastagens (Oliveira *et al.*, 2008).

## **2.2 Amostragem das abelhas Euglossini**

Em cada uma das 15 áreas, foi selecionado um fragmento florestal com tamanho mínimo de 5,0 ha e com cafeicultura no entorno. Não foi considerado como critério de seleção de área as diferentes espécies e variedades do cafeeiro. Em cada fragmento, foi inserido um ponto de amostragem, com distância mínima da borda de 200 m e a uma distância mínima de 2,5 km entre cada ponto, onde

as amostragens foram feitas utilizando cinco armadilhas com iscas odoríferas (cinamato de metila, eucaliptol, eugenol, salicilato de metila e vanilina). As armadilhas foram confeccionadas com garrafas de polietileno tereftalato-PET, com três aberturas laterais por onde foram inseridos cones de entrada, conforme descrito em Aguiar & Gaglianone (2008). As armadilhas foram disponibilizadas na vegetação, a 1,5 m do solo, e com distância mínima de 2,0 m entre cada uma. As armadilhas foram distribuídas nos pontos amostrais em dias ensolarados e sem chuva, no começo da manhã (entre 06:00 e 08:00 h) e removidas durante a tarde (15:00-17:00 h), totalizando 9 horas de exposição por dia. As expedições de coleta foram realizadas durante três dias na estação chuvosa (novembro/2019 a março/2020) e dois dias na estação seca (agosto-setembro/2019 e julho/2020), o que totaliza um esforço amostral de 45 horas em cada área.

Os espécimes coletados foram montados em alfinetes entomológicos, etiquetados e identificados com base em chaves taxonômicas (Rebêlo & Moure, 1995; Nemésio, 2009), comparados com a coleção chave, e posteriormente confirmados por especialista. Os espécimes estão depositados na Coleção Entomológica do Laboratório de Ciências Ambientais- LCA da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro- UENF, no setor de Ecologia Experimental.

### **2.3 Quantificação da cobertura de cafeicultura**

As paisagens foram delimitadas por *buffers* de 1500 metros a partir do ponto de amostragem, seguido por vetorização e classificação visual com imagens de satélite no software ArcGis. A partir do mapa rasterizado (5-m resolução) com as paisagens classificadas, nós utilizamos a função *lsm* do pacote R *landscapemetrics* (Hesselbarth *et al.*, 2019) para mensurar a cobertura (%) de cafeicultura na paisagem. Para isso, usamos a métrica PLAND, que quantifica a porcentagem que cada classe ocupa em relação ao tamanho total da paisagem (McGarigal, 2015). Uma vez que nosso interesse foi quantificar o poder explanatório da cobertura de café na comunidade de euglossine, nós mensuramos a cobertura de café em diferentes escalas espaciais, de 300 a 1500 m, intercalando 50 m.

## 2.4 Análise de dados

Nós avaliamos os parâmetros da estrutura da comunidade de euglossine através dos índices de diversidade de Shannon-Wiener ( $H'$ ), dominância de Berger-Parker ( $D$ ), e uniformidade de Pielou ( $J'$ ). Nós construímos curvas de rarefação para relacionar o número de indivíduos amostrados com a riqueza de espécies em cada paisagem. Essas análises foram feitas no *software* Past 4.01 (Hammer *et al.*, 2021). A similaridade na composição de espécies entre as paisagens foi quantificada através do índice de similaridade de Renkonen, recomendado para pequenas amostras (Wolda, 1981). Os valores de similaridade foram usados para uma Análise de Agrupamento de Distância Média - UPGMA. O dendrograma do UPGMA foi construído a partir das menores distâncias da similaridade de Renkonen. Nós utilizamos o método *bootstrap* com 1000 aleatorizações para quantificar a estabilidade e confiabilidade dos agrupamentos gerados pela UPGMA.

A classificação das espécies em comuns e raras foi feita utilizando os critérios de ponto de inflexão e de quartil de Gaston (Gaston, 1994; Siqueira *et al.*, 2012). Nesses métodos, é utilizada uma curva de abundância relativa não transformada. A partir da mudança da curva (i.e. ponto de inflexão) define-se visualmente as espécies comuns do lado esquerdo e raras do lado direito (Siqueira *et al.*, 2012). O critério do quartil classifica as espécies 25% mais abundantes como comuns, e as espécies 25% menos abundantes como raras. No entanto, para evitar que somente *singletons* e *doubletons* fossem incluídos nas espécies raras, nós também consideramos o segundo e o terceiro quartil (Siqueira *et al.*, 2012). Então, as espécies comuns foram as 25% mais abundantes, e 75% as espécies raras (Apêndice: Figura 1).

Nós realizamos uma análise multiescala para determinar previamente a escala de efeito da cobertura de cafeicultura sobre a riqueza e abundância de espécies comuns e raras. A escala de efeito é a escala espacial que um atributo da paisagem explica melhor os parâmetros biológicos (Miguet *et al.*, 2016). Para isso, nós utilizamos a função R *multifit* (Huais, 2018) com o método de seleção  $R^2$ . A escala de efeito foi a que apresentou o maior  $R^2$ . Logo após, usamos modelos lineares- LMs para associar os parâmetros da comunidade de euglossine com a cobertura de cafeicultura. Uma vez que a altitude influencia

essa comunidade de abelhas (Capítulo 2), nós também verificamos o poder explanatório da altitude sobre as variáveis respostas. Se detectado suporte estatístico ( $p < 0,05$ ), a altitude permaneceu no modelo como uma segunda variável preditora. Nós usamos a função *boxcox* do pacote R MASS (Venables & Ripley, 2002) para diagnose dos modelos. Através desse diagnóstico, os dados de abundância foram transformados em  $\log_{10}$ , e a riqueza de espécies teve uma transformação inversa. Essas análises foram realizadas no *software* R 4.0.2 (R Core Team, 2020).

### 3. Resultados

#### 3.1 Estrutura da comunidade de abelhas Euglossini

Foi amostrado um total de 1890 indivíduos de abelhas Euglossini, de 14 espécies de 4 gêneros. A abundância relativa em cada paisagem variou de 0,3% (L08) a 20,6% (L14). A riqueza variou de quatro (L07) a nove espécies (L02; L05) (Tabela 2). *Eulaema nigrita* Lepeletier foi registrada nas 15 paisagens, com a maior abundância relativa ( $> 50\%$ ) em todas as paisagens, exceto L08 (14,2%) e L14 (21,4%). *Euglossa cordata* (Linnaeus) também foi amostrada nas 15 paisagens, e foi a espécie mais abundante em L14 (68,8%). *Eulaema athleticana* Nemésio, *Eufriesea* gr. *auriceps* sp2, *Euglossa* cf. *leucotricha* Rebêlo & Moure e *Euglossa liopoda* Dressler foram registradas em *singletons* em L04, L15, L02 e L03, respectivamente (Tabela 2). Entre as 14 espécies amostradas, três foram classificadas comuns e 11 foram classificadas como raras (Tabela 2; Apêndice: Figura 1). L02 e L05 registraram as três espécies comuns e a maior riqueza de espécies raras ( $S = 6$ ), enquanto L07 apresentou as três espécies comuns e a menor riqueza de espécies raras ( $S = 1$ ) (Tabela 2).

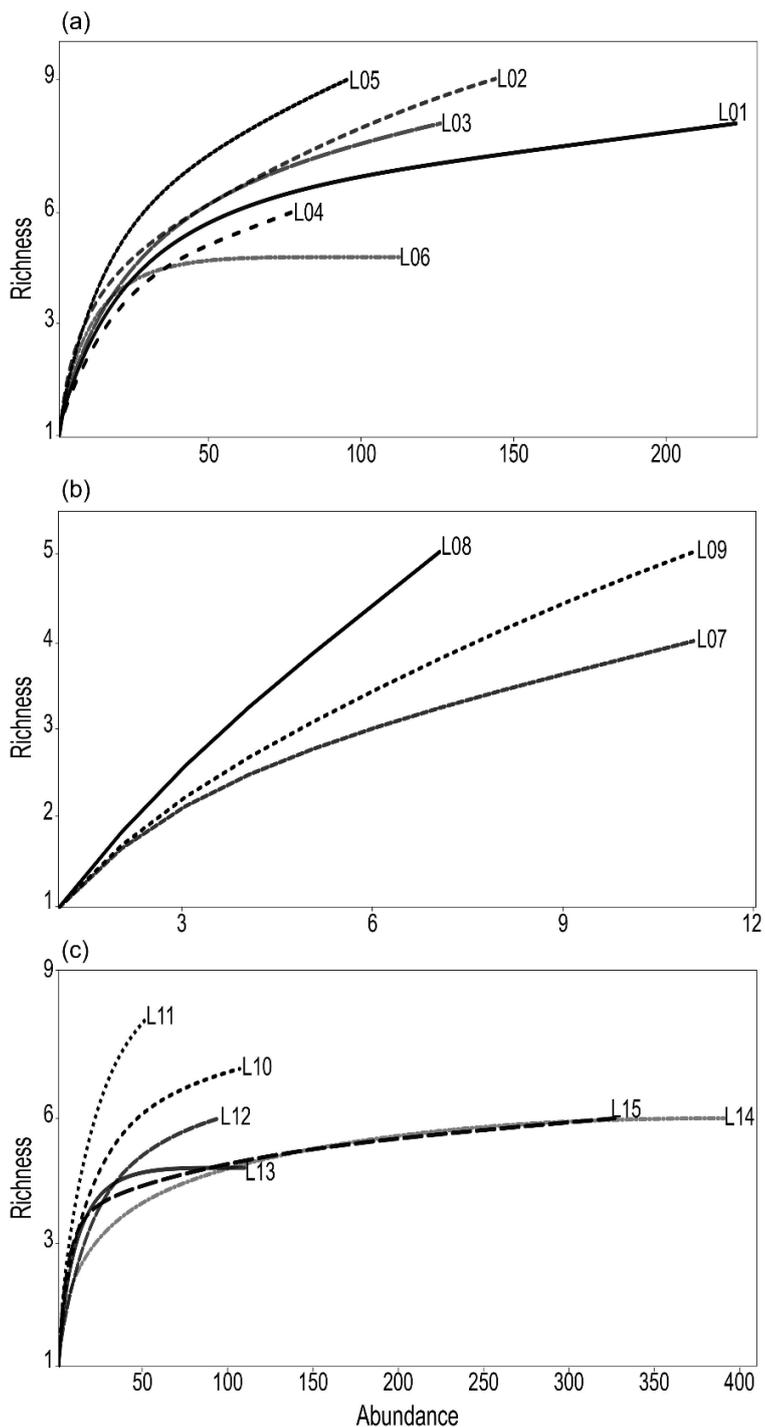
A maior diversidade de espécies ( $H'$ ) foi registrada em L08 (1,47) e L11 (1,45), enquanto a menor diversidade foi observada em L04 (0,8) e L12 (0,84). A maior equitabilidade ( $J'$ ) ocorreu em L08 (0,91) e L07 (0,8), e menor equitabilidade em L04 (0,44) e L01 (0,45). As maiores dominâncias ( $D$ ) foram observadas em L04 (0,79) e L12 (0,77), enquanto as menores foram em L08 (0,42) e L15 (0,51) (Tabela 2). O eucaliptol atraiu a maior riqueza de espécies ( $S = 11$ ).

**Tabela 2.** Composição e estrutura da comunidade de abelhas Euglossini em 15 paisagens no Sudeste do Brasil.

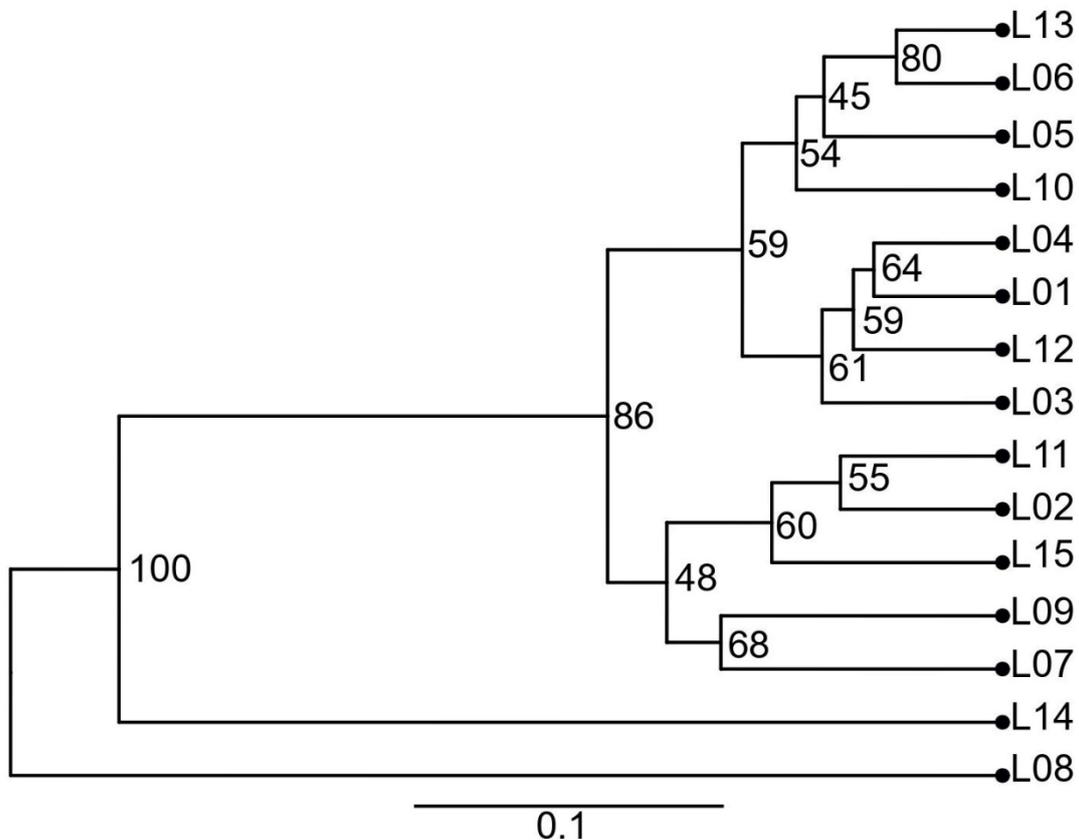
	L01	L02	L03	L04	L05	L06	L07	L08	L09	L10	L11	L12	L13	L14	L15
<i>Eulaema nigrita</i> Lepeletier <sup>c</sup>	75,8	55,55	72,22	79,22	65,62	65,48	54,54	14,28	54,54	62,6	51,92	77,89	65,45	21,5	51,4
<i>Eulaema cingulata</i> (Fabricius) <sup>r</sup>	2,24	1,38	-	-	5,2	11,5	-	14,28	-	1,86	5,76	2,1	6,36	0,76	1,22
<i>Eulaema atleticana</i> Nemésio <sup>r</sup>	-	-	-	1,29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eufriesea</i> gr. <i>auriceps</i> sp1 <sup>r</sup>	0,44	0,69	1,58	-	1,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eufriesea</i> gr. <i>auriceps</i> sp2 <sup>r</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3
<i>Exaerete smaragdina</i> (Guérin-Méneville) <sup>r</sup>	-	-	-	-	1,04	-	-	-	-	0,93	1,92	-	-	-	-
<i>Euglossa cordata</i> (Linnaeus) <sup>c</sup>	8,52	22,9	12,69	5,19	8,33	13,27	9,09	14,28	9,09	19,6	23,07	6,31	14,54	68,8	18,3
<i>Euglossa fimbriata</i> Rebêlo & Moure <sup>c</sup>	6,72	7,63	3,17	7,79	10,41	4,42	9,09	-	9,09	4,67	5,76	1,05	10	5,88	19,6
<i>Euglossa securigera</i> Dressler <sup>r</sup>	2,69	9,02	4,76	5,19	2,08	5,3	27,27	14,28	9,09	4,67	5,76	4,21	3,63	2,55	9,17
<i>Euglossa pleosticta</i> Dressler <sup>r</sup>	-	-	-	-	1,04	-	-	-	-	0	1,92	-	-	0,51	-
<i>Euglossa clausii</i> Nemésio & Engel <sup>r</sup>	3,13	1,38	3,96	1,29	5,2	-	-	-	-	5,6	-	8,42	-	-	-
<i>Euglossa</i> cf. <i>leucotricha</i> Rebêlo & Moure <sup>r</sup>	-	0,69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglossa liopoda</i> Dressler <sup>r</sup>	-	-	0,79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglossa truncata</i> Rebêlo & Moure <sup>r</sup>	0,44	0,69	0,79	-	-	-	-	42,85	18,18	-	3,84	-	-	-	-
<b>Abundância Relativa (%)</b>	11,79	7,62	6,66	4,07	5,07	5,97	0,58	0,37	0,58	5,66	2,75	5,026	5,82	20,7	17,3
<b>Riqueza</b>	8	9	8	6	9	5	4	5	5	7	8	6	5	6	6
<b>Diversidade (H')</b>	0,94	1,3	1,02	0,8	1,25	1,08	1,12	1,47	1,29	1,17	1,45	0,84	1,08	0,91	1,26
<b>Equitabilidade (J')</b>	0,45	0,59	0,49	0,44	0,56	0,67	0,8	0,91	0,8	0,6	0,69	0,46	0,67	0,5	0,7
<b>Dominância (D)</b>	0,75	0,55	0,72	0,79	0,65	0,65	0,54	0,42	0,54	0,62	0,51	0,77	0,65	0,68	0,51

(<sup>c</sup>: espécies comuns; <sup>r</sup>: espécies raras).

As curvas de rarefação atingiram assíntota em L06, L13, L14 e L15 (Figura 2a, 2c). Nas demais paisagens, embora as curvas não tenham se estabilizado, observa-se uma mudança de inclinação, exceto para as curvas de L07, L08 e L09, que se mostraram ainda ascendentes (Figura 2b). Através do dendrograma gerado pela UPGMA, observa-se maior distância na similaridade da composição da comunidade de L08 em relação as demais paisagens (Figura 3). A menor distância da similaridade da composição da comunidade ocorreu entre L06 e L013, ramo com a maior confiabilidade e repetição pelo *bootstrap* (Figura 3).



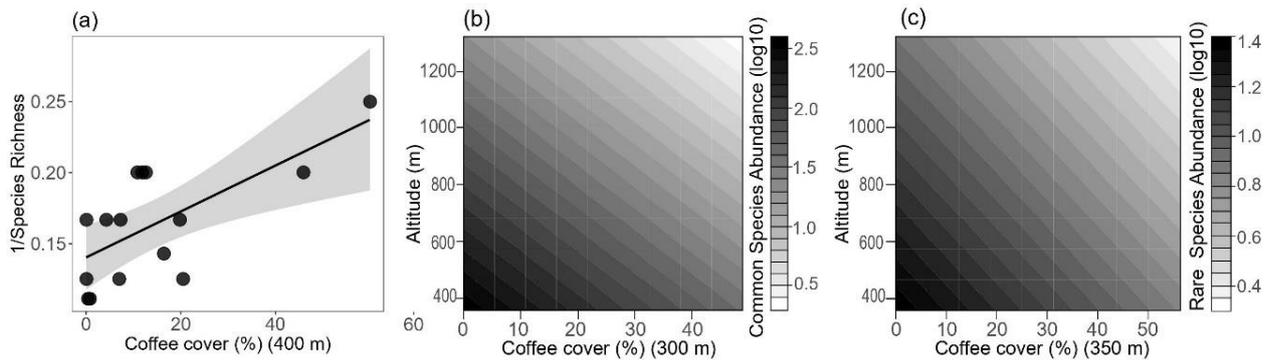
**Figura 2.** Curvas de acumulação de espécies da comunidade de abelhas Euglossini em (a) 06 paisagens do estado do Rio de Janeiro, (b) 03 paisagens em Minas Gerais, e (c) 06 paisagens no Espírito Santo.



**Figura 3.** Dendrograma da distância de similaridade de Renkonen gerado a partir da Análise de Agrupamento de Distância Média- UPGMA. Os números nos nós indicam a repetição do ramo a partir de 1000 aleatorizações pelo *bootstrap*.

### 3.2 Efeito da cobertura de cafeicultura sobre a comunidade de Euglossini

A análise multiescala indicou a escala de efeito da cobertura de cafeicultura sobre a comunidade de euglossini em pequenas escalas espaciais (300 a 400 m) (Apêndice: Figura 2A, 2B, 2C). Nós encontramos um efeito negativo e estatisticamente significativo da cobertura de cafeicultura sobre a riqueza de espécies ( $R^2 = 0,46$ ;  $p = 0,004$ ) (Figura 4a). Nós também observamos efeitos negativos desta cobertura e da altitude sobre a abundância de espécies comuns ( $R^2 = 0,89$ ;  $p < 0,001$ ) e abundância de espécies raras ( $R^2 = 0,73$ ;  $p < 0,001$ ) (Figura 4b, 4c).



**Figura 4.** Efeitos da cobertura de cafeicultura sobre o inverso da riqueza de espécies (a) e da altitude sobre a abundância de espécies comuns (b) e raras (c) da comunidade de abelhas Euglossini.

#### 4. Discussão

Neste estudo, nós descrevemos a estrutura da comunidade de abelhas Euglossini em 15 paisagens com cafeicultura no Sudeste do Brasil. Nós também confirmamos a expectativa que o aumento da cobertura de cafeicultura afeta negativamente os parâmetros da comunidade dessas abelhas. A riqueza total de espécies observada ( $S = 14$ ) é similar à registrada em regiões próximas de floresta semidecidual no Sudeste do Brasil, como sul de Minas Gerais (Silveira, 2014; 14 espécies), e noroeste do estado do Rio de Janeiro (Aguiar *et al.*, 2014; 11 espécies).

A riqueza de Euglossini registrada para o norte e noroeste do estado do Rio de Janeiro é 32 espécies (Aguiar *et al.*, 2014). Isso condiz com a composição de espécies da comunidade observada na maioria das seis áreas amostradas nessa região por este estado (L01 - L06). *Euglossa liopoda*, registrada em áreas de Mata Atlântica do sul da Bahia e norte do Espírito Santo (Neves & Viana, 1997; Nemésio, 2013; Medeiros *et al.*, 2017) tem a primeira ocorrência para o norte do estado do Rio de Janeiro. Com isso, amplia-se a distribuição geográfica conhecida de *E. liopoda* em cerca de 250 km ao sul. *Eulaema atleticana*, registrada em somente uma paisagem (L04), já havia sido observada como *singleton* na região (Aguiar & Gaglianone, 2012). É provável que o norte do estado do Rio de Janeiro seja o limite sul da distribuição dessa espécie na Mata Atlântica (Aguiar & Gaglianone, 2012).

Entre as espécies amostradas, *Eulaema nigrita* e *Euglossa cordata* apresentaram as maiores abundâncias relativas. Essas espécies apresentam ampla distribuição em diferentes ecossistemas da Mata Atlântica (Sofia & Suzuki, 2004; Aguiar & Gaglianone, 2012; Medeiros *et al.*, 2017), Floresta Amazônica (Moure *et al.*, 2012; Cândido *et al.*, 2018), Cerrado e Caatinga (Martins *et al.*, 2018; Carneiro *et al.*, 2018). Diante dessa plasticidade ambiental, essas duas espécies de Euglossini são sugeridas como bioindicadoras de ambientes abertos e perturbados (Aguiar & Gaglianone, 2008; Aguiar *et al.*, 2015). Por outro lado, *Euglossa clausii* Nemésio & Engel, amostrada em sete paisagens, é uma espécie endêmica da Mata Atlântica (Nemésio & Engel, 2012). Essa abelha é apontada como potencial bioindicadora de ambientes conservados (Ramalho *et al.*, 2009; Aguiar *et al.*, 2015). Isso indica que algumas das paisagens estudadas podem ser mais amigáveis (e.g. maior heterogeneidade espacial e cobertura florestal) para sustentar populações de Euglossini com maior dependência florestal.

A maior diversidade ( $H'$ ) de espécies foi registrada em L08. Nessa área, houve uma baixa dominância ( $D$ ), relacionada a baixa abundância relativa de espécies que foram superabundantes nas outras paisagens (e.g. *E. nigrita*). A riqueza também foi baixa, com poucas espécies raras e abundâncias relativas similares. Diante disso, em L08 também houve a maior equitabilidade ( $J'$ ) de abundância de espécies. Juntos, esses fatores resultaram na alta diversidade ( $H'$ ) observada, uma vez que o índice de Shannon é sensível a dominância e equitabilidade de espécies. A baixa abundância e riqueza de espécies em L08, assim como em L07 e L09, está associada as elevadas altitudes (> 1000 m) da Serra do Caparaó. A baixa abundância nessas três paisagens também influenciou a inclinação das curvas de rarefação, que indicaram a necessidade de um esforço amostral maior para coletar outras espécies da comunidade. No entanto, muitas espécies de Euglossini têm a distribuição e abundância limitada pela altitude (Aguiar & Gaglianone, 2012; Pinto *et al.*, 2019). Com isso, é provável que nessas áreas as comunidades de Euglossini naturalmente registrem um baixo número de espécies, com poucos indivíduos.

A maior similaridade na composição da comunidade de Euglossini ocorreu entre L06 e L13. Essas paisagens compartilharam as mesmas espécies e também curvas de rarefação em assíntota com um baixo número de indivíduos ( $N < 50$ ). Isso explica a alta similaridade da comunidade, e indica uma baixa riqueza de espécies nessas áreas. L06 e L13 são espacialmente distantes; por outro lado, assemelham-se quanto à baixa cobertura de floresta (L06 = 11,5%; L13 = 12,5%), o que pode ser um fator influenciando este resultado. Sabe-se que a estrutura da paisagem no entorno do fragmento de amostragem

influencia a composição das comunidades de euglossine (Cândido *et al.*, 2018; Capítulo 2). Dessa forma, é possível que paisagens com alto grau de perturbação antrópica sustentem apenas espécies com maior tolerância ambiental e ampla distribuição geográfica (e.g. *E. cordata*, *E. nigrita*, *E. cingulata*) (Aguiar & Gaglianone, 2008; Moure *et al.*, 2012).

Nós observamos que em pequenas escalas espaciais (300, 350, 400 m), a cobertura de cafeicultura afeta negativamente os atributos da comunidade de Euglossini. As espécies de café cultivadas fornecem recursos florais (néctar, pólen) para uma alta diversidade de espécies de abelhas (Hipólito *et al.*, 2018; Hautequestt, dados não publicados). No entanto, esses recursos florais não são explorados por Euglossini (Briggs *et al.*, 2013; Hipólito *et al.*, 2018; Hautequestt, dados não publicados). Nos cultivos de cafeeiro, as abelhas Euglossini podem obter recursos florais através de plantas pioneiras (Carneiro, observação pessoal), mas essas plantas são constantemente retiradas em manejos de alta intensidade. Além disso, a cobertura de cafeicultura nas escalas espaciais avaliadas é negativamente correlacionada com a cobertura de floresta (Apêndice: Figura 3). Então, os efeitos negativos da cobertura de café sobre a comunidade de Euglossini reflete a perda de cobertura florestal, especialmente dos fragmentos de amostragem. Isso corrobora outros resultados, que mostraram uma maior riqueza e abundância dessas abelhas em fragmentos florestais maiores (Brosi, 2009; Nemésio & Silveira, 2010). Nas paisagens avaliadas, a alta heterogeneidade espacial observada em uma escala espacial maior, associada às áreas de cafeicultura e outros tipos de cobertura, beneficia essa comunidade de Euglossini (Capítulo 2). Nossos resultados mostram que caso essa diversidade da paisagem seja substituída por extensas áreas de cafeeiro (e.g. monocultura), os efeitos negativos locais da cafeicultura que observamos podem ser espacialmente ampliados. Isso resultaria em uma baixa riqueza e abundância de espécies regionalmente, conforme observado em sistemas de monocultura de cafeeiro (Briggs *et al.*, 2013).

Este estudo demonstrou que manchas florestais de Mata Atlântica inseridas em paisagens agrícolas de cafeicultura ainda detém uma alta riqueza espécies de abelhas Euglossini. A composição de espécies da comunidade indicou a ocorrência de populações de espécies raras, e ampliamos o conhecimento sobre a distribuição geográfica de uma espécie para a Mata Atlântica. Além disso, nós mostramos que fragmentos com alta cobertura de cafeicultura no entorno detém menores valores de riqueza, abundância de espécies comuns e espécies raras. Essas áreas agrícolas afetaram negativamente até

mesmo espécies superabundantes, que são conhecidas pela maior tolerância às perturbações ambientais. Esses resultados podem ser extrapolados para outros tipos de cultivos agrícolas que não fornecem recursos florais para as abelhas Euglossini, principalmente em sistemas de monocultura e com baixa heterogeneidade ambiental. Uma vez que os fragmentos florestais amostrados estão localizados em áreas particulares e circundados por ambientes agrícolas, nós indicamos a importância de conservar esses fragmentos e a necessidade de medidas de aumento da conectividade entre eles para a manutenção das populações de abelhas Euglossini.

## 5. Referências

- Aguiar, W. M., & Gaglianone, M. C. (2008). Comunidade de abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em remanescentes de mata estacional semidecidual sobre tabuleiro no estado do Rio de Janeiro. *Neotropical Entomology*, 37(2), 118-125. doi: 10.1590/s1519-566x2008000200002
- Aguiar, W. M., & Gaglianone, M. C. (2012). Euglossine bee communities in small forest fragments of the Atlantic Forest, Rio de Janeiro state, southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 56(2), 210-219. doi: 10.1590/s0085-56262012005000018
- Aguiar, W. M., Melo, G. A. R., & Gaglianone, M. C. (2014). Does forest physiognomy affect the structure of orchid bee (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) Communities? A study in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro state, Brazil. *Sociobiology*, 61(1), 68-77. doi:10.13102/sociobiology.v61i1
- Aguiar, W. M., Sofia, S. H., Melo, G. A., & Gaglianone, M. C. (2015). Changes in orchid bee communities across forest-agroecosystem boundaries in Brazilian Atlantic forest landscapes. *Environmental Entomology*, 44(6), 1465-1471. doi: 10.1093/ee/nvv130
- Allen, L., Reeve, R., Nousek-McGregor, A., Villacampa, J., & MacLeod, R. (2019). Are orchid bees useful indicators of the impacts of human disturbance? *Ecological Indicators*, 103, 745–755. doi:10.1016/j.ecolind.2019.02.046
- Briggs, H. M., Perfecto, I., & Brosi, B. J. (2013). The role of the agricultural matrix: Coffee management and Euglossine Bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) communities in Southern Mexico. *Environmental Entomology*, 42(6), 1210–1217. doi:10.1603/en13087

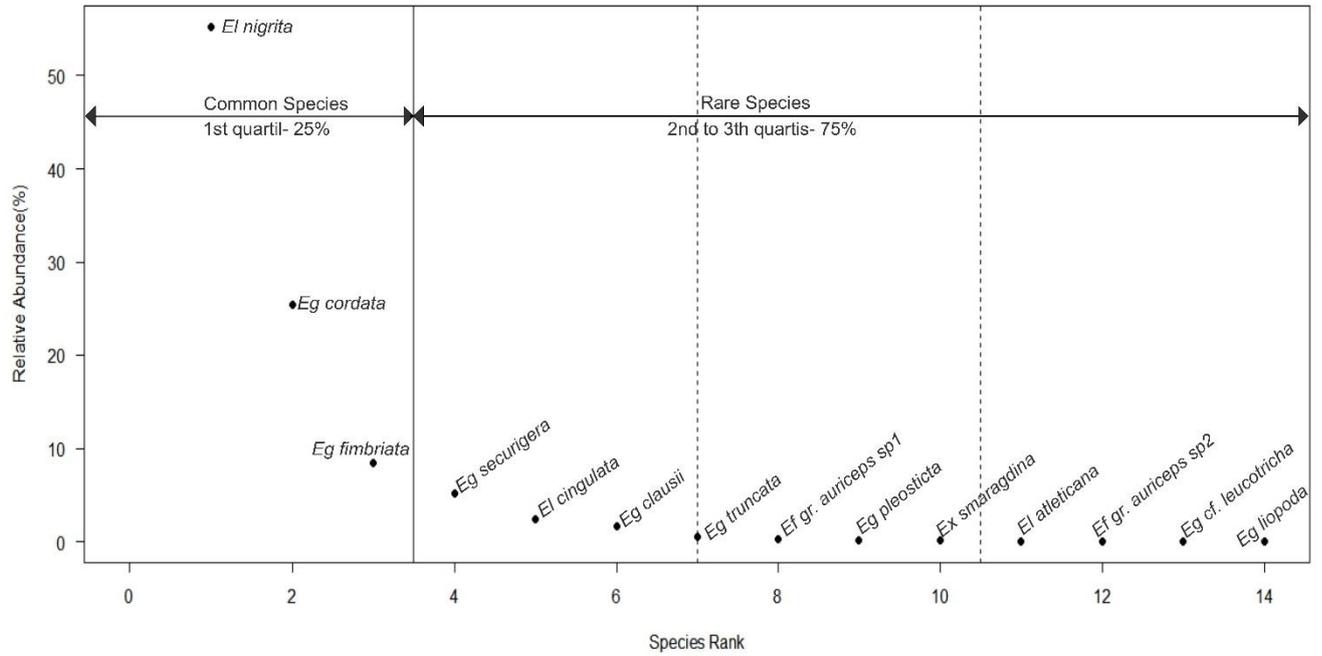
- Brosi, B. J. (2009). The effects of forest fragmentation on euglossine bee communities (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Biological Conservation*, 142(2), 414–423. doi: 10.1016/j.biocon.2008.11.003
- Cândido, M. E. M. B., Morato, E. F., Storck-Tonon, D., Miranda, P. N., & Vieira, L. J. S. (2018). Effects of fragments and landscape characteristics on the orchid bee richness (Apidae: Euglossini) in an urban matrix, southwestern Amazonia. *Journal of Insect Conservation*, 22(3-4), 475-486. doi: 10.1007/s10841-018-0075-7
- Carneiro, L. S., Aguiar, W. M., Aguiar, C. M. L., & Santos, G. M. D. M. (2018). Orchid bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) in seasonally dry tropical forest (Caatinga) in Brazil. *Sociobiology*, 65(2), 253-258. doi:10.13102/sociobiology.v65i2.2077
- Carneiro, L. S., Aguiar, W. M. de, Priante, C. F., Ribeiro, M. C., Frantine-Silva, W., & Gaglianone, M. C. (2021). The interplay between thematic resolution, forest cover, and heterogeneity for explaining Euglossini bees community in an agricultural landscape. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 628319. doi:10.3389/fevo.2021.628319
- Gaston, K. J. (1994). What is rarity?. In: *Rarity*. Springer, Dordrecht.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST-palaeontological statistics, ver. 1.89. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 1-9
- Hedström, I., Denzel, A., & Owens, G. (2006a). Orchid bees as bio-indicators for organic coffee farms in Costa Rica: Does farm size affect their abundance? *Revista Biología Tropical*, 54(4), 965-969. doi:10.15517/rbt.v54i3.14075
- Hedström, I., Harris, J., & Fergus, K. (2006b). Euglossine bees as potential bio-indicators of coffee farms: Does forest access, on a seasonal basis, affect abundance? *Revista Biología Tropical*, 54(4), 1189-1195. doi:10.15517/rbt.v54i4.14405
- Hesselbarth, M. H. K., Sciaini, M., With, K. A., Wiegand, K., & Nowosad, J. (2019). landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography*, 42, 1648-1657. doi: 10.1111/ecog.04617
- Hipólito, J., Boscolo, D., & Viana, B. F. (2018). Landscape and crop management strategies to conserve pollination services and increase yields in tropical coffee farms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 256, 218-225. doi:10.1016/j.agee.2017.09.038
- Huais, P. Y. (2018). multifit: an R function for multi-scale analysis in landscape ecology. *Landscape Ecology*, 33(7), 1023–1028. doi:10.1007/s10980-018-0657-5

- IPES: Instituto de Apoio à Pesquisa e ao Desenvolvimento Jones dos Santos Neves. (2005). *Diagnóstico Sócioeconômico da Microrregião do Caparaó*. Vazzoler, D. J., Orlandi, I. L., Scopel, L. J., & Oliveira, M. F. P. (Eds). Vitória, 208 p.
- Garbin, M. L., Saiter, F. Z., Carrijo, T. T., & Peixoto, A. L. (2017). Breve histórico e classificação da vegetação capixaba. *Rodriguésia*, 68(5), 1883-1894. doi: 10.1590/2175-7860201768521
- Gonçalves, R. B., & Faria, L. R. R. (2021). In euglossine we trust as ecological indicators: a reply to Añino et al. (2019). *Sociobiology*, 68(1), 4610. doi:10.13102/sociobiology.v68i1.4610
- Janzen, D. H. (1971). Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, 171(3967), 203-205. doi: 10.1126/science.171.3967.203
- Lumbreras, J. F., Carvalho Filho, A., Mota, P. E. F., Palmieri, F., Calderano, S. B., Baruqui, A.M., et al. (2004). *Macropedoambientes da Região Noroeste Fluminense - uma contribuição ao planejamento ambiental*. Rio de Janeiro: Embrapa Solos. <http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/89271/1/doc642004macropedoambientes.pdf>. [Acesso em 20 de dezembro 2020].
- McGarigal, K. (2015). FRAGSTATS help. University of Massachusetts: Amherst.
- Martins, D. C., Albuquerque, P. M. C., Silva, F. S., & Rebêlo, J. M. M. (2018). Orchid bees (Apidae: Euglossini) in Cerrado remnants in northeast Brazil. *Journal of Natural History*, 52(11-12), 627–644. doi:10.1080/00222933.2018.1444210
- Medeiros, R. L. S., Aguiar, W. M., Aguiar, C. M. L., & Borges, I. G. M. (2017). The Orchid Bee communities in different phytophysognomies in the Atlantic Forest: from lowland to montane rainforests. *Sociobiology*, 64(2), 182-190. doi:10.13102/sociobiology.v64i2.1348
- Miguet, P., Jackson, H. B., Jackson, N. D., Martin, A. E., & Fahrig, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology*, 31(6), 1177–1194. doi:10.1007/s10980-015-0314-1
- Moraes, A. M., Cunha, G. M., & Milward-de-Azevedo, M. A. (2014). Composição florística de Reservas Particulares do Patrimônio Natural no município de Espera Feliz, Minas Gerais. *Enciclopédia Biosfera*, 10, 3201-3224.
- Moure, J. S., Melo, G. A. R., & Faria Jr., L. R. R. (2012). Euglossini Latreille, 1802. In J.S., Moure, D., Urban, & G. A. R., Melo (Eds.). *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical region-online version*. <http://www.moure.cria.org.br/catalogue/> [Aesso em 27 março 2020].

- Neves, E. L., & Viana, B. F. (1997). Inventário da fauna de Euglossinae (Hymenoptera, Apidae) do baixo sul da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 14, 831–837. doi:10.1590/s0101-81751997000400007
- Nemésio, A. (2009). Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. *Zootaxa*, 2041(1), 1-242. doi: 10.11646/zootaxa.2041.1.1
- Nemésio, A. (2013). Are orchid bees at risk? First comparative survey suggests declining populations of forest-dependent species. *Brazilian Journal of Biology*, 73(2), 367–374. doi:10.1590/s1519-69842013000200017
- Nemésio, A., & Engel, M. S. (2012). Three new cryptic species of Euglossa from Brazil (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*, 222, 47–68. doi: 10.3897/zookeys.222.3382
- Oliveira, F. S., Soares, V. P., Pezzopane, J. E. M., Gleriani, J. M., Lima, G. S., Silva, E., et al. (2008). Identificação de conflito de uso da terra em áreas de preservação permanente no entorno do parque nacional do Caparaó, Estado de Minas Gerais. *Revista Arvore*, 32(5), 899–908. doi:10.1590/s0100-67622008000500015
- Opedal, Ø. H., Martins, A. A., & Marjakangas, E. L. (2020). A database and synthesis of euglossine bee assemblages collected at fragrance baits. *Apidologie*, 51, 519-530. doi: 10.1007/s13592-02000739-4
- Pinto, A. R., Silveira, G. D. C., Gaglianone, M. C., & Freitas, L. (2019). Abrupt decrease in the diversity of Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in a montane rainforest. *Journal of Apicultural Research*, 58(5), 682–693. doi:10.1080/00218839.2019.1637223
- Ramalho, A. V., Gaglianone, M. C., & Oliveira, M. L. (2009). Comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em fragmentos de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(1), 95–101. doi: 10.1590/s0085-56262009000100022
- Rebêlo, J. M. M., & Moure, J. S. (1995). As espécies de Euglossa Latreille do nordeste de São Paulo (Apidae, Euglossinae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 12(3), 445–466. doi:10.1590/s0101-81751995000300001
- R Core Team (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rio de Janeiro. (2015). *Plano Municipal de Conservação e Recuperação da Mata Atlântica de Varre-Sai*. Lopes, R. S., Abrahão, J., & Melo, G. (Orgs). 112 p.
- Roubik, D. W., & Hanson, P. E. (2004). *Orchids bees of tropical America: biology and field guide*. INBio Press: Heredia.

- Rocha-Filho, L. C., Krug, C., Silva, C. I., & Garófalo, C. A. (2012). Floral resources used by Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in coastal ecosystems of the Atlantic Forest. *Psyche*, 1–13. doi:10.1155/2012/934951
- Silveira, G. C. (2014). *Estrutura de comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera; Apidae) e análise da distribuição em Florestas Estacionais Semidecíduais e em paisagens fragmentadas no Sudeste do Brasil* [Tese: Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro] 117 p.
- Siqueira, T., Bini, L. M., Roque, F. O., Marques Couceiro, S. R., Trivinho-Strixino, S., & Cottenie, K. (2012). Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography*, 35(2), 183–192. doi:10.1111/j.1600-0587.2011.06875.x
- Sofia, S. H., & Suzuki, K. M. (2004). Comunidades de machos de abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em fragmentos florestais no Sul do Brasil. *Neotropical Entomology*, 33(6), 693–702. doi:10.1590/s1519-566x2004000600006
- Sobreiro, A. I., Peres, L. L. S., Boff, S., Henrique, J. A., & Alves Junior, V. V. (2019). Continuous micro-environments associated orchid bees benefit from an Atlantic Forest remnant, Paraná state, Brazil. *Sociobiology*, 66(2), 293-305. doi:10.13102/sociobiology.v66i2.3443
- Venables, W. N., and Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics With S. Statistics and Computing*. New York, NY: Springer
- Volsi, B., Telles, T. S., Caldarelli, C. E., & Camara, M. R. G. (2019). The dynamics of coffee production in Brazil. *PLoS One*, 14(7), e0219742. doi:10.1371/journal.pone.0219742
- Wikelski, M., Moxley, J., Eaton-Mordas, A., López-Urbe, M. M., Holland, R., Moskowicz, D., Roubik, D. W., & Kays, R. (2010). Large-range movements of neotropical orchid bees observed via radio telemetry. *PLoS One*, 5(5), e10738. doi:10.1371/journal.pone.0010738
- Wolda, H. (1981). Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 50(3), 296–302. doi:10.1007/bf00344966

**Apêndice: Figura 1.** Ranqueamento da abundância relativa das espécies de Euglossini amostradas em 15 paisagens no Sudeste do Brasil. As espécies ranqueadas no primeiro quartil (25%) foram classificadas como raras, e as espécies ranqueadas no segundo e terceiro quartil (25%-75%) foram classificadas como espécies comuns.



**Apêndice: Figura 2.** Análise multiescala dos efeitos da cobertura (%) de cafeicultura sobre a riqueza (A), abundância de espécies comuns (B) e raras (C) de abelhas Euglossini amostradas em 15 paisagens no Sudeste do Brasil. A escala de efeito foi a que apresentou o maior  $R^2$ . Os círculos preenchidos indicam  $p < 0,05$ , enquanto os círculos vazios  $p > 0,05$ .

Figura 2A

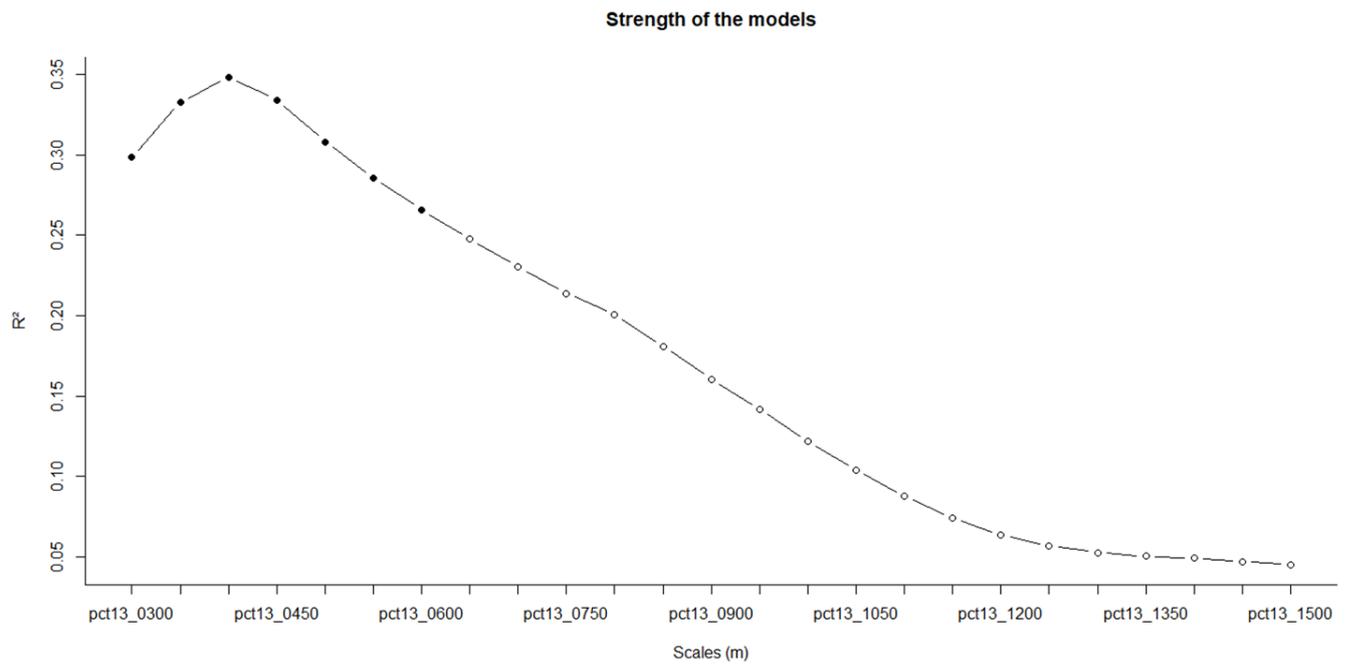


Figura 2B

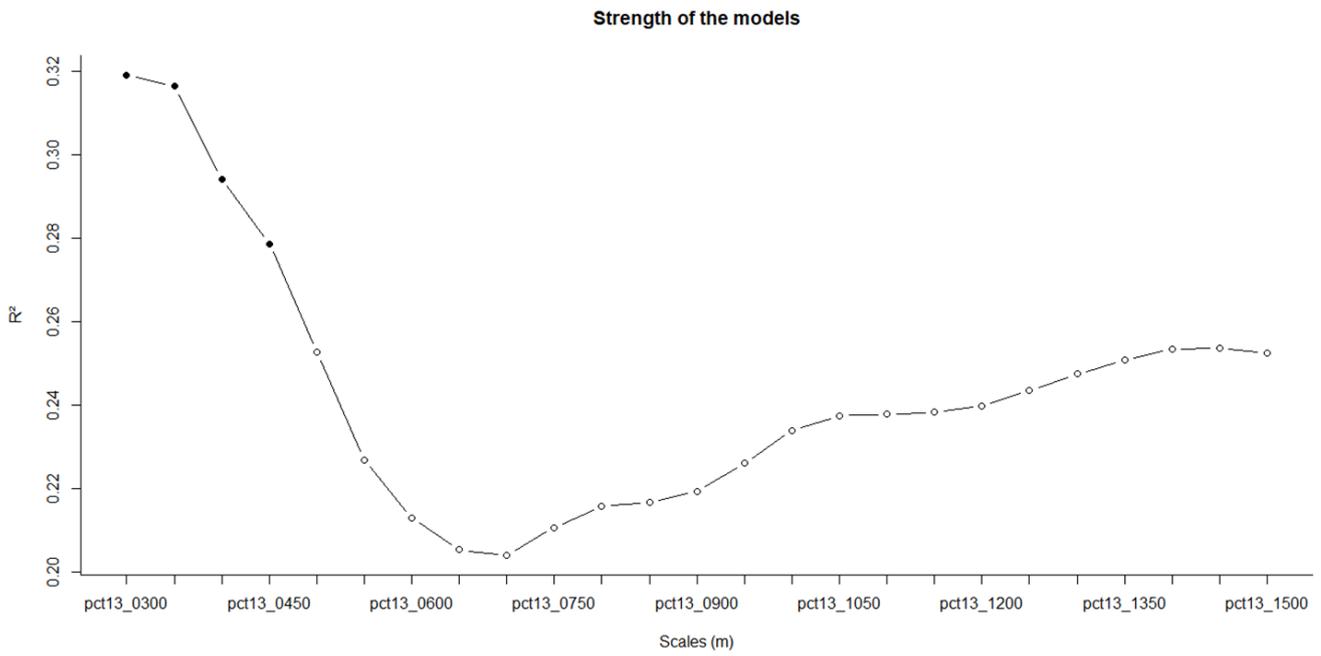
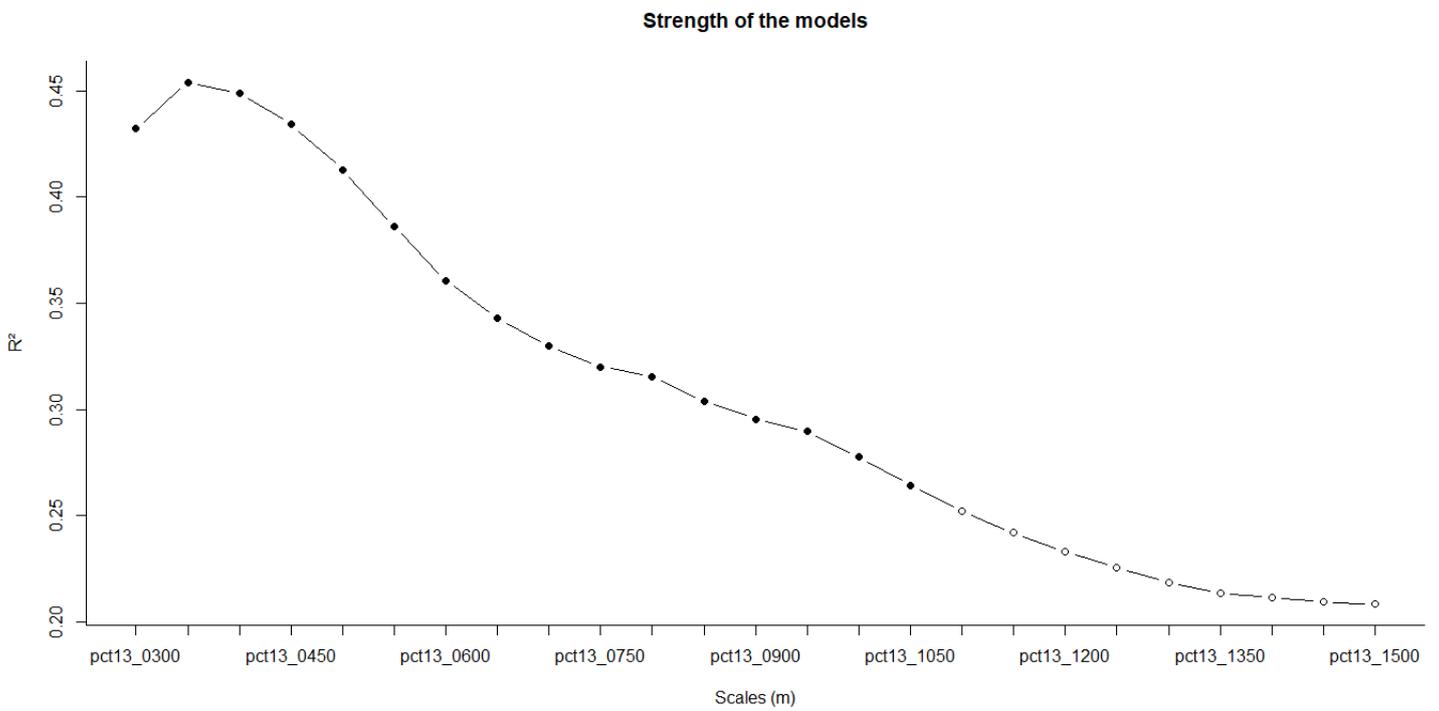
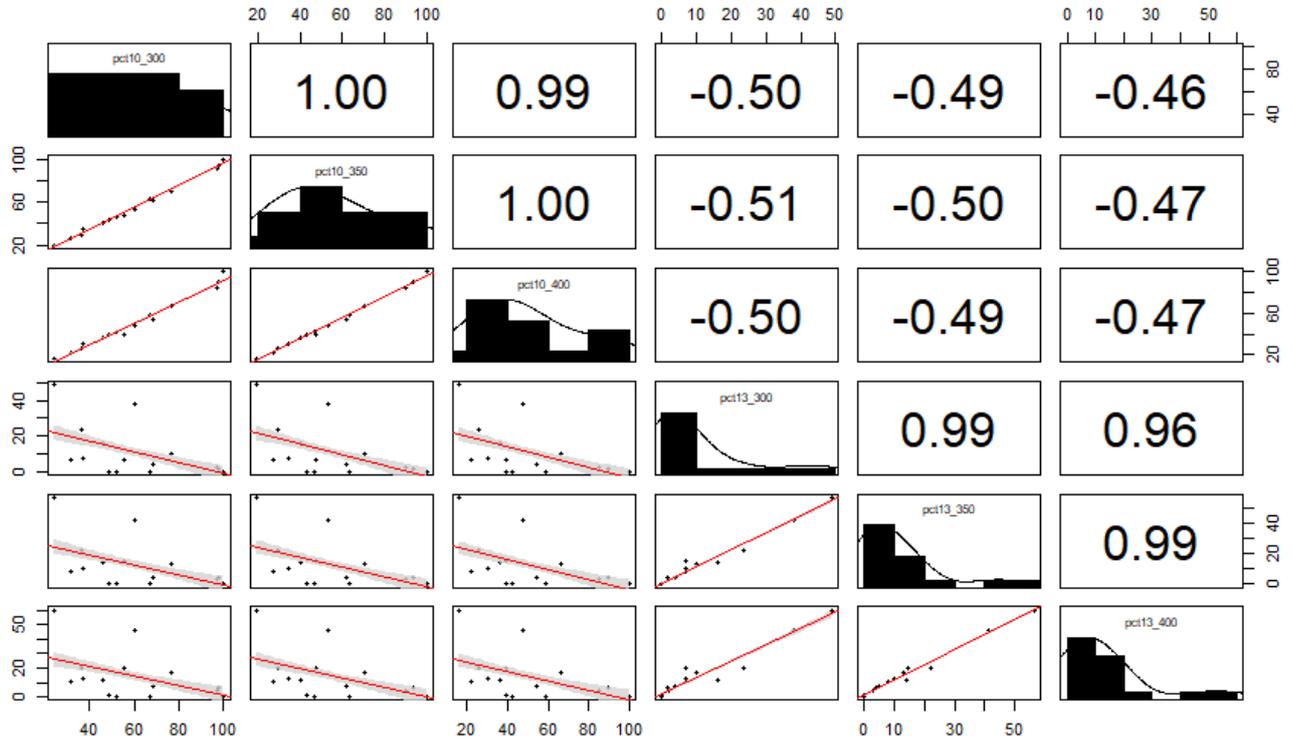


Figura 2C



**Apêndice: Figura 3.** Correlação de Pearson ( $r$ ) entre a cobertura de floresta (pct10) e a cobertura de cafeicultura (pct13) nas escalas espaciais que a comunidade de Euglossini apresentou maior associação com a cobertura de cafeicultura (escala de efeito). A matriz inferior representa o ajuste dos valores a Modelos Lineares.



## CAPÍTULO II

### THE INTERPLAY BETWEEN THEMATIC RESOLUTION, FOREST COVER, AND HETEROGENEITY FOR EXPLAINING EUGLOSSINI BEES COMMUNITY IN AN AGRICULTURAL LANDSCAPE<sup>1</sup>

**Abstract:** Human activities have modified the landscape composition. The changes in the landscape structure can be evaluated by metrics, which are influenced, among other factors, by the number of cover classes used for the landscape classification (thematic resolution). In high thematic resolutions, landscape covers that can influence biological responses are identified and detailed. In low thematic resolutions, this detail level is lower because it aggregates different landscape covers in a few classes. However, how the thematic resolution influences our ability to understand landscape structure on biodiversity is poorly explored, particularly for pollinators. Here we asked how thematic resolution affects the explanatory power of landscape composition on explaining Euglossini bees (richness and abundance) within 15 landscapes composed mainly of coffee and pasture. To address this issue, we quantified the association between five attributes of the euglossine bee community and landscape composition: landscape cover classes (%) and landscape heterogeneity. Moreover, we also evaluated how the thematic resolution influences bee responses to landscape structure. We found a strong and positive influence of landscape heterogeneity in low thematic resolutions (i.e., few cover classes on maps) over the richness and rare species abundance. We also observed that- in addition to the forest cover in the landscape- the pasture cover (%) quantified in high thematic resolution positively influenced the total abundance and abundance of common and intermediate species. Our study highlights the importance of maintaining compositional heterogeneity for the orchid bee community in agroecosystems, and forest cover for the biological requirements and

---

<sup>1</sup>Artigo publicado na *Frontiers in Ecology and Evolution*, em 07 de maio de 2021: Carneiro LS, Aguiar WM, Priante CF, Ribeiro MC, Frantine-Silva W and Gaglianone MC (2021) The Interplay Between Thematic Resolution, Forest Cover, and Heterogeneity for Explaining Euglossini Bees Community in na Agricultural Landscape. *Front. Ecol. Evol.* 9:628319. doi: 10.3389/fevo.2021.628319. Esse é um artigo de acesso aberto e distribuído pela Licença CC-BY.

conservation of these pollinators. Moreover, the use of different thematic resolutions showed how specific types of landscape covers influence the euglossine community attributes. This can highlight the species preferences for habitats and landscape covers. Thus, we call the attention of landscape ecologists to the importance of the definition of thematic resolution, as our ability to quantify the association between biological responses and landscape structure may be influenced by the number of classes used when building thematic maps.

**Keywords:** Atlantic Forest, Brazil, orchid bees, landscape structure, landscape diversity, mapping, pollinators.

## 1. Introduction

The changes in land use may lead to habitat loss and fragmentation. These processes are the main threat to biodiversity, ecosystem functions, and several ecosystem services in the world (Fahrig, 2003; Haddad et al., 2015; Duarte et al., 2018). Human activities, as urbanization and agriculture, have modified the landscape structure and habitat quality across space and time (Fischer and Lindenmayer, 2007; Haddad et al., 2015). These changes reduce patch size and proximity, scattering habitats into anthropogenic matrices (Neel et al., 2004; Haddad et al., 2015). Moreover, forest fragmentation as a process (*sensu* Fahrig, 2003) has consequences related to the increase of the edge effect, with changes in microclimate conditions, thus influencing habitat quality and species persistence at the landscape level (Bender and Fahrig, 2005; Prevedello and Vieira, 2010; Martello et al., 2016).

The landscape changes influence the landscape composition (i.e., number and area of the patches). The use of landscape metrics is crucial for quantifying these elements and inferring the functional landscape heterogeneity, i.e., the diversity of landscape cover based on the functionality of each cover type for a given biological group (Fahrig et al., 2011). However, landscape metrics estimates are influenced by grain size and thematic resolution (Castilla et al., 2009; Liang et al., 2013). Grain size refers to the level of spatial resolution used to describe a data set (Allen and Hoekstra, 1991; Turner and Gardner, 2015), while thematic resolution, the central subject of our study, refers to the number of cover classes used in mapping for the landscape classifications (Lechner and Rhodes, 2016).

The choice of thematic resolution in a study is based on the species requirements (e.g., available habitats, nesting) and on which patches might contain these requirements

(Fahrig et al., 2011). Since the patches number increases with the number of classes (Castilla et al., 2009; Liang et al., 2013), the decision to include, exclude or aggregate patches in cover classes implies several ways of quantifying spatial patterns in the same landscape (Li and Wu, 2004; Bailey et al., 2007; Castilla et al., 2009; Marshall et al., 2020). Lower thematic resolutions with a small number of cover classes have a more straightforward classification and may aggregate different functional covers, suppressing the necessary level of details to explain biological variables from landscape attributes (Lawler et al., 2004; Marshall et al., 2020). Higher thematic resolutions, on the other hand, result in more detailed mapping of landscape composition and functional covers (e.g., habitat specialists) (Kendall et al., 2011; Liang et al., 2013), increasing the probability to detect associations between biological attributes (e.g., species richness) and landscape structure (Qiu et al., 2019; Marshall et al., 2020). For these reasons, increasing or decreasing the number of cover classes can modify landscapes' functional heterogeneity quantification (Li and Wu, 2004; Lechner and Rhodes, 2016). Thus, our ability of understanding spatio-temporal effects of landscape structure on biodiversity depends on the choice of a thematic resolution that represents the landscape elements that have the most significant explanatory power for ecological responses (Buyantuyev and Wu, 2007; Kendall et al., 2011; Qiu et al., 2019).

The landscape heterogeneity is an essential predictor of biodiversity and positively influences biological attributes such as animal richness and abundance, besides ecological interactions as plant-pollinator (Fahrig et al., 2011; Stein et al., 2014; Moreira et al., 2015, 2018). There is a higher diversity of landscape covers in more heterogeneous landscapes, which may be the niche or complementary habitats for different species (Dunning et al., 1992; Fahrig et al., 2011; Boscolo et al., 2017). The positive effect of landscape heterogeneity has been reported for different biological groups, including bees (Moreira et al., 2015; Boscolo et al., 2017; Coutinho et al., 2020). The higher bee diversity in heterogeneous landscapes has been linked to a high resource diversity essential for feeding, nesting, and maintaining populations in the landscape (Moreira et al., 2017; Nery et al., 2018). However, estimating the effects of landscape heterogeneity on bees depends on choosing a thematic resolution that can distinguish necessary habitats and meaningful landscape covers for the different bee species (Kallioniemi et al., 2017; Marshall et al., 2020).

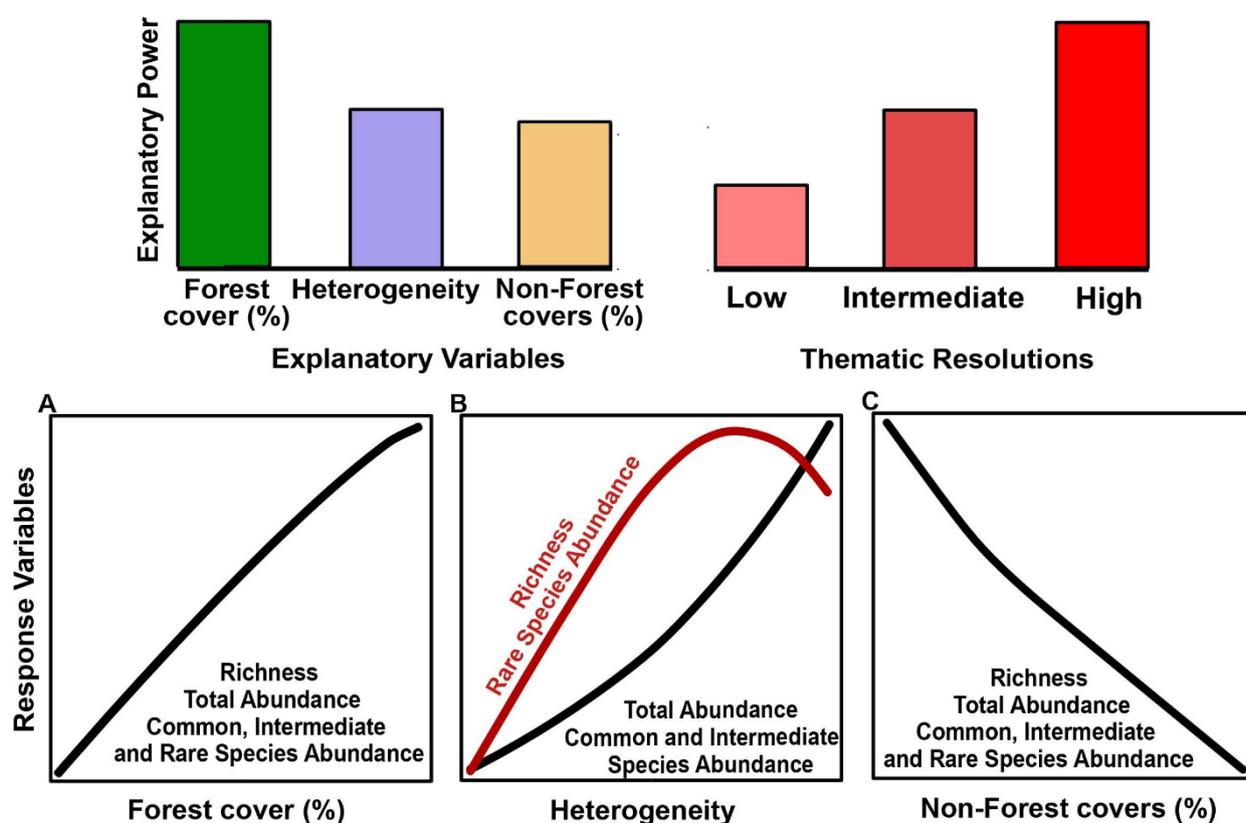
Bees are essential for the maintaining of the ecosystem's functioning and services through pollination. However, they have been critically affected

by landscape degradation and simplification processes (Garibaldi et al., 2011; Viana et al., 2012). The neotropical Euglossini bees constitute an important model for understanding the impact of landscape changes (Brosi, 2009; Cândido et al., 2018). Besides the high dependence on forest environments (Powell and Powell, 1987; Nemésio and Silveira, 2010), euglossine males are easily sampled with aromatic baits (Dodson et al., 1969; Roubik and Hanson, 2004). This tribe comprises about 240 species distributed in five genera (Moure et al., 2012), with a higher diversity reported for the tropical rain forests of South America (Roubik and Hanson, 2004; Nemésio, 2009). Previous studies already showed that changes in the structure of the Euglossini bee community are associated with changes in the landscape (e.g., Powell and Powell, 1987; Brosi, 2009; Cândido et al., 2018; Rocha-Filho et al., 2020). The increase in isolation between forest patches influenced the decline in the species richness of these bees (Powell and Powell, 1987), while the total abundance and richness seem to depend on variables such as shape, size (ha) and isolation (m) of the patches (Brosi 2009; Nemésio and Silveira, 2010). In addition to forest cover, euglossine bees can be positively influenced by the landscape compositional heterogeneity (Opedal et al., 2020), including different anthropogenic surrounding matrix types (i.e., pasture, agriculture, forestry, or urban areas) (Aguiar et al., 2015; Brito et al., 2017; Cândido et al., 2018). Some species with remarkable environmental plasticity may use these environments to obtain floral resources, as nectar and perfumes (Briggs et al., 2013; Aguiar et al., 2015). Therefore, analyzing non-forest covers is essential to evaluate euglossine community's responses to the landscape composition and the importance of such environments for these pollinators.

The Euglossini bee communities are characterized by a few dominant species and many rare species (Aguiar and Gaglianone, 2008; Cândido et al., 2018; Rocha-Filho et al., 2020). The dominant euglossine species are habitat generalists and have wide occurrence and tolerance to landscape changes (Aguiar and Gaglianone, 2008; Silva and Marco, 2014; Aguiar et al., 2015). In contrast, rare species are generally restricted to more preserved areas (Tonhasca et al., 2002; Ramalho et al., 2009), resulting in a high sensitivity of these species to landscape disturbances. It is important to consider that the responses of species, communities, or species assemblages to landscape structure at different scales of effects (i.e., the extent of analysis in which a landscape attribute has a high influence on the biological response) can be divergent (Boscolo and Metzger, 2009; Fahrig, 2013; Gestich et al., 2018). An alternative to measuring the scale of effect of a community is to focus on which species were sampled because the species have different life histories, which

influence their responses to landscape changes (Fischer and Lindenmayer, 2007; Fahrig, 2013; Hanski, 2015). Therefore, defining the proper spatial extents (i.e., scales of effect) when assessing ecological processes is challenging but is an essential step when considering landscape-based effects.

In this study, we aimed to evaluate how thematic resolution influences our ability to assess the influence of landscape composition on the euglossine bee species. Moreover, we also aimed to understand how species sensitivity to landscape disturbance can be influenced by landscape structure quantified in different thematic resolutions. For this, species dominance and occurrence frequency in the community were used as a proxy of species sensitivity. Specifically, we evaluated the association between five attributes of the euglossine bee community (richness, total abundance, abundance of common, intermediate, and rare species) with compositional metrics [cover (%) of landscape classes and landscape heterogeneity]. We hypothesized that the landscape composition in high thematic resolutions result in a higher explanatory power on bee community attributes (Figure 1). We also hypothesized that the euglossine community is mainly influenced by forest cover followed by spatial heterogeneity and non-forest covers (Figure 1). Given the dependence of Euglossini bees on forest environments (Roubik and Hanson, 2004), we expected: (a) the richness, total abundance, and species group abundance (common, intermediate, and rare) increase with the forest cover (%) (Figure 1A). Given the positive influence of heterogeneity on biodiversity, particularly on insects (Fahrig et al., 2011; Boscolo et al., 2017; Coutinho et al., 2020), we expected: (b) the richness and rare species abundance increase with heterogeneity but decreases when heterogeneity is high (Figure 1B), and (c) total abundance, abundance of common and intermediate species increases with heterogeneity (Figure 1B). Since non-forest environments are less permeable to some Euglossini species and negatively correlated with richness and abundance (Briggs et al., 2013; Aguiar et al., 2015), we also expect (d) a negative effect of non-forest covers on the five attributes of the Euglossini community (Figure 1C). We used euglossine males as our ecological model because (a) they have high flight capacity and respond to landscape degradation (Janzen, 1971; Brosi, 2009; Cândido et al., 2018), (b) they have requirements of nectar and floral perfumes that can be found in several habitats types and landscape cover, resulting in plant pollination in fragmented ecosystems (Roubik and Hanson, 2004; Rocha-Filho et al., 2012; Aguiar et al., 2015), and (c) they can indirectly indicate the abundance of Euglossini females (Opedal et al., 2016).



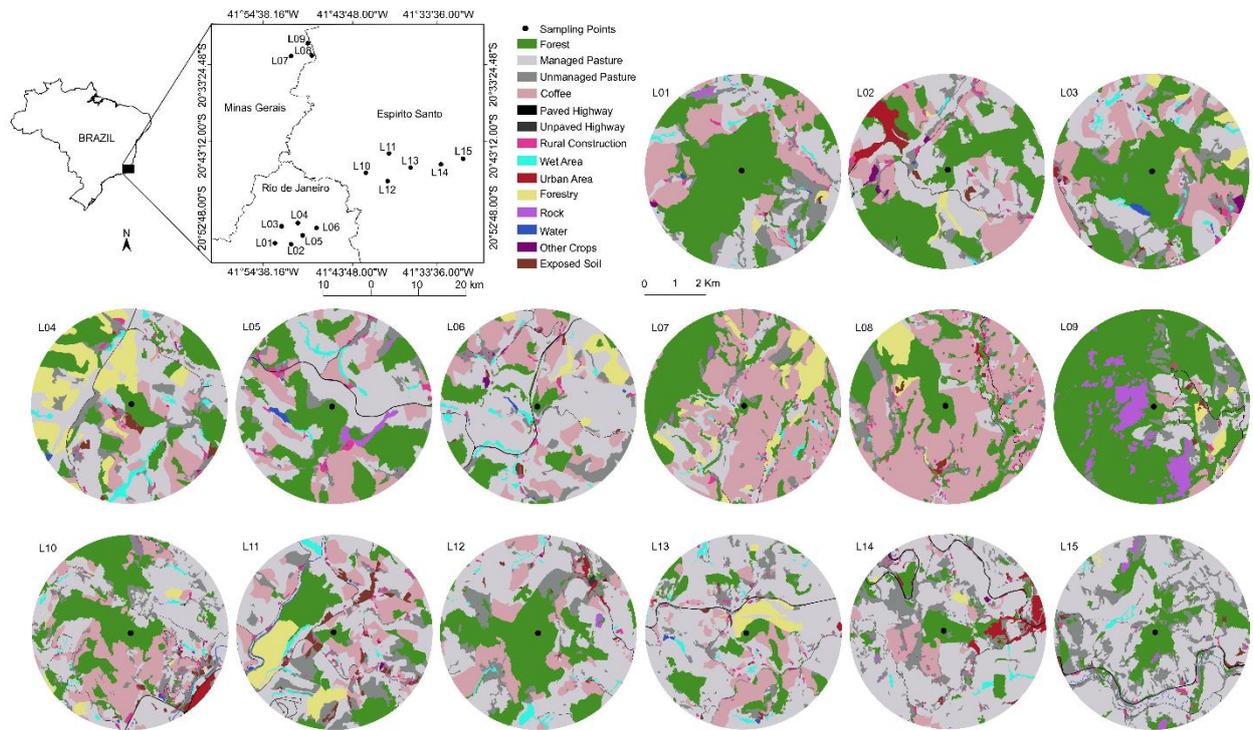
**Figure 1.** Hypotheses and predictions of the effects of explanatory variables (forest cover (A), heterogeneity (B), and non-forest covers (C)), and thematic resolution (low, intermediate, and high) on the parameters of the Euglossini bee community (richness, total abundance, common species abundance, intermediate species abundance, and rare species abundance).

## 2. Materials and Methods

### 2.1 Study area

We carried out this study in 15 landscapes (L01-L15) in the Southeast of Brazil, located in Rio de Janeiro, Espírito Santo, and Minas Gerais states (Figure 2 and Supplementary Table 1). The region has a subtropical altitude climate of the Cwa, and Cwb types, with hot and rainy summer and cold and dry winter. This area was originally covered by phytophysionomies of the semideciduous seasonal forest and dense montane and submontane forest, characteristics of the Atlantic Forest (Lumbreras et al., 2004; Garbin et al., 2017). The fragmentation process in the region occurred mainly during the economic coffee cycle in the nineteenth century. Coffee crops (*Coffea arabica* L., and *Coffea canephora* P.) occur mainly in many small farms, between 1 and 3 ha, which

together span large areas (Figure 2). We selected the landscapes along a gradient of corest cover (10– 66%).



**Figure 2.** Geographic location and composition of the 15 landscapes in 14-class thematic resolution used for sampling Euglossini bees in the Southeast of Brazil.

## 2.2 Bee sampling

We sampled bees on each landscape for 3 days in the rainy season (November 2019 to March 2020) and 2 days in the dry season (August to September 2019, July 2020). We chose a greater sampling effort in the rainy season because the euglossine bee species show a higher activity during this season (Roubik and Hanson, 2004). Some species also have been associated with the rainy season (Roubik and Hanson, 2004).

A sampling point was selected within a forest fragment in each of the 15 landscapes (Figure 2). The minimum distance from the fragment edge was 200 m, and the minimum distance between each sampling point was 2,500 m. We chose forest fragments from secondary successional stages for sampling bees. We used five bait traps to attract euglossine males at each sampling point. These traps were built with polyethylene terephthalate- PET bottles (Aguiar and Gaglianone, 2008), containing one of the five baits soaked in cotton (methyl cinnamate, eugenol, eucalyptol, methyl salicylate, and vanillin). These scents are widely used to sample Euglossini bees (Aguiar and Gaglianone, 2008,

2012; Aguiar et al., 2015; Rocha-Filho et al., 2020). The traps were hung in the vegetation, at the height of 1.5 m from the ground, and a minimum distance of 2.0 m between each other (Aguiar and Gaglianone, 2008). We distributed the traps randomly in each landscape on sunny days, early in the morning (06:00– 08:00 h), and removed them in the afternoon (03:00–05:00 h). This passive sampling method allows standardization and also sampling in several areas simultaneously. When necessary, the sampled individuals were killed in a chamber with ethyl acetate for taxonomic identification. We deposited the specimens dry in the entomological collection of the Ecologia Experimental sector of the Laboratório de Ciências Ambientais- LCA, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro- UENF.

### 2.3 Landscape delimitation and land cover classification

The landscapes were delimited by buffers with a radius of 1,500 m from the centroid of bee sampling locations. We mapped the land cover classes of each landscape using high-resolution satellite images (1-m resolution) available in ArcGis software on a 1:2,500 scale. The mapping was made by generating vector polygons in ArcGIS, followed by visual classification. We used a thematic resolution of 14 land cover classes for mapping (Figure 2). The biological importance of each of the 14 classes for euglossine bees is shown in Table 1. The vector maps was converted into raster files (5-m resolution). Because we aimed to quantify the effect of thematic resolution on our ability to explain bee responses, we used the R raster package (Hijmans, 2020) and aggregated the 14 land cover classes onto lower thematic resolutions maps: 12, 6, and 3 classes. For the thematic resolution with 3 classes, we generated two different classifications- see 3 and 3.1 in Table 2.

**Table 1.** Description and biological importance of the 14 classes used in landscape mapping.

<b>14-class thematic resolution</b>	<b>Description and biological importance of classes</b>	<b>Reference</b>
Forest (FO)	Most important habitat for Euglossini bees. Essential resources for species requirements such as pollen, nectar, resins, nesting sites, and aromatic essences are found in this environment.	Dressler, 1982; Rocha-Filho et al., 2012
Managed pasture (MP)	Grass species (e.g. <i>Brachiaria</i> sp) are predominant in this environment, with more hard environmental conditions (e.g. temperature, humidity) and few floral resources for bees. Euglossine species can disperse between forest patches through these environments.	Kruess and Tschardtke, 2002; Tonhasca et al., 2003

Unmanaged pasture (UP)	There is heterogeneous vegetation (e.g. pioneer plants, shrubs) in these environments that can support floral resources for euglossine species.	Aguiar et al., 2015
Wet area (WA)	This wet soil environment allows vegetation growth such as unmanaged pasture, which may provide floral resources for euglossine bees.	
Coffee (CF)	Crops of <i>Coffea arabica</i> and <i>Coffea canephora</i> varieties under different management systems (e.g. organic, traditional). They are permeable to Euglossini species depending on the management intensity and can provide floral resources through pioneer plants in the crop.	Briggs et al., 2013; Carneiro, personal observation
Forestry (FY)	Crops of <i>Eucalyptus</i> sp. with high management intensity (e.g. pesticides) and low heterogeneity. In this environment, the euglossine community is composed of few species, with higher environmental plasticity.	Aguiar et al., 2015
Other crops (OC)	Crops of <i>Saccharum</i> sp., <i>Musa</i> sp., <i>Cocos</i> sp., and <i>Citrus</i> sp. in small areas and polyculture systems. Agroforestry and polycultures benefit the euglossine community, because they support a diversity of floral resources.	Briggs et al., 2013; Rosa et al., 2015
Paved highway (PH) and Unpaved highway (UH)	These environments are impermeable (paved) or compacted (unpaved), with hard environmental conditions (e.g. high temperatures, noise, low humidity) and absence of floral resources, negatively affecting bees.	Boscolo et al., 2017
Rural construction (RC)	Human constructions, usually with impermeable or compacted soil. They may have floral resources for euglossine bees through exotic or native plants (e.g. Orchidaceae).	Carneiro, personal observation
Urban areas (UA)	This environment negatively influences the euglossine species richness. Euglossini species with higher environmental plasticity may benefit from floral resources of native and exotic plants from this environment.	López-Uribe et al., 2008; Cândido et al., 2018
Rock (RO)	Rocky outcrops that despite conditions such as higher temperatures and wind intensity may provide resources (e.g. nesting sites) for euglossine bees through plants adapted to this environment (e.g. Bromeliaceae, Orchidaceae).	Dressler, 1982; Boff and Alves-dos-Santos, 2018
Water (WT)	Natural (rivers) and artificial (lakes) environments. Water is a fundamental element for the organisms' requirements.	

Exposed soil (ES)	This environment is generally a consequence of anthropic activities (e.g. plowing, erosion). Some species of euglossine nest in the soil.	Roubik and Hanson, 2004; Augusto and Garófalo, 2007
-------------------	---	---

---

We downgrade the thematic resolution based on land use and management similarities, and the class functionality for the bees. Thus, we aggregated classes that could be perceived and used similarly by euglossine species. We first aggregated subtype classes into single classes, as expected to have a similar effect on the explanatory power. Thus, in the 12-class thematic resolution, we only aggregated the pasture and highway subtypes into two unique classes (“Pasture” and “Highway”). In the 6-class thematic resolution, we also considered the different levels of human activities over the landscape. Four covers resulted of human activities were aggregated in “Anthropic constructions”. We aggregated as “Semi-natural environments” three covers distributed naturally in the landscape but may be subject to anthropic changes (Table 1). Likewise, the class “Pasture” aggregated three cover classes, including managed and unmanaged pasture, and “wet areas” that are spatially associated (Table 1 and Figure 2). We aggregated “Forestry and other crops” as a single cover class. However, we kept “Coffee” as a single cover class in this resolution because of its high proportion in the landscape and potential influence on the Euglossini communities (see Table 1). In the 3-class thematic resolution, we aggregated all covers with arboreal-shrub vegetation (Table 2) that can provide floral resources for euglossine bee species in “Non-forest vegetation” (Table 1). Likewise, we aggregated all covers with open but non-arboreal vegetations or occupied by humans in “Anthropic and seminatural environments” since their abiotic conditions could be less friendly to euglossine bees (Table 1). Finally, in the 3.1-class thematic resolution, we aggregated all covers that could be fundamental or complementary habitats for Euglossini bees in “Unmanaged land cover” (Tables 1, 2). We aggregated in “Farming and semi-natural environments” covers with high management intensity or open environments that could present less suitable environmental conditions for euglossine bees (Tables 1, 2). In the last class (“Anthropic environments”), we aggregated covers including anthropic constructions or those spatially associated (“Other crops”) (Tables 1, 2).

**Table 2.** Number and arrangement of classes used to classify the landscape in five thematic resolutions. (CF: Coffee; ES: Exposed soil; FO: Forest; FY: Forestry; MP: Managed pasture; OC: Other crops; PH: Paved highway; RC: Rural construction; RO:

Rock; UA: Urban area; UH: Unpaved highway; UP: Unmanaged pasture; WA: Wet area; WT: Water).

<b>Thematic Resolutions</b>				
<b>14 classes</b>	<b>11 classes</b>	<b>6 classes</b>	<b>3 classes</b>	<b>3.1 classes</b>
FO	FO	FO	FO	Unmanaged land cover (FO + UP + WA + RO)
MP	Pasture (MP + UP)	Pasture (MP + UP + WA)	Non-forest vegetation (UP + WA + CF + FY + OC)	Farming and semi-natural environments (MP + CF + FY + WT + ES)
UP				
WA	WA	CF	FY + OC	Anthropic and semi-natural environments (MP + PH + UH + RC + UA + RO + WT + ES)
CF	CF			
FY	FY	Anthropic constructions (PH + UH + RC + UA)	Anthropic environments (OC + PH + UA + RC + UA)	Semi-natural environments (RO + WT + ES)
OC	OC			
PH	Highway (PH + UH)	Anthropic constructions (PH + UH + RC + UA)	Anthropic environments (OC + PH + UA + RC + UA)	Semi-natural environments (RO + WT + ES)
UH				
RC	RC	Semi-natural environments (RO + WT + ES)	Anthropic environments (OC + PH + UA + RC + UA)	Semi-natural environments (RO + WT + ES)
UA	UA			
RO	RO	Semi-natural environments (RO + WT + ES)	Anthropic environments (OC + PH + UA + RC + UA)	Semi-natural environments (RO + WT + ES)
WT	WT			
ES	ES	Semi-natural environments (RO + WT + ES)	Anthropic environments (OC + PH + UA + RC + UA)	Semi-natural environments (RO + WT + ES)

## 2.4 Landscape metrics

We used the *lsm* function of the R landscapemetrics package (Hesselbarth et al., 2019) to calculate two landscape metrics for the five thematic resolutions: (a) cover (%) of classes in the landscape (PLAND = percentage that each class occupies regarding the landscape area), and (b) landscape heterogeneity (SHDI = Shannon diversity index calculates the proportion and diversity of classes in the landscape) (McGarigal, 2015). The forest is an essential habitat for the Euglossini species requirements (e.g., nectar, pollen, resin, floral perfumes, nesting sites) (Roubik and Hanson, 2004; Rocha-Filho et al., 2012). The landscape heterogeneity represents the environmental diversity that Euglossini

species can use and also influence the community composition of Euglossini (Aguiar et al., 2015; Opedal et al., 2020). The cover of classes also allows measuring non-forest covers in the landscape (e.g., pastures, crops) that may represent complementary habitats for euglossine bees (Briggs et al., 2013; Aguiar et al., 2015). Moreover, it is known that cover (%) of classes and heterogeneity are good predictors of Euglossini bee communities (Cândido et al., 2018; Opedal et al., 2020). We calculated these landscape metrics at different spatial scales: 500, 750, 1,000, and 1,500 m. As we have an interest in quantifying the relative contribution of forest cover (%) and heterogeneity on explaining bee responses, we calculated the Pearson's correlation between these metrics for all the spatial scales and all the thematic resolution to identify which spatial scale presents the lower correlations. Therefore, we evaluated the low ( $r < 0.5$ ) and non-significant ( $p > 0.05$ ) Pearson's correlation between the forest cover and heterogeneity in the five thematic resolutions (14, 12, 6, 3, and 3.1 classes). After critical analysis and based on previous studies (Moreira et al., 2017; Cândido et al., 2018), we decided to use only the metrics calculated at the 1000 m spatial scale for all the thematic resolutions (see Supplementary Table 2).

## **2.5 Euglossini bee response variables**

Five aspects of euglossine bee community structure were used as response variables: richness, total abundance, common species abundance, intermediate species abundance, and rare species abundance. We quantified abundances using occurrence frequency (OF) and dominance (D) of each species in the community, in which  $OF = \text{number of samples with species } i / \text{number of total samples} * 100$ , and  $D = \text{abundance of species } i / \text{total abundance} * 100$ . When  $OF \geq 50\%$ , the species were classified as very frequent (vf), if  $OF < 50\%$  and  $\geq 5\%$ , the species were frequent (f), and  $OF < 25\%$ , the species were low frequent (lf) (Bodenheimer, 1955). If  $D \geq 5\%$ , the species were categorized as dominant (d),  $D < 5\%$  and  $\geq 2.5\%$  the species were accessory (a), and  $D < 2.5\%$  the species were occasional (o) (Bodenheimer, 1955). The OF and D values were combined, allowing the categorization of the three groups of species:  $Ct = vf + d = \text{common species}$ ,  $Ct = lf + o = \text{rare species}$ ;  $Ct = \text{other combinations} = \text{intermediate species}$  (Palma, 1975; Aguiar and Gaglianone, 2012).

## **2.6 Data Analysis**

Our data analysis comprised two steps. First, we performed exploratory analyses using Generalized Linear Models (GLMs) to find the models in which the landscape

attributes best explained the euglossine community in each thematic resolution. In the second step, we made a new GLM selection using only the best models previously selected. In this step, the best models that had the cover (%) of classes or landscape heterogeneity as explanatory variables in each thematic resolution were ranked with each other. Thus, we accessed the landscape attributes with the higher explanatory power on the euglossine community and the thematic resolution (i.e., high or low) in which these attributes were measured. We presented the details of the two steps below.

### **Step 1**

As altitude is a very influential factor in the Euglossin communities (Aguiar and Gaglianone, 2012; Pinto et al., 2019), we first quantified the influence of altitude on species richness and total abundance using linear regressions. Before that, abundance was log-transformed using base 10. The diagnosis of these models was made by the *boxcox* function of the R MASS package (Venables and Ripley, 2002). Given the observed altitude influence on the euglossine community (Supplementary Figure 1), we removed the altitude's effect on the response variables by analyzing residuals from linear models, in which the altitude was the explanatory variable (Response Variable ~ Altitude).

We sought to explore through Generalized Linear Models (GLMs) an association of the residues of the euglossine community attributes with the cover (%) of forest and non-forest classes, and landscape heterogeneity in each thematic resolution. We build models that combined the landscape heterogeneity, cover (%) of forest, pastures, and coffee as explanatory variables in resolutions of 14, 12, and 6 classes (Supplementary Table 3). These three covers represented the largest proportion of the landscape composition (76–98%) in these resolutions. In resolutions of 3 and 3.1 classes, the models combined landscape heterogeneity and the three types of covers as explanatory variables (Supplementary Table 3). We used the residuals of the response variables to associate with the landscape metrics, so the Gaussian distribution was used in the GLMs. We used Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc) (Burnham and Anderson, 2002) to rank the models. The model with the lowest  $\Delta\text{AICc}$  was considered the most explanatory model. Also, models in which  $\Delta\text{AICc} < 2.0$  and the model weight ( $w_i$ )  $> 0.1$  were considered equally plausible to explain the patterns. A null model- that assumes no association between the response and explanatory variable- was also considered in the model comparison. We used the *lctab* function from the R *bbmle* package to select the models (Bolker and R Development Core Team, 2020). In this step, we analyzed 255

models in the five thematic resolutions (Supplementary Table 3), of which 59 models were selected for Step 2 (Supplementary Table 4).

## **Step 2**

From the selected models in step 1, we performed another round of model comparison to identify the thematic resolution that better explain the response variables to the landscape attributes (heterogeneity and cover (%) of classes) (Supplementary Table 4). The null model was also included as a competing model in the model selection procedure. The best models were chosen using the same criteria presented above (i.e.,  $\Delta AICc < 2.0$  and  $w_i > 0.1$ ). We accessed the coefficient of determination ( $R^2$ ) of the “variance-function-based” type of the best GLMs to quantify the variation of the response variable explained by the landscape attributes. For this, we used the *rsq* function from the R *rsq* package (Zhang, 2020).

## **3. Results**

### **3.1 Overview**

We sampled 1890 male Euglossini bees, distributed in four genera and 14 species (Supplementary Table 5). *Eulaema nigrita* Lepeletier (55.1%) and *Euglossa cordata* (Linnaeus) (25.5%) were the most abundant species in the community. The total abundance in the landscapes ranged from 7 to 391 individuals ( $126 \pm 111$ ), while the richness varied between 4 and 9 species ( $6.4 \pm 1.5$ ).

Common species ( $S = 4$ ) were sampled in all 15 landscapes ( $N = 1783$ , individuals; variation in landscapes  $118 \pm 110$ ), intermediate species ( $S = 4$ ) were recorded in 14 landscapes ( $N = 96$  individuals, variation in landscapes  $6.4 \pm 4.2$ ), while rare species ( $S = 6$ ) occurred in eight landscapes ( $N = 11$ ,  $0.73 \pm 0.79$ ) (Supplementary Table 5).

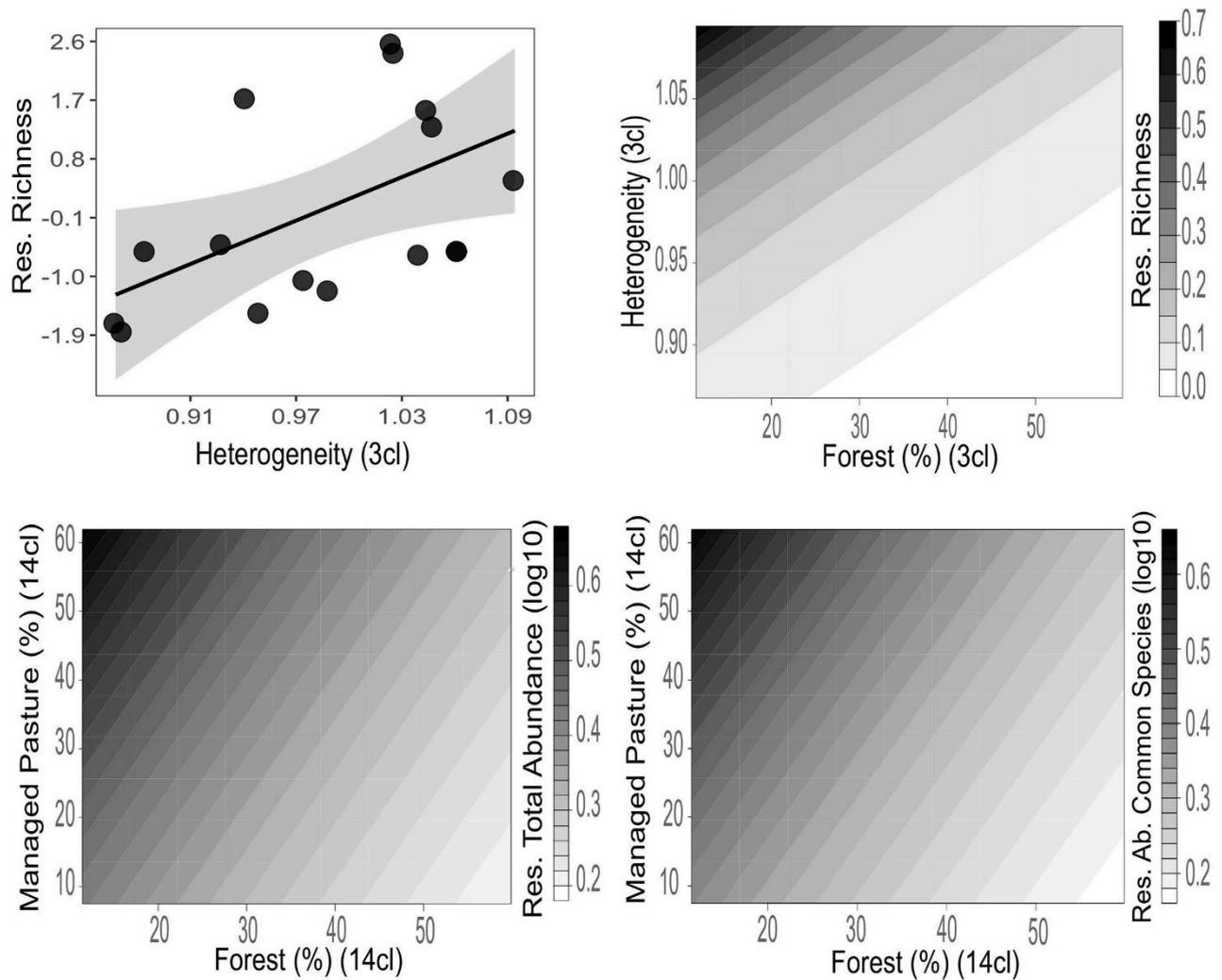
### **3.2 Best thematic resolutions to explain the Euglossini community from landscape composition**

The Euglossini community showed different responses to the landscape attributes in the thematic resolutions. The low thematic resolution detected significant effects of landscape composition on the residual richness ( $\Delta AICc < 2.0$  and  $w_i > 0.1$ ). The 3-class resolution showed a positive effect of landscape heterogeneity on the residual richness ( $R^2 = 0.28$ ) (Figure 3A and Table 3). The second plausible model in this resolution combined the positive effect of heterogeneity and negative effect of forest cover on the residual richness ( $R^2 = 0.37$ ) (Figure 3B and Table 3).

In a high thematic resolution (14-class), the residual total abundance and residual common species abundance presented significant responses to landscape composition. The best models combined positive effects of managed pasture and negative effects of forest cover on both residual total abundance ( $R^2 = 0.57$ ) (Figure 3C) and residual common species abundance ( $R^2 = 0.56$ ) (Figure 3D and Table 3).

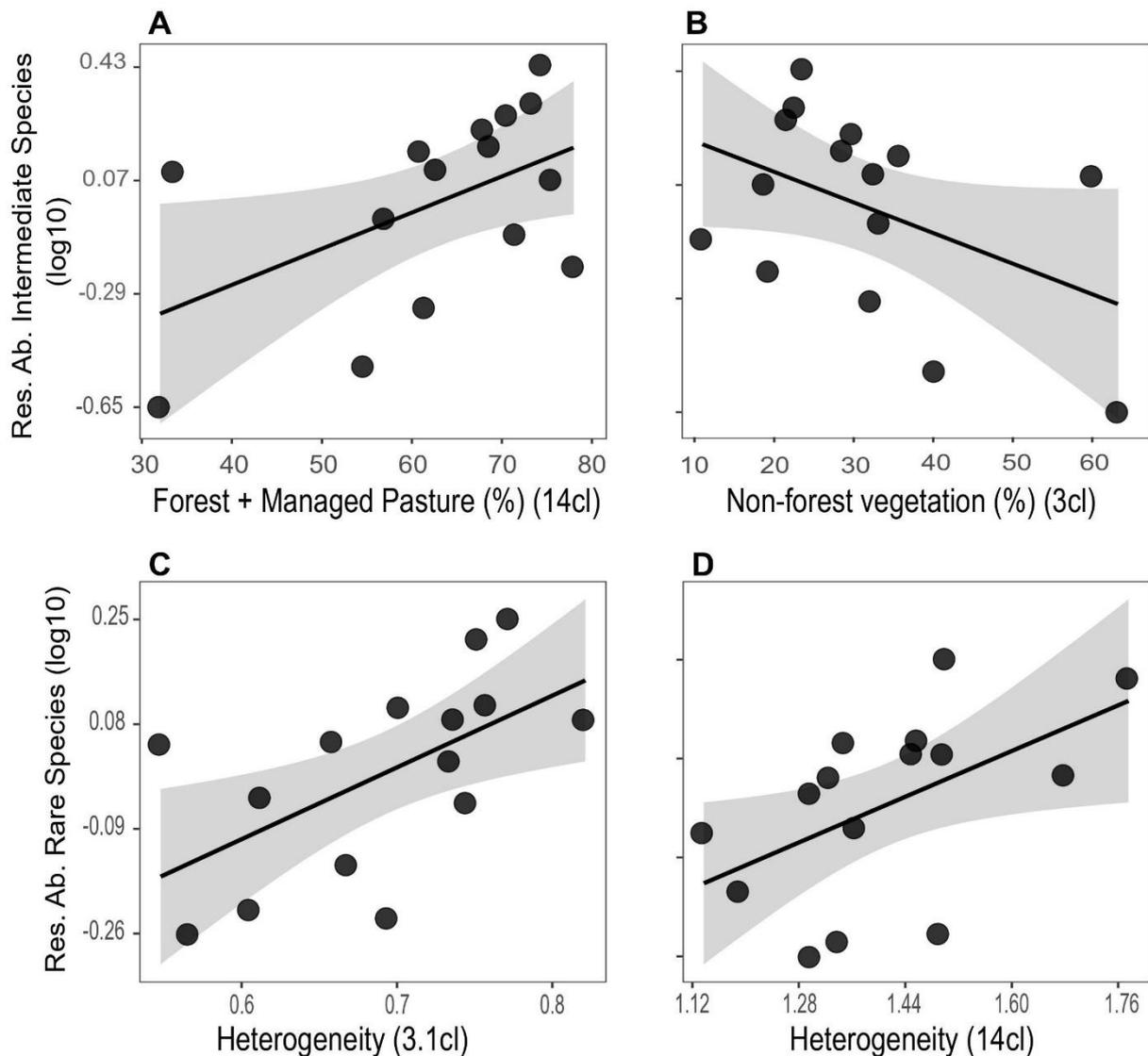
**Table 3.** Best models ( $\Delta AICc < 2.0$  and  $w_i > 0.1$ ) to explain the attributes of the Euglossini community from the landscape composition in different thematic resolutions. The  $w_i$  represents the model weight.

Response variable	Models	$\Delta AICc$	$w_i$
Residual species richness	Heterogeneity (3 classes)	0.0	0.15
	Forest cover + Heterogeneity (3 classes)	0.73	0.10
Residual total abundance (log10)	Forest cover + Managed Pasture cover (14 classes)	0.0	0.20
Residual common species abundance (log10)	Forest cover + Managed Pasture cover (14 classes)	0.0	0.18
Residual intermediate species abundance (log10)	Forest cover + Managed Pasture cover (14 classes)	0.0	0.21
	Non-forest vegetation cover (3 classes)	1.27	0.11
	Null	1.43	0.10
Residual rare species abundance	Heterogeneity (3.1 classes)	0.0	0.43
	Heterogeneity (14 classes)	1.52	0.20



**Figure 3.** Influence of the landscape composition on the residues of richness **(A-B)**, total abundance **(C)**, and common species abundance **(D)** of Euglossini bees in different thematic resolutions. The black line represents the GLM model fitting and the grey shadow the 95% confidence interval.

The landscape composition in both high and low thematic resolutions explained the residual abundance of intermediate and rare species. The 14-class resolution presented a positive effect of forest + managed pasture covers on the residual intermediate species abundance ( $R^2 = 0.26$ ) (Figure 4A and Table 3). These species abundance was also negatively related to the non-forest vegetation cover in the 3-class resolution ( $R^2 = 0.19$ ) (Figure 4B and Table 3). However, the null model was in the set of plausible models ( $\Delta AICc < 2.0$ ) (Table 3). Finally, the residual rare species abundance was best explained by a positive correlation with the landscape heterogeneity of the 3.1-class ( $R^2 = 0.34$ ) and 14-class resolution ( $R^2 = 0.27$ ) (Figures 4C, D and Table 3).



**Figure 4.** Influence of the landscape composition on the residues of intermediate species abundance **(A-B)**, and rare species abundance **(C-D)** of Euglossini bees in different thematic resolutions. The black line represents the GLM model fitting and the grey shadow the 95% confidence interval.

#### 4. Discussion

This study showed that our ability to explain attributes of the Euglossini community (richness, total abundance, abundance of common, intermediate, and rare species) from the landscape composition depends on the thematic resolution level. We refuted our hypothesis that the euglossine community are mainly influenced by forest cover since the landscape heterogeneity, and non-forest covers had a higher explanatory power on euglossine bees. We supported the hypothesis that high thematic resolution has a higher

explanatory power through the relationship of the total abundance, abundance of common and intermediate species with the landscape composition in high thematic resolution (i.e., 14 classes). However, this hypothesis was refuted for the richness and rare species abundance explained by the landscape compositional heterogeneity in low thematic resolutions (3 and 3.1 classes).

#### **4.1 Influence of compositional heterogeneity and thematic resolution**

In fragmented landscapes, biodiversity is influenced by spatial heterogeneity (Fahrig et al., 2011). The positive relationship between the richness of different bee groups and landscape heterogeneity has been reported (Boscolo et al., 2017; Moreira et al., 2017; Coutinho et al., 2020; Opedal et al., 2020), indicating the importance of landscape diversity for the biological requirements of these pollinators. It is expected that the landscape structure in fine thematic resolutions better explains species richness (Lawler et al., 2004; Qiu et al., 2019). The association found between richness and heterogeneity at low resolution may indicate that several Euglossini bee species can perceive the landscape on a coarser scale, where different types of landscape cover have been aggregated into the same class. This may have occurred because, in addition to the forest, these bees use different types of cover for foraging (Aguiar et al., 2015; Brito et al., 2017), which may present a supply of resources, such as nectar and floral scents (Aguiar et al., 2015; Opedal et al., 2020). Despite the landscape heterogeneity in low thematic resolution reflects the aggregation of many landscape covers, the forest cover combined with heterogeneity in the model increased the explanatory power on species richness. This indicates the importance of this landscape composition attribute to explain the euglossine community (Brosi, 2009; Cândido et al., 2018). Although we expected a unimodal response of species richness to heterogeneity, we observed a linear relationship between these two attributes. These landscapes seem to support a level of compositional heterogeneity that results in a high euglossine richness. Unimodal relationships occur at high levels of spatial and environmental heterogeneity because it is when the negative effects of heterogeneity act on population dynamics (e.g., extinction, colonization) (Fahrig et al., 2011; Ben-Hur and Kadmon, 2020).

The highest total abundance and common species abundance were observed in landscapes with low forest cover and a high pasture cover. The association between total abundance and landscape cover was very similar to the association observed for common species abundance (*Eulaema nigrita*, *Euglossa cordata*, *Euglossa fimbriata* Rebêlo & Moure, and *Euglossa securigera* Dressler). If we consider the relative abundance

of these four common species, they represented 94.3% of the sampled individuals. This calls attention to studies that consider only total abundance as a response variable to assess the effects of landscape changes on communities. These dominant species have higher phenotypic plasticity and tolerance to changes in the landscape (Silva and Marco, 2014; Aguiar et al., 2015; Carneiro et al., 2019). Therefore, this may underestimate the effects of these processes on groups of less abundant species in the community.

In addition to the forest, pasture cover (%) had a high influence on the abundance of most euglossine species. These bees have high flight capacity (Janzen, 1971), and several species have already been sampled on the forest edges or within the pasture matrix (Aguiar et al., 2015). Despite presenting different characteristics of forest environments (e.g., high temperatures, low humidity, high wind speed), this matrix may offer floral resources through pioneer plants for euglossine species with higher environmental plasticity (Aguiar et al., 2015). These relationships between total abundance, abundance of common and intermediate species with forest environments, and pasture matrices were best explained by mapping in high thematic resolution (i.e., 14 classes). In higher thematic resolutions, many areas that may be used as habitats are identified (Liang et al., 2013; Marshall et al., 2020). Thus, for these evaluated abundance variables, the 14-class thematic resolution can better indicate the “landscape complementation” (Dunning et al., 1992), as it would represent more realistically the environment mosaic that euglossine males use to obtain resources. Despite a lower explanatory power, the intermediate species abundance was negatively affected by the non-forest vegetation in the lowest thematic resolution. This landscape cover was mainly composed by crops (e.g., coffee, forestry). Some intermediate species (e.g., *Euglossa clausii* Nemésio & Engel, *Euglossa truncata* Rebêlo & Moure) have been known as restricted to forest (Ramalho et al., 2009; Aguiar et al., 2015). This may indicate that crop areas can negatively affect these species and the euglossine communities (Briggs et al., 2013; Aguiar et al., 2015).

The landscape heterogeneity was the most important variable to explain the rare species abundance. Among the response variables that we analyzed, the abundance of this group of species was the only one that showed a strong association with the thematic resolution of 3.1 classes. The responses to compositional heterogeneity for each group of species are distinct and driven by the relationship that organisms have with each landscape cover class (Lawler et al., 2004; Kendall et al., 2011; García-Álvarez et al., 2019). In the resolution of 3.1 classes, we considered ‘Unmanaged land cover’ as a heterogeneous

environment, composed of classes with natural (i.e., forest) and semi-natural vegetation, which can provide resources and conditions for the euglossine species. However, the study area comprises an old forest cover loss, with most of the forest patches composed of secondary vegetation. Thus, many of the bee species categorized as rare may show adaptations to open environments. Some of these species (e.g., *Eulaema atleticana* Nemésio, *Euglossa pleosticta* Dressler) are medium and large size bees, which can forage in matrices neighboring the forest fragments (Aguiar et al., 2015; Rosa et al., 2015). Therefore, the conservation of these environments in the landscape is essential to keep the diversity of these species. The loss of compositional heterogeneity can negatively affect rare and specialist species, resulting in biological homogenization (Gámez-Virués et al., 2015; Martello et al., 2018).

## 5. Conclusion

This study showed that compositional heterogeneity influences the Euglossini bee community, both positively and negatively, and these responses depend on the thematic resolution used to characterize the landscape. The decision to aggregate class covers in low thematic resolutions showed that different types of patches in the landscape could be functionally similar for euglossine species. On the other hand, high thematic resolution revealed that non-forest cover (i.e., managed pasture) has a high explanatory power on the most common species in the community. However, it is important to be cautious about the thematic resolution's influence on explaining some euglossine community attributes. This because the abundance of rare and intermediate species were correlated with the landscape composition in both high and low thematic resolutions. Furthermore, we showed that species dominance could be an important proxy for understanding species sensitivity to landscape disturbances. Because in these areas of the Southeast of Brazil, forest cover is threatened by agricultural activities such as coffee crops, we call attention to conserving forest remnants. At the same time, these landscapes still have a high diversity of environments linked to the many types of land use that small farmers maintain on their properties (e.g., agroforestry, unmanaged pastures). These friendly landscapes favored, for example, the species richness and rare species abundance. Agricultural intensification is a growing phenomenon, especially in tropical regions. If these practices are associated with landscape homogenization, pollinators such as bees can be critically affected.

We also call attention to consider the influence of the thematic resolution on the association of biological parameters with landscape metrics in future studies. With the

advent of new technologies and spatial data sets, including landscape mapping in large regions (e.g., MapBiomas in Brazil), the use of different thematic resolutions becomes more accessible. As we showed, the choice of thematic resolution is a critical step that influences our ability to explain biological parameters from the landscape structure.

## **6. Data availability statement**

The original contributions presented in the study are included in the article/Supplementary Material, further inquiries can be directed to the corresponding author/s.

## **7. Author contributions**

LC and MG conceived the study design and wrote the manuscript. WA, MG, LC, and MR designed methodological approach. LC and WF-S collected the data. LC and MR calculated the landscape metrics. MR, WF-S, and LC analyzed the data. CP and LC mapped the landscapes. All authors revised the manuscript.

## **8. Funding**

We thank the CNPq/MCTIC/IBAMA/A.B.E.L.H.A. for financial support (project 400614/2018-9). LC and WF-S thank CAPES for the scholarship (processes 88887.339454/2019-00; 88882.314552/2019-01); CP thanks FAPERJ for the scholarship. MG thanks CNPq (process 303894/2018-0) and FAPERJ (process 203.321/2017) for their financial support. MR thanks FAPESP (processes 2013/50421-2; 2020/01779-5), CNPq processes 312045/2013-1; 312292/2016-3) and PROCAD/CAPES (Project 88881.068425/2014-01) for their financial support.

## **9. Acknowledgments**

We thank the Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis-IBAMA for the authorization to collect biological material (No. 71013-3), the owners for authorization the study in their properties, Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo (UFPR) for taxonomic confirmation, and Vivian F. Manhães, Luiza F.S.L. Carvalho, Sônia G. Alves, Mariana S. Deprá, and Anna P. Hautequestt for field help.

## **10. Supplementary material**

The Supplementary Material for this article can be found online at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2021.628319/full#supplementary-material>

## 11. References

- Aguiar, W. M., and Gaglianone, M. C. (2008). Comunidade de abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em remanescentes de mata estacional semidecidual sobre tabuleiro no estado do Rio de Janeiro. *Neotrop. Entomol* 37, 118-125. doi: 10.1590/s1519-566x2008000200002
- Aguiar, W. M., and Gaglianone, M. C. (2012). Euglossine bee communities in small forest fragments of the Atlantic Forest, Rio de Janeiro state, southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae). *Rev. Bras. Entomol* 56, 210-219. doi: 10.1590/s0085-56262012005000018
- Aguiar, W. M., Sofia, S. H., Melo, G. A., and Gaglianone, M. C. (2015). Changes in orchid bee communities across forest-agroecosystem boundaries in Brazilian Atlantic forest landscapes. *Environ. Entomol.* 44, 1465-1471. doi: 10.1093/ee/nvv130
- Allen, T. F. H., and Hoekstra, T. W. (1991). "Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis", in *Ecological Heterogeneity*, ed. J. Kolasa, and S. T. A. Pickett (New York, NY: Springer), 47-68.
- Augusto, S. C., and Garófalo, C. A. (2007). Nidificação de *Euglossa* (*Euglossa*) *melanotricha* Moure (Hymenoptera: Apidae) no solo do cerrado. *Neotrop. Entomol.* 36, 153–156. doi:10.1590/s1519-566x2007000100021
- Bailey, D., Herzog, F., Augenstein, I., Aviron, S., Billeter, R., Szerencsits, E., et al. (2007). Thematic resolution matters: indicators of landscape pattern for European agro-ecosystems. *Ecol. Indic.* 7, 692–709. doi: 10.1016/j.ecolind.2006. 08.001
- Bender, D. J., and Fahrig, L. (2005). Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86, 1023-1033. doi: 10.1890/03-0769
- Ben-Hur, E., and Kadmon, R. (2020). Heterogeneity–diversity relationships in sessile organisms: A unified framework. *Ecol. Lett.* 23, 193-207. doi: 10.1111/ele.13418
- Bodenheimer, F. S. (1955). *Précis d'écologie animale*. Paris: Payot.
- Boff, S., and Alves-dos-Santos, I. (2018). Cavities in bromeliad stolons used as nest sites by *Euglossa cordata* (Hymenoptera, Euglossini). *J. Hymenopt. Res.* 62, 33–44. doi:10.3897/jhr.62.22834

- Ben Bolker and R Development Core Team. 2020. *bbmle*: Tools for General Maximum Likelihood Estimation. R package version 1.0.23.1. <https://CRAN.R-project.org/package=bbmle> (accessed October 15, 2020).
- Boscolo, D., and Metzger, J. P. (2009). Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landsc. Ecol.* *24*(7), 907–918. doi:10.1007/s10980-009-9370-8
- Boscolo, D., Tokumoto, P. M., Ferreira, P. A., Ribeiro, J. W., and Santos, J. S. (2017). Positive responses of flower visiting bees to landscape heterogeneity depend on functional connectivity levels. *Perspect Ecol Conserv* *15*, 18–24. doi: 10.1016/j.pecon.2017.03.002
- Briggs, H. M., Perfecto, I., and Brosi, B. J. (2013). The role of the agricultural matrix: Coffee management and Euglossine Bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) communities in Southern Mexico. *Environ. Entomol.* *42*, 1210–1217. doi:10.1603/en13087
- Brito, T. F., Phifer, C. C., Knowlton, J. L., Fiser, C. M., Becker, N. M., Barros, F. C., et al. (2017). Forest reserves and riparian corridors help maintain orchid bee (Hymenoptera: Euglossini) communities in oil palm plantations in Brazil. *Apidologie* *48*, 575-587. doi: 10.1007/s13592-017-0500-z
- Brosi, B. J. (2009). The effects of forest fragmentation on euglossine bee communities (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Biol. Conserv.* *142*, 414–423. doi: 10.1016/j.biocon.2008.11.003
- Burnham, K. P., and Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. New York, NY: Springer.
- Buyantuyev, A., and Wu, J. (2007). Effects of thematic resolution on landscape pattern analysis. *Landsc. Ecol.* *22*, 7-13. doi: 10.1007/s10980-006-9010-5
- Cândido, M. E. M. B., Morato, E. F., Storck-Tonon, D., Miranda, P. N., and Vieira, L. J. S. (2018). Effects of fragments and landscape characteristics on the orchid bee richness (Apidae: Euglossini) in an urban matrix, southwestern Amazonia. *J. Insect Conserv.* *22*, 475-486. doi: 10.1007/s10841-018-0075-7
- Carneiro, L. S., Aguiar, C. M. L., Aguiar, W. M., Aniceto, E. S., Nunes, L. A., and Ferreira, V. S. (2019). Morphometric variability among populations of *Euglossa cordata* (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) from different phytophysionomies. *Sociobiology* *66*, 575-581. doi: 10.13102/sociobiology.v66i4.4675

- Castilla, G., Larkin, K., Linke, J., and Hay, G. J. (2009). The impact of thematic resolution on the patch-mosaic model of natural landscapes. *Landsc. Ecol.* 24, 15-23. doi: 10.1007/s10980-008-9310-z
- Coutinho, J. G. E., Angel-Coca, C., Boscolo, D., and Viana, B. F. (2020). Heterogeneous agroecosystems support high diversity and abundance of trap-nesting bees and wasps among tropical crops. *Biotropica* 52, 991–1004. doi: 10.1111/btp.12809
- Cushman, S. A., and Landguth, E. L. (2010). Scale dependent inference in landscape genetics. *Landsc. Ecol.* 25, 967-979. doi: 10.1007/s10980-010-9467-0
- Dodson, C. H., Dressler, R. L., Hills, H. G., Adams, R. M., and Williams, N. H. (1969). Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* 164, 1243–1249. doi:10.1126/science.164.3885.1243
- Dressler, R. L. (1982). Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 13, 373–394. doi:10.1146/annurev.es.13.110182.002105
- Duarte, G. T., Santos, P. M., Cornelissen, T. G., Ribeiro, M. C., and Paglia, A. P. (2018). The effects of landscape patterns on ecosystem services: meta-analyses of landscape services. *Landsc. Ecol.* 33, 1247–1257. doi: 10.1007/s10980-018-0673-5
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., and Pulliam, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169-175. doi: 10.2307/3544901
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487-515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J. Biogeogr.* 40, 1649-1663. doi: 10.1111/jbi.12130
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R.J., et al. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101-112. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x
- Fischer, J., and Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 265-280. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x
- Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., et al. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nat. Commun.* 6. doi: 10.1038/ncomms9568
- Garbin, M. L., Saiter, F. Z., Carrijo, T. T., and Peixoto, A. L. (2017). Breve histórico e classificação da vegetação capixaba. *Rodriguésia* 68, 1883-1894. doi: 10.1590/2175-7860201768521

- García-Álvarez, D., Lloyd, C. D., Van Delden, H., and Olmedo, M. T. C. (2019). Thematic resolution influence in spatial analysis. An application to Land Use Cover Change (LUCC) modelling calibration. *Comput Environ Urban Syst* 78, 101375. doi: 10.1016/j.compenvurbsys.2019.101375
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A., et al. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol. Lett.* 14, 1062–1072. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x
- Gestich, C. C., Arroyo-Rodríguez, V., Ribeiro, M. C., Cunha, R. G. T., and Setz, E. Z. F. (2018). Unraveling the scales of effect of landscape structure on primate species richness and density of titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*). *Ecol. Res.* 34, 150–159. doi: 10.1111/1440-1703.1009
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1, e1500052. doi: 10.1126/sciadv.1500052
- Hanski, I. (2015). Habitat fragmentation and species richness. *J. Biogeogr.* 42, 989-993. doi: 10.1111/jbi.12478
- Hesselbarth, M. H. K., Sciaini, M., With, K. A., Wiegand, K., and Nowosad, J. (2019). landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography* 42, 1648-1657. doi: 10.1111/ecog.04617
- Hijmans, R. J. (2020). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.1-5. <https://CRAN.R-project.org/package=raster> (accessed September 27, 2020).
- Janzen, D. H. (1971). Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171, 203-205. doi: 10.1126/science.171.3967.203
- Kallioniemi, E., Åström, J., Rusch, G. M., Dahle, S., Åström, S., and Gjershaug, J. O. (2017). Local resources, linear elements and mass-flowering crops determine bumblebee occurrences in moderately intensified farmlands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 239, 90–100. doi: 10.1016/j.agee.2016.12.039
- Kendall, M. S., Miller, T. J., and Pittman, S. J. (2011). Patterns of scale-dependency and the influence of map resolution on the seascape ecology of reef fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 427, 259-274. doi: 10.3354/meps08945
- Kruess, A., and Tschardtke, T. (2002). Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biol. Conserv.* 106, 293–302. doi:10.1016/s0006-3207(01)00255-5

- Lawler, J. J., O'Connor, R. J., Hunsaker, C. T., Jones, K. B., Loveland, T. R., and White, D. (2004). The effects of habitat resolution on models of avian diversity and distributions: a comparison of two land-cover classifications. *Landsc. Ecol.* *19*, 517-532. doi: 10.1023/b:land.0000036151.28327.01
- Lechner, A. M., and Rhodes, J. R. (2016). Recent progress on spatial and thematic resolution in landscape ecology. *Curr Landscape Ecol Rep* *1*, 98-105. doi: 10.1007/s40823-016-0011-z
- Li, H., and Wu, J. (2004). Use and misuse of landscape indices. *Landsc. Ecol.* *19*, 389-399. doi: 10.1023/b:land.0000030441.15628.d6
- Liang, Y., He, H. S., Fraser, J. S., and Wu, Z. (2013). Thematic and spatial resolutions affect model-based predictions of tree species distribution. *PLoS One* *8*, e67889. doi:10.1371/journal.pone.0067889
- López-Urbe, M. M., Oi, C. A., and Del Lama, M. A. (2008). Nectar-foraging behavior of Euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in urban areas. *Apidologie* *39*, 410–418. doi:10.1051/apido:2008023
- Lumbreras, J. F., Carvalho Filho, A., Mota, P. E. F., Palmieri, F., Calderano, S. B., Baruqui, A.M., et al. (2004). *Macropedoambientes da Região Noroeste Fluminense - uma contribuição ao planejamento ambiental*. Rio de Janeiro: Embrapa Solos.
- Marshall, L., Beckers, V., Vray, S., Rasmont, P., Vereecken, N. J., and Dendoncker, N. (2020). High thematic resolution land use change models refine biodiversity scenarios: A case study with Belgian bumblebees. *J. Biogeogr.* *48*, 345-358. doi: 10.1111/jbi.14000
- Martello, F., Andriolli, F., de Souza, T. B., Dodonov, P., and Ribeiro, M. C. (2016). Edge and land use effects on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Brazilian cerrado vegetation. *J. Insect Conserv.* *20*, 957–970. doi:10.1007/s10841-016-9928-0
- Martello, F., Bello, F., Morini, M. S. C., Silva, R. R., Souza-Campana, D. R., Ribeiro, M. C., et al.. (2018). Homogenization and impoverishment of taxonomic and functional diversity of ants in Eucalyptus plantations. *Sci. Rep.* *8*, 3266. doi: 10.1038/s41598-018-20823-1F
- McGarigal, K. (2015). *FRAGSTATS help*. Amherst, MA: University of Massachusetts.

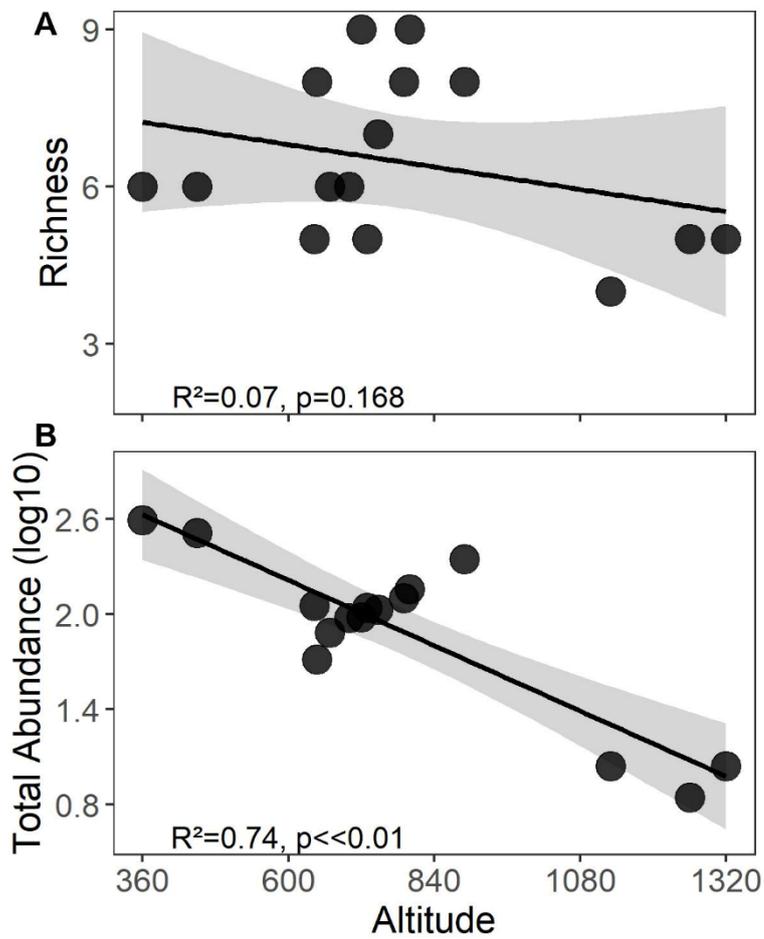
- Moreira, E. F., Boscolo, D., and Viana, B. F. (2015). Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PLoS One* 10, e0123628. doi:10.1371/journal.pone.0123628
- Moreira, E. F., Boscolo, D., and Viana, B. F. (2018). Beyond good and evil: Context-dependent effects of agriculture on pollinators' communities and its interactions. *Oecol Aust.* 22, 489–502. doi:10.4257/oeco.2018.2204.11
- Moreira, E. F., Santos, R. L. D. S., Silveira, M. S., Boscolo, D., Neves, E. L. D., and Viana, B. F. (2017). Influence of landscape structure on Euglossini composition in open vegetation environments. *Biota Neotrop.* 17, e20160294. doi: 10.1590/1676-0611-bn-2016-0294
- Moure, J. S., Melo, G. A. R., and Faria, L. R. R. Jr. (2012). "Euglossini Latreille, 1802," in *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region-Online Version*, eds J. S. Moure, D. Urban, and G. A. R. Melo (Curitiba: Sociedade Brasileira de Entomologia).
- Neel, M. C., McGarigal, K., and Cushman, S. A. (2004). Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area. *Landsc. Ecol.* 19, 435-455. doi: 10.1023/b:land.0000030521.19856.cb
- Nemésio, A. (2009). Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. *Zootaxa* 2041, 1-242. doi: 10.11646/zootaxa.2041.1.1
- Nemésio, A., and Silveira, F. A. (2010). Forest fragments with larger core areas better sustain diverse orchid bee faunas (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). *Neotrop. Entomol.* 39, 555-561. doi: 10.1590/s1519-566x2010000400014
- Nery, L. S., Takata, J. T., Camargo, B. B., Chaves, A. M., Ferreira, P. A., and Boscolo, D. (2018). Bee diversity responses to forest and open areas in heterogeneous Atlantic Forest. *Sociobiology* 65, 686-695. doi: 10.13102/sociobiology.v65i4.3472
- Opedal, Ø. H., Albertsen, E., Armbruster, W. S., Pérez-Barrales, R., Falahati-Anbaran, M., and Pélabon, C. (2016). Evolutionary consequences of ecological factors: pollinator reliability predicts mating-system traits of a perennial plant. *Ecol. Lett.* 19, 1486–1495. doi:10.1111/ele.12701
- Opedal, Ø. H., Martins, A. A., and Marjakangas, E. L. (2020). A database and synthesis of euglossine bee assemblages collected at fragrance baits. *Apidologie* 51, 519-530. doi: 10.1007/s13592-020-00739-4
- Palma, S. G. (1975). Contribuição al studio de los Sifonoforos encontrados frente a la costa de Valparaiso. Aspectos ecológicos. *Memorias del Segundo Simposio*

- Latinoamericano de Oceanografía Biológica, University de Oriente Cumaná, Venezuela* 2, 119–133.
- Pinto, A. R., Silveira, G. D. C., Gaglianone, M. C., and Freitas, L. (2019). Abrupt decrease in the diversity of Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in a montane rainforest. *J. Apic. Res.* 58, 682–693. doi: 10.1080/00218839.2019.1637223
- Powell, A. H., and Powell, G. V. N. (1987). Population Dynamics of Male Euglossine Bees in Amazonian Forest Fragments. *Biotropica* 19, 176-179. doi: 10.2307/2388742
- Prevedello, J. A., and Vieira, M. V. (2010). Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodivers. Conserv.* 19, 1205-1223. doi: 10.1007/s10531-009-9750-z
- Qiu, Y., Teng, S. N., Zhang, Y., Santana, J., Svenning, J. C., Reino, L., et al. (2019). The resolution-dependent role of landscape attributes in shaping macro-scale biodiversity patterns. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 28, 767-778. doi:10.1111/geb.12889
- Ramalho, A. V., Gaglianone, M. C., and Oliveira, M. L. (2009). Comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em fragmentos de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Entomol* 53, 95–101. doi: 10.1590/s0085-56262009000100022
- Rocha-Filho, L. C., Montagnana, P. C., Boscolo, D., and Garofalo, C. A. (2020). Species turnover and low stability in a community of euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) sampled within 28 years in an urban forest fragment. *Apidologie*. doi: 10.1007/s13592-020-00772-3
- Rocha-Filho, L. C., Krug, C., Silva, C. I., and Garófalo, C. A. (2012). Floral resources used by Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in coastal ecosystems of the Atlantic Forest. *Psyche*, 1–13. doi:10.1155/2012/934951
- Rosa, J. F., Ramalho, M., Monteiro, D., and Silva, M. D. (2015). Permeability of matrices of agricultural crops to Euglossina bees (Hymenoptera, Apidae) in the Atlantic Rain Forest. *Apidologie* 46, 691-702. doi: 10.1007/s13592-015-0359-9
- Roubik, D. W., and Hanson, P. E. (2004). *Orchids bees of tropical America: biology and field guide*. Heredia: INBio Press.
- Silva, D. P., and Marco Jr., P. (2014). No evidence of habitat loss affecting the orchid bees *Eulaema nigrita* Lepeletier and *Eufriesea auriceps* Friese (Apidae: Euglossini) in the Brazilian Cerrado Savanna. *Neotrop. Entomol.* 43, 509-518. doi: 10.1007/s13744-014-0244-7

- Stein, A., Gerstner, K., and Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol Lett.* 17, 866-880. doi:10.1111/ele.12277
- Tonhasca, A. J., Albuquerque, G. S., and Blackmer, J. L. (2003). Dispersal of euglossine bees between fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *J. Trop. Ecol.* 19, 99–102. doi:10.1017/s0266467403003122
- Tonhasca, A. J., Blackmer, J. L., and Albuquerque, G. S. (2002). Abundance and Diversity of Euglossine Bees in the Fragmented Landscape of the Brazilian Atlantic Forest1. *Biotropica* 34, 416-422. doi: 10.1646/0006-3606(2002)034[0416:aadoeb]2.0.co;2
- Turner, M. G., and Gardner, R. H. (2015). *Landscape Ecology in Theory and Practice*. New York, NY: Springer.
- Viana, B. F., Boscolo, D., Mariano Neto, E., Lopes, L. E., Lopes, A. V., Ferreira, P. A., et al. (2012). How well do we understand landscape effects on pollinators and pollination services?. *J Pollinat Ecol.* 7, 31–40. doi:10.26786/1920-7603(2012)2
- Venables, W. N., and Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. New York, NY: Springer, doi:10.1007/978-0-387-21706-2
- Zhang, D. (2020). rsq: R-Squared and Related Measures. R package version 2.1. <https://CRAN.R-project.org/package=rsq> (accessed February 10, 2021).

## SUPPLEMENTARY FIGURE 1

**Figure 1.** Association between the richness **(A)** and total abundance **(B)** of Euglossini bees with the altitude in 15 fragmented landscapes. The black line represents the LM model fitting and the grey shadow the 95% confidence interval.



## SUPPLEMENTARY TABLE 1

**Table 1.** Geographic location of the 15 sampling points of Euglossini bees.

<b>Landscape</b>	<b>Coordinates</b>
L01	-20.936456, -41.887800
L02	-20.933833, -41.854842
L03	-20.900431, -41.874528
L04	-20.893312, -41.841547
L05	-20.917528, -41.836561
L06	-20.904003, -41.803986
L07	-20.536529, -41.855501
L08	-20.535319, -41.813269
L09	-20.509046, -41.821531
L10	-20.786058, -41.704475
L11	-20.744566, -41.657764
L12	-20.803783, -41.660581
L13	-20.774899, -41.614110
L14	-20.767808, -41.553064
L15	-20.755771, -41.508543

## SUPPLEMENTARY TABLE 2

**Table 2.** Pearson's correlation between forest cover and landscape heterogeneity at different spatial scales and thematic resolutions.

<b>Scale</b>	<b>Thematic Resolution</b>	<b>r</b>	<b>P</b>
500 m	14 classes	-0.858	4.21E-05
	11 classes	-0.836	0.0000996
	6 classes	-0.809	0.000253
	3 classes	-0.78	0.000601
	3.1 classes	-0.711	0.00293
750 m	14 classes	-0.684	0.0049
	11 classes	-0.574	0.0251
	6 classes	-0.519	0.0471
	3 classes	-0.539	0.038
	3.1 classes	-0.3	0.276
1000 m	14 classes	-0.415	0.123
	11 classes	-0.199	0.475
	6 classes	-0.101	0.718
	3 classes	0.179	0.521
	3.1 classes	-0.089	0.752
1500 m	14 classes	-0.208	0.456
	11 classes	0.09	0.749
	6 classes	0.184	0.51
	3 classes	0.174	0.533
	3.1 classes	-0.386	0.155

**SUPPLEMENTARY TABLE 3**

**Table 3.** Models used to explain the five parameters of the Euglossini community in each thematic resolution.

<b>Response Variables</b>	<b>Thematic Resolutions</b>	<b>Explanatory variables</b>	<b>dLogLik</b>	<b>ΔAICc</b>	<b>df</b>	<b>weight</b>		
<b>Residual Richness</b>	<b>14classes</b>	<b>~Forest</b>	<b>1.7361769</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.2083</b>		
		<b>~Forest+Heterogeneity</b>	<b>3.5457876</b>	<b>0.19896</b>	<b>4</b>	<b>0.18858</b>		
		<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>0.29054</b>	<b>2</b>	<b>0.18014</b>		
		<b>~Forest_Unmanaged Pasture</b>	<b>1.0504705</b>	<b>1.37141</b>	<b>3</b>	<b>0.10493</b>		
		~Managed Pasture	0.6446136	2.18313	3	0.06992		
		~Forest_Coffee	0.3275743	2.81721	3	0.05093		
		~Coffee	0.3024841	2.86739	3	0.04966		
		~Heterogeneity	0.2641522	2.94405	3	0.0478		
		~Managed Pasture	0.107506	3.25734	3	0.04087		
		~Forest+Coffee	1.8806875	3.52916	4	0.03567		
		~Forest+Managed Pasture+Unmanaged Pasture	3.1722706	5.61266	5	0.01259		
		~Managed Pasture+Unmanaged Pasture	0.6695646	5.95141	4	0.01063		
		<hr/>						
			<b>12 classes</b>	<b>~Forest</b>	<b>1.7361769</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.22247</b>
				<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>0.29054</b>	<b>2</b>	<b>0.19239</b>
<b>~Forest+Heterogeneity</b>	<b>3.4395577</b>			<b>0.41142</b>	<b>4</b>	<b>0.1811</b>		
~Heterogeneity	0.7200482			2.03226	3	0.08053		
~Forest_Pasture	0.4720397			2.52827	3	0.06284		
~Forest_Coffee	0.3275743			2.81721	3	0.05439		
~Coffee	0.3024841			2.86739	3	0.05304		
~Pasture	0.2561349			2.96008	3	0.05064		
~Forest+Pasture	1.8840449			3.52245	4	0.03823		
~Forest+Coffee	1.8806875			3.52916	4	0.0381		
~Pasture+Coffee	1.5090099			4.27252	4	0.02627		

<b>6 classes</b>	<b>~Forest</b>	<b>1.7361769</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.26512</b>
	<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>0.29054</b>	<b>2</b>	<b>0.22927</b>
	<b>~Forest+Heterogeneity</b>	<b>2.9232725</b>	<b>1.44399</b>	<b>4</b>	<b>0.12879</b>
	~Heterogeneity	0.6724813	2.12739	3	0.09151
	~Forest_Coffee	0.3275743	2.81721	3	0.06482
	~Forest_Pasture	0.3275743	2.81721	3	0.06482
	~Pasture	0.3024841	2.86739	3	0.06321
	~Forest+Pasture	1.9164252	3.45769	4	0.04706
	~Forest+Coffee	1.8806875	3.52916	4	0.0454
<b>3 classes</b>	<b>~Heterogeneity</b>	<b>2.49695974606779</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.29539083064814</b>
	<b>~Forest+Heterogeneity</b>	<b>4.03839474321778</b>	<b>0.735311823881858</b>	<b>4</b>	<b>0.204515428416121</b>
	<b>~Forest</b>	<b>1.73617685631839</b>	<b>1.52156577949881</b>	<b>3</b>	<b>0.138036264850523</b>
	<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>1.81210131031741</b>	<b>2</b>	<b>0.119372478253158</b>
	~Forest_Non-forest vegetation	1.1369697496257	2.71997999288418	3	0.0758159985250459
	~Non-forest vegetation	1.1369697496257	2.7199799928842	3	0.0758159985250454
	~Forest+Non-forest vegetation	2.20063738586438	4.41082653858865	4	0.032553538091054
	~Forest+Non-forest vegetation + Anthropic and semi-natural Environments	2.20063738586438	4.41082653858865	4	0.032553538091054
	~Forest_Anthropic and semi-natural Environments	0.064674966015744	4.8645695601041	3	0.0259459245998588
	<b>3.1 classes</b>	<b>~Heterogeneity</b>	<b>1.7884975</b>	<b>0</b>	<b>3</b>
<b>~Null</b>		<b>0</b>	<b>0.39518</b>	<b>2</b>	<b>0.22623</b>
<b>~Unmanaged land cover+Heterogeneity</b>		<b>3.2036648</b>	<b>0.98785</b>	<b>4</b>	<b>0.16821</b>
<b>~Unmanaged land cover_Anthropic environments</b>		<b>0.9000053</b>	<b>1.77698</b>	<b>3</b>	<b>0.11337</b>
<b>~Unmanaged land cover</b>		<b>0.8402813</b>	<b>1.89643</b>	<b>3</b>	<b>0.1068</b>
~Unmanaged land cover_Farming and semi-natural environments		0.0021484	3.5727	3	0.04619

		~Unmanaged land cover+Anthropic environments	1.1313339	5.13251	4	0.02118
		~Unmanaged land cover+Farming and semi-natural environments	1.1313339	5.13251	4	0.02118
		~Unmanaged land cover+Farming and semi-natural environments+Anthropic environments	1.1313339	5.13251	4	0.02118
<b>Residual</b>	<b>14 classes</b>	<b>~Forest+Managed Pasture</b>	<b>6.4895735</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0.3507</b>
<b>Total</b>		<b>~Forest</b>	<b>3.7383618</b>	<b>1.68424</b>	<b>3</b>	<b>0.15108</b>
<b>Abundance</b>		<b>~Forest_Managed Pasture</b>	<b>3.7065657</b>	<b>1.74783</b>	<b>3</b>	<b>0.14635</b>
<b>(log10)</b>		~Forest_Unmanaged Pasture	3.3083175	2.54433	3	0.09827
		~Forest+Heterogeneity	4.8044705	3.37021	4	0.06503
		~Forest+Coffee	4.5227564	3.93363	4	0.04906
		~Forest+Managed Pasture+Unmanaged Pasture	6.6380275	4.36976	5	0.03945
		~Heterogeneity	2.3489408	4.46308	3	0.03765
		~Forest+Managed Pasture	3.7383619	5.50242	4	0.02239
		~Null	0	5.97915	2	0.01764
		~Coffee	0.9736735	7.21362	3	0.00952
		~Forest_Coffee	0.399292	8.36238	3	0.00536
		~Managed Pasture	0.0458609	9.06924	3	0.00376
		~Unamanged Pasture	0.0370265	9.08691	3	0.00373
	<b>12 classes</b>	<b>~Forest+Pasture</b>	<b>5.7660959</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0.31571</b>
		<b>~Forest</b>	<b>3.7383618</b>	<b>0.23729</b>	<b>3</b>	<b>0.28039</b>
		<b>~Forest+Heterogeneity</b>	<b>4.8793338</b>	<b>1.77352</b>	<b>4</b>	<b>0.13007</b>
		~Forest+Coffee	4.5227564	2.48668	4	0.09106
		~Forest_Pasture	2.5842059	2.5456	3	0.08841
		~Null	0	4.53219	2	0.03274
		~Heterogeneity	1.3956796	4.92265	3	0.02694
		~Coffee	0.9736735	5.76666	3	0.01766

	~Forest_Coffee	0.399292	6.91543	3	0.00995
	~Pasture	0.0598934	7.59422	3	0.00708
<b>6 classes</b>	<b>~Forest+Pasture</b>	<b>5.71019167867322</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0.330154159969698</b>
	~Forest	<b>3.7383618373807</b>	<b>0.125477864403225</b>	<b>3</b>	<b>0.310077034377615</b>
	<b>~Forest+Heterogeneity</b>	<b>4.9365200749489</b>	<b>1.54734320744864</b>	<b>4</b>	<b>0.152305457490661</b>
	~Forest+Coffee	4.52275639345754	2.37487057043136	4	0.100697846237576
	~Null	0	4.42038335734645	2	0.0362111838818326
	~Heterogeneity	1.05082662964325	5.50054827987813	3	0.0211002640973027
	~Coffee	0.973673500296325	5.65485453857198	3	0.0195335290505347
	~Forest_Coffee	0.399292026007725	6.80361748714918	3	0.0109984125992753
	~Forest_Pasture	0.399292026007725	6.80361748714918	3	0.0109984125992753
	~Pasture	0.0713993028954532	7.45940293337372	3	0.00792369969622882
<b>3 classes</b>	<b>~Forest</b>	<b>3.7383618373807</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.396480389928195</b>
	<b>~Forest+Non-forest vegetation</b>	<b>5.11506280454692</b>	<b>1.06477988384938</b>	<b>4</b>	<b>0.232813252315437</b>
	~Forest_Anthropic and Semi-natural Environments	2.51627021704573	2.44418324066994	3	0.116808397192394
	~Non-forest vegetation	2.51627021704572	2.44418324066996	3	0.116808397192393
	~Forest+Heterogeneity	3.7632294123155	3.76844666831222	4	0.0602440159893412
	~Null	0	4.29490549294322	2	0.0463014758059974
	~Forest_Non-forest vegetation	0.0962183832420989	7.28428690827721	3	0.0103862532382225
	~Anthropic and Seminatural Environments	0.0962183832420989	7.28428690827721	3	0.0103862532382225
	~Heterogeneity	0.0352119031423661	7.40629986847667	3	0.00977156509979697
<b>3.1 classes</b>	<b>~Unmanaged land cover</b>	<b>2.6137373</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.30264</b>
	<b>~Farming and semi-natural environments</b>	<b>2.592373</b>	<b>0.04273</b>	<b>3</b>	<b>0.29624</b>
	~Null	0	2.04566	2	0.10882
	~Unmanaged land cover+Heterogeneity	2.623392	3.79887	4	0.04529

		~Unmanaged land cover_Farming and semi-natural environments	0.7073622	3.81275	3	0.04498
		~Anthropic environments	0.7073622	3.81275	3	0.04498
		~Unmanaged land cover+Farming and seminatural environments	2.6157023	3.81425	4	0.04494
		~Unmanaged land cover+Farming and semi-natural environments+Anthropic environments	2.6157023	3.81425	4	0.04494
		~Unmanaged land cover+Anthropic environments	2.6157023	3.81425	4	0.04494
		~Heterogeneity	0.0025183	5.22244	3	0.02223
<b>Residual Common Species Abundance (log10)</b>	<b>14 classes</b>	<b>~Forest+Managed Pasture</b>	<b>6.2728741</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0.33975</b>
		<b>~Forest_Managed Pasture</b>	<b>3.6974514</b>	<b>1.33266</b>	<b>3</b>	<b>0.17449</b>
		<b>~Forest</b>	<b>3.5435376</b>	<b>1.64049</b>	<b>3</b>	<b>0.1496</b>
		~Forest_Unmanaged Pasture	3.1001564	2.52725	3	0.09602
		~Forest+Coffee	4.5843027	3.37714	4	0.06278
		~Forest+Heterogeneity	4.1489381	4.24787	4	0.04062
		~Forest+Managed Pasture+Unmanaged Pasture	6.4554665	4.30148	5	0.03955
		~Heterogeneity	1.740875	5.24582	3	0.02466
		~Forest+Unmanaged Pasture	3.5447639	5.45622	4	0.0222
		~Null	0	5.54575	2	0.02123
		~Coffee	1.2017055	6.32416	3	0.01438
		~Forest_Coffee	0.2762003	8.17517	3	0.0057
		~Unmanaged Pasture	0.0467333	8.6341	3	0.00453
		~Managed Pasture	0.0332547	8.66106	3	0.00447
<b>12 classes</b>	<b>~Forest+Pasture</b>	<b>5.5158261</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0.30019</b>	
	<b>~Forest</b>	<b>3.5435376</b>	<b>0.1264</b>	<b>3</b>	<b>0.28181</b>	
	<b>~Forest+Coffee</b>	<b>4.5843027</b>	<b>1.86305</b>	<b>4</b>	<b>0.11826</b>	
	~Forest_Pasture	2.5467962	2.11988	3	0.10401	
	~Forest+Heterogeneity	4.2721884	2.48728	4	0.08656	

	~Null	0	4.03165	2	0.03999
	~Coffee	1.2017055	4.81006	3	0.0271
	~Heterogeneity	1.0287372	5.156	3	0.02279
	~Forest_Coffee	0.2762003	6.66107	3	0.01074
	~Pasture	0.0493073	7.11486	3	0.00856
<b>6 classes</b>	<b>~Forest+Pasture</b>	<b>5.46891159329516</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0.298996866984286</b>
	<b>~Forest</b>	<b>3.54353762574392</b>	<b>0.0325661169206626</b>	<b>3</b>	<b>0.294167706966181</b>
	<b>~Forest+Coffee</b>	<b>4.58430273038044</b>	<b>1.76921772582944</b>	<b>4</b>	<b>0.123448520623131</b>
	~Forest_Pasture	2.38769749545868	2.34424637749114	3	0.092601922824207
	~Forest+Heterogeneity	4.28965319277518	2.35851680103995	4	0.0919435401373432
	~Null	0	3.93782318659031	2	0.0417425712664564
	~Coffee	1.2017054736117	4.7162304211851	3	0.028284611243299
	~Heterogeneity	0.727524395010974	5.66459257838655	3	0.0176041876047195
	~Forest_Coffee	0.276200280337608	6.56724080773328	3	0.0112100723503767
<b>3 classes</b>	<b>~Forest</b>	<b>3.54353762574392</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.4089194100877</b>
	<b>~Forest+Non-forest vegetation</b>	<b>5.0369729788116</b>	<b>0.831311112046455</b>	<b>4</b>	<b>0.269848998909456</b>
	<b>~Non-forest vegetation</b>	<b>2.63238342034745</b>	<b>1.82230841079294</b>	<b>3</b>	<b>0.164410095663299</b>
	~Forest+Heterogeneity	3.55195796025499	3.80134114915967	4	0.0611205119334322
	~Null	0	3.90525706966965	2	0.058025905677626
	~Forest_Non-forest vegetation	0.0638989283382387	6.95927739481136	3	0.0126023007673532
	~Anthropic and Semi-natural environments	0.0638989283382387	6.95927739481136	3	0.0126023007673532
	~Heterogeneity	0.0533834765810961	6.98030829832564	3	0.0124704761937802
<b>3.1 classes</b>	<b>~Unmanaged land cover</b>	<b>2.6090992</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.29016</b>
	<b>~Farming and semi-natural environments</b>	<b>2.5335171</b>	<b>0.15116</b>	<b>3</b>	<b>0.26904</b>
	~Null	0	2.03638	2	0.10482
	~Unmanaged land cover_Farming and semi-natural environments	1.0768251	3.06455	3	0.06269
	~Anthropic environments	1.0768251	3.06455	3	0.06269

		~Unmanaged land cover+Farming and semi-natural environments	2.6984272	3.63953	4	0.04702
		~Unmanaged land cover+Farming and semi-natural environments +Anthropic environments	2.6984272	3.63953	4	0.04702
		~Unamanged land cover+Anthropic environments	2.6984272	3.63953	4	0.04702
		~Unamanged land cover+Heterogeneity	2.6681513	3.70008	4	0.04562
		~Heterogeneity	0.1132563	4.99169	3	0.02392
<b>Residual Intermediate Species Abundance (log10)</b>	<b>14 classes</b>	<b>~Forest_Managed Pasture</b>	<b>2.3108718</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.252</b>
		<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>1.43993</b>	<b>2</b>	<b>0.12267</b>
		<b>~Forest</b>	<b>1.5030703</b>	<b>1.6156</b>	<b>3</b>	<b>0.11235</b>
		~Unmanaged Pasture	1.1468873	2.32797	3	0.07868
		~Forest+Managed Pasture	3.0461407	2.34764	4	0.07791
		~Forest+Managed Pasture+Unmanaged Pasture	5.3558308	2.39493	5	0.07609
		~Forest_Unmanaged Pasture	0.7383308	3.14508	3	0.05229
		~Heterogeneity	0.7054764	3.21079	3	0.0506
		~Forest+Unmanaged Pasture	2.5801665	3.27959	4	0.04889
		~Forest_Coffee	0.3849564	3.85183	3	0.03673
		~Coffee	0.1644248	4.29289	3	0.02946
		~Managed Pasture	0.0030554	4.61563	3	0.02507
		~Forest+Heterogeneity	1.6709916	5.09794	4	0.0197
		~Forest+Coffee	1.5556889	5.32855	4	0.01755
	<b>12 classes</b>	<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>0.25562</b>
		<b>~Forest</b>	<b>1.5030703</b>	<b>0.17568</b>	<b>3</b>	<b>0.23413</b>
		<b>~Forest_Pasture</b>	<b>0.9417493</b>	<b>1.29832</b>	<b>3</b>	<b>0.13356</b>
		~Forest_Coffee	0.3849564	2.41191	3	0.07653
		~Coffee	0.1644248	2.85297	3	0.06139
		~Forest+Pasture	2.0194046	2.96119	4	0.05815

	~Heterogeneity	0.0487435	3.08433	3	0.05468
	~Pasture	0.0482406	3.08534	3	0.05465
	~Forest+Coffee	1.5556889	3.88862	4	0.03658
	~Forest+Heterogeneity	1.5032775	3.99344	4	0.03471
<b>6 classes</b>	<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>0.227871490801305</b>
	<b>~Forest</b>	<b>1.50307029564859</b>	<b>0.175677590521005</b>	<b>3</b>	<b>0.20870943843539</b>
	<b>~Forest+Pasture</b>	<b>3.04614074804296</b>	<b>0.907718503914086</b>	<b>4</b>	<b>0.144737619310017</b>
	<b>~Forest_Pasture</b>	<b>0.969240464733705</b>	<b>1.24333725235077</b>	<b>3</b>	<b>0.122377827652552</b>
	~Forest+Coffee	2.58016646689045	1.8396670662191	4	0.0908262463090456
	~Forest_Coffee	0.38495636000138	2.41190546181542	3	0.0682262304976152
	~Coffee	0.164424836110848	2.85296850959648	3	0.0547237377828658
	~Heterogeneity	0.0835358948090121	3.01474639220016	3	0.050471490742437
	~Forest+Heterogeneity	1.53869999671558	3.92260000656884	4	0.0320559184687721
<b>3 classes</b>	<b>~Non-forest vegetation</b>	<b>1.67094921862935</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.24311470110225</b>
	<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>0.16008025544051</b>	<b>2</b>	<b>0.224414149225505</b>
	<b>~Forest</b>	<b>1.50307029564859</b>	<b>0.335757845961515</b>	<b>3</b>	<b>0.205542829851635</b>
	~Forest+Non-forest vegetation	2.42518817384414	2.30970390775224	4	0.0766064593641821
	~Forest+Non-forest vegetation+ Anthropic and Semi-natural Environments	2.42518817384414	2.30970390775224	4	0.0766064593641821
	~Heterogeneity	0.112921140947593	3.11605615536351	3	0.0511880074587829
	~Forest_Non-forest vegetation	0.000103470282083684	3.34169149669452	3	0.0457269392542113
	~Anthropic and Semi-natural Environments	0.000103470282083684	3.34169149669452	3	0.0457269392542113
	~Forest+Heterogeneity	1.52286262741795	4.11435500060461	4	0.0310735151250398
<b>3.1 classes</b>	<b>Null</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>0.385641675629858</b>
	~Farming and Semi-natural Environments	0.584643739305004	2.01253070320817	3	0.140983559634763
	~Umanaged land cover	0.572613678706193	2.0365908244058	3	0.139297679819086
	~Unamaged land cover_Farming and Semi-natural Environments	0.0923236460714758	2.99717088967523	3	0.0861700950248673

		~Anthropic Environments	0.0747114811429475	3.03239521953229	3	0.0846657394644333
		~Heterogeneity	0.00384899807013728	3.17412018567791	3	0.0788737556106774
		~Unmanaged land cover+Farming and Semi-natural Environments	0.595131636533941	5.80973672693212	4	0.0211161948260193
		~Unmanaged land cover+ Farming and Semi-natural Environments+ Anthropic Environments	0.595131636533941	5.80973672693212	4	0.0211161948260193
		~Unamanged land cover+Anthropic Environments	0.595131636533939	5.80973672693212	4	0.0211161948260192
		~Forest+Heterogeneity	0.590513887972357	5.81897222405529	4	0.0210189103382583
<b>Residual</b>	<b>14 classes</b>	<b>~Heterogeneity</b>	<b>2.3806709</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.42898</b>
<b>Rare Species</b>		<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>1.57952</b>	<b>2</b>	<b>0.19474</b>
<b>Abundance</b>		~Forest+Heterogeneity	2.9844896	2.61054	4	0.1163
<b>(log10)</b>		~Managed Pasture	0.0558191	4.6497	3	0.04195
		~Coffee	0.0068423	4.74766	3	0.03995
		~Unamanged Pasture	0.0058495	4.74964	3	0.03991
		~Forest_Coffee	0.0042803	4.75278	3	0.03985
		~Forest_Unmanaged Pasture	0.0004181	4.76051	3	0.03969
		~Forest	8.12E-06	4.76133	3	0.03968
		~Forest+Managed Pasture	0.0982549	8.38301	4	0.00649
		~Forest+Coffee	0.007139	8.56525	4	0.00592
		~Forest+Unmanaged Pasture	0.0058827	8.56776	4	0.00592
		~Forest+Managed Pasture	0.1193083	13.0076	5	0.00064
		+Unmanaged Pasture				
	<b>12 classes</b>	<b>~Heterogeneity</b>	<b>1.6148272</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.31121</b>
		<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>0.04784</b>	<b>2</b>	<b>0.30385</b>
		~Forest_Pasture	0.0577656	3.11412	3	0.06559
		~Pasture	0.0377359	3.15418	3	0.06429
		~Coffee	0.0068423	3.21597	3	0.06233
		~Forest_Coffee	0.0042803	3.22109	3	0.06217
		~Forest	8.12E-06	3.22964	3	0.06191

	~Forest+Heterogeneity	1.6883455	3.67115	4	0.04964
	~Forest+Pasture	0.0623096	6.92322	4	0.00977
	~Forest+Coffee	0.007139	7.03356	4	0.00924
<b>6 classes</b>	<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>0.358179769809938</b>
	<b>~Heterogeneity</b>	<b>1.34594280422018</b>	<b>0.489932573377818</b>	<b>3</b>	<b>0.280358382986725</b>
	~Forest_Pasture	0.0503276531245733	3.08116287556904	3	0.0767423396900959
	~Coffee	0.00684229539443759	3.16813359102931	3	0.0734766901540546
	~Forest_Coffee	0.00428032201611206	3.17325753778596	3	0.0732886857639075
	~Forest	8.12280909023855e-06	3.1818019362	3	0.0729762497683164
	~Forest+Heterogeneity	1.36055990293985	4.2788801941203	4	0.0421651863944105
	~Forest+Pasture	0.0982549077877053	6.80349018442459	4	0.011932788156199
	~Forest+Coffee	0.00588270832489535	6.98823458335021	4	0.0108799072763525
<b>3 classes</b>	<b>~Heterogeneity</b>	<b>1.78291753736406</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.369408207837604</b>
	<b>~Null</b>	<b>0</b>	<b>0.384016892909948</b>	<b>2</b>	<b>0.304872556102384</b>
	~Farming	0.000875290517138083	3.56408449369385	3	0.0621692211245971
	~Forest_Non-forest vegetation	0.000809055230165612	3.5642169642678	3	0.0621651034647637
	~Anthropic and Semi-natural Environments	0.000809055230165612	3.5642169642678	3	0.0621651034647637
	~Forest	8.12280909023855e-06	3.56581882910995	3	0.0621153333518484
	~Forest+Heterogeneity	1.85205753605112	3.67990182080771	4	0.0586713408332739
	~Forest+Non-forest vegetation	0.00110877533540688	7.38179934223913	4	0.00921656691038249
	~Forest+Non-forest vegetation+ Anthropic and Semi-natural Environments	0.00110877533540688	7.38179934223913	4	0.00921656691038249
<b>3.1 classes</b>	<b>~Heterogeneity</b>	<b>6.6148147</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.83177</b>
	~Unmanaged land cover+Heterogeneity	6.765882	3.51605	4	0.14338
	~Anthropic Environments	1.9367246	9.35618	3	0.00773
	Unmanaged land cover_Farming and semi-natural environments	1.9367246	9.35618	3	0.00773
	~Null	0	10.0478	2	0.00547

~Unmanaged land cover	0.1913274	12.847	3	0.00135
~Unmanaged land cover+ Farming and semi-natural environments	2.0599393	12.9279	4	0.0013
~Farming and Semi-natural Environments	0.1277002	12.9742	3	0.00127

---

**SUPPLEMENTARY TABLE 4**

**Table 4.** Best thematic resolution models to explain the parameters of the Euglossini bee community from landscape composition.

<b>Response variables</b>	<b>Explanatory variables</b>	<b>dLogLik</b>	<b>dAICc</b>	<b>df</b>	<b>weight</b>
<b>Residual Richness</b>	<b>~Heterogeneity (3 classes)</b>	<b>2.49696</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.15582</b>
	<b>~Forest + Heterogeneity (3 classes)</b>	<b>4.03839</b>	<b>0.73531</b>	<b>4</b>	<b>0.10788</b>
	~Heterogeneity (3.1 classes)	1.7885	1.41692	3	0.07673
	~Forest (14 classes)	1.73618	1.52157	3	0.07281
	~Forest (12 classes)	1.73618	1.52157	3	0.07281
	~Forest (6 classes)	1.73618	1.52157	3	0.07281
	~Forest (3 classes)	1.73618	1.52157	3	0.07281
	~Forest + Heterogeneity (14 classes)	3.54579	1.72053	4	0.06592
	~Null	0	1.8121	2	0.06297
	~Forest + Heterogeneity (12 classes)	3.43956	1.93299	4	0.05928
	~Unmanaged land cover + Heterogeneity (3.1 classes)	3.20366	2.40477	4	0.04682
	~Forest_Unmanaged Pasture (14 classes)	1.05047	2.89298	3	0.03668
	~Forest + Heterogeneity (6 classes)	2.92327	2.96556	4	0.03537
	~Unmanaged land cover_Anthropic environments (3.1 classes)	0.90001	3.19391	3	0.03156
	~Unmanaged land cover (3.1 classes)	0.84028	3.31336	3	0.02973
	<b>Residual Total</b>	<b>~Forest+Managed Pasture (14 classes)</b>	<b>6.48957</b>	<b>0</b>	<b>4</b>
<b>Abundance (log10)</b>	~Forest + Pasture (12 classes)	5.7661	1.44696	4	0.09972
	~Forest +Pasture (6 classes)	5.71019	1.55876	4	0.0943
	~Forest (3 classes)	3.73836	1.68424	3	0.08856
	~Forest (6 classes)	3.73836	1.68424	3	0.08856
	~Forest (14 classes)	3.73836	1.68424	3	0.08856
	~Forest (12 classes)	3.73836	1.68424	3	0.08856
	~Forest_Managed Pasture (14 classes)	3.70657	1.74783	3	0.08579

	~Forest+Non-forest vegetation (3 classes)	5.11506	2.74902	4	0.052
	~Forest + Heterogeneity (12 classes)	4.87933	3.22048	4	0.04108
	~Unmanged land cover (3.1 classes)	2.61374	3.93349	3	0.02876
	~Farming and Semi-natural Environments (3.1 classes)	2.59237	3.97622	3	0.02816
	~Null	0	5.97915	2	0.01034
<b>Residual Common Species Abundance (log10)</b>	<b>~Forest+Managed Pasture (14 classes)</b>	<b>6.27287</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0.18435</b>
	~Forest_Managed Pasture (14 classes)	3.69745	1.33266	3	0.09468
	~Forest+Pasture (12 classes)	5.51583	1.5141	4	0.08647
	~Forest+Pasture (6 classes)	5.46891	1.60793	4	0.08251
	~Forest (3 classes)	3.54354	1.64049	3	0.08117
	~Forest (6 classes)	3.54354	1.64049	3	0.08117
	~Forest (14 classes)	3.54354	1.64049	3	0.08117
	~Forest (12 classes)	3.54354	1.64049	3	0.08117
	~Forest + Non-forest vegetation (3 classes)	5.03697	2.4718	4	0.05357
	~Forest+Coffee (6 classes)	4.5843	3.37714	4	0.03406
	~Forest+Coffee (12 classes)	4.5843	3.37714	4	0.03406
	~Non-forest vegetation (3 classes)	2.63238	3.4628	3	0.03264
	~Unmanaged land cover (3.1 classes)	2.6091	3.50937	3	0.03189
	~Farming and Semi-natural Environments (3.1 classes)	2.53352	3.66053	3	0.02956
	~Null	0	5.54575	2	0.01152
<b>Residual Intermediate Species Abundance (log10)</b>	<b>~Forest_Managed Pasture (14 classes)</b>	<b>2.31087</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.21634</b>
	<b>~Non-forest vegetation (3 classes)</b>	<b>1.67095</b>	<b>1.27985</b>	<b>3</b>	<b>0.11408</b>
	<b>Null</b>	<b>0</b>	<b>1.43993</b>	<b>2</b>	<b>0.10531</b>
	~Forest (6 classes)	1.50307	1.6156	3	0.09645
	~Forest (3 classes)	1.50307	1.6156	3	0.09645
	~Forest (14 classes)	1.50307	1.6156	3	0.09645

	~Forest (12 classes)	1.50307	1.6156	3	0.09645
	~Forest + Pasture (6 classes)	3.04614	2.34764	4	0.06689
	~Forest_Pasture (12 classes)	0.96924	2.68326	3	0.05655
	~Forest_Pasture (6 classes)	0.94175	2.73824	3	0.05502
<b>Residual Rare Species Abundance (log10)</b>	<b>~Heterogeneity (3.1 classes)</b>	<b>3.14243</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.43132</b>
	<b>~Heterogeneity (14 classes)</b>	<b>2.38067</b>	<b>1.52353</b>	<b>3</b>	<b>0.20136</b>
	~Heterogeneity (3 classes)	1.78292	2.71903	3	0.11076
	~Heterogeneity (12 classes)	1.61483	3.05521	3	0.09362
	~Null	0	3.10305	2	0.09141
	~Heterogeneity (6 classes)	1.34594	3.59298	3	0.07155

**SUPPLEMENTARY TABLE 5**

**Table 5.** Composition and structure of the Euglossini bee community in 15 landscapes in southeastern Brazil.

	L01	L02	L03	L04	L05	L06	L07	L08	L09	L10	L11	L12	L13	L14	L15	Total	Category
<i>Eulaema nigrita</i> Lepeletier	169	80	91	61	63	74	6	1	6	67	27	74	72	84	168	<b>1043</b>	Common
<i>Eulaema cingulata</i> (Fabricius)	5	2	0	0	5	13	0	1	0	2	3	2	7	3	4	<b>47</b>	Intermediate
<i>Eulaema atleticana</i> Nemésio	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>1</b>	Rare
<i>Eufriesea</i> gr. <i>auriceps</i> sp1 (Friese)	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>5</b>	Intermediate
<i>Eufriesea</i> gr. <i>auriceps</i> sp2 (Friese)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	<b>1</b>	Rare
<i>Exaerete smaragdina</i> (Guérin-Ménéville)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	<b>3</b>	Rare
<i>Euglossa cordata</i> (Linnaeus)	19	33	16	4	8	15	1	1	1	21	12	6	16	269	60	<b>482</b>	Common
<i>Euglossa fimbriata</i> Rebêlo & Moure	15	11	4	6	10	5	1	0	1	5	3	1	11	23	64	<b>160</b>	Common
<i>Euglossa securigera</i> Dressler	6	13	6	4	2	6	3	1	1	5	3	4	4	10	30	<b>98</b>	Common
<i>Euglossa pleosticta</i> Dressler	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	<b>4</b>	Rare
<i>Euglossa clausii</i> Nemésio & Engel	7	2	5	1	5	0	0	0	0	6	0	8	0	0	0	<b>34</b>	Intermediate
<i>Euglossa</i> cf. <i>leucotricha</i> Rebêlo & Moure	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>1</b>	Rare
<i>Euglossa liopoda</i> Dressler	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>1</b>	Rare
<i>Euglossa truncata</i> Rebêlo & Moure	1	1	1	0	0	0	0	3	2	0	2	0	0	0	0	<b>10</b>	Intermediate
<b>Richness</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>9</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>14</b>	
<b>Total Abundance</b>	<b>223</b>	<b>144</b>	<b>126</b>	<b>77</b>	<b>96</b>	<b>113</b>	<b>11</b>	<b>7</b>	<b>11</b>	<b>107</b>	<b>52</b>	<b>95</b>	<b>110</b>	<b>391</b>	<b>327</b>	<b>1890</b>	
<b>Common Species Abundance</b>	<b>209</b>	<b>137</b>	<b>117</b>	<b>75</b>	<b>83</b>	<b>100</b>	<b>11</b>	<b>3</b>	<b>9</b>	<b>98</b>	<b>45</b>	<b>85</b>	<b>103</b>	<b>386</b>	<b>322</b>	<b>1783</b>	
<b>Intermediate Species Abundance</b>	<b>14</b>	<b>6</b>	<b>8</b>	<b>1</b>	<b>11</b>	<b>13</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>8</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>7</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>96</b>	

<b>Rare Species Abundance</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>11</b>	
-------------------------------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	-----------	--

### CAPÍTULO III

#### ABORDAGENS MULTIESCALA ACOPLADAS E DESACOPLADAS PARA IDENTIFICAR AS RESPOSTAS DE ABELHAS EUGLOSSINI À COMPOSIÇÃO DA PAISAGEM<sup>2</sup>

**Resumo:** Compreender as relações entre padrões e processos distribuídos no contexto espacial da paisagem é um desafio para ecólogos, uma vez que padrões espaciais e processos ecológicos interagem em várias escalas espaço-temporais. O uso de abordagens multiescala é fundamental para avaliar as respostas ecológicas aos atributos da paisagem, e permite mensurar a escala espacial em que uma variável biológica apresenta maior associação com a estrutura da paisagem (chamada escala de efeito). Os estudos que quantificam a escala de efeito usam uma abordagem multiescala em escalas aninhadas, em que há influência acoplada de atributos da paisagem das menores escalas espaciais sobre as maiores adjacentes. Então, desacoplar as escalas pode ajudar a elucidar as respostas da biodiversidade aos atributos da paisagem nas diferentes escalas. Neste capítulo nós usamos abordagens multiescala em sistemas acoplados e desacoplados para avaliar a escala de efeito da comunidade de abelhas Euglossini (riqueza, abundância total, abundância de espécies comuns, intermediárias e raras). Para isso, nós quantificamos a cobertura da floresta e heterogeneidade da paisagem em escalas acopladas (locais) e desacopladas (regionais). Para o desacoplamento das escalas, nós quantificamos a diferença entre a escala de maior extensão espacial e a escala de menor extensão adjacente. Nós encontramos efeitos positivos da heterogeneidade em escalas regionais (desacopladas) sobre a riqueza de espécies. A abundância total, abundância de espécies comuns e intermediárias responderam positivamente ao aumento da cobertura de floresta em escala local (acoplada), enquanto a abundância de espécies raras respondeu positivamente à heterogeneidade em escala local. Nosso estudo mostrou a importância do uso de diferentes abordagens multiescala para mensurar as respostas biológicas à composição da paisagem. Nós destacamos a importância da cobertura florestal em escala local para a abundância de abelhas Euglossini, e da heterogeneidade da paisagem em escala regional para riqueza de espécies desses importantes polinizadores.

---

<sup>2</sup> Manuscrito em preparação para submissão na revista *Landscape Ecology*.

**Palavras-chave:** estrutura da paisagem; escala de efeito; cobertura de floresta; heterogeneidade; abelhas das orquídeas; polinizadores.

## 1. Introdução

Um dos principais objetivos da Ecologia é estabelecer relações entre padrões (e.g. heterogeneidade espacial) e processos ecológicos (e.g. dispersão, polinização) que ocorrem em diferentes escalas espaço-temporais (Turner, 1989; Wu, 2007; Turner & Gardner, 2015). Para essa investigação, o uso de abordagens multiescala é importante, uma vez que os sistemas ecológicos estão estruturados em níveis de escalas espaciais, temporais e de organização hierárquica (Wiens, 1989; Levin, 1992; Jackson & Fahrig, 2015). O uso de escalas inadequadas para análises da paisagem, por exemplo, pode resultar em falhas na associação entre padrões e processos, ou observações tendenciosas de relações, até quando elas existem (Li & Wu, 2004; Cushman & Landguth, 2010; Jackson & Fahrig, 2015).

As respostas da biodiversidade aos padrões da heterogeneidade espacial têm sido influenciadas por mudanças na estrutura dos habitats e da paisagem (Fahrig *et al.*, 2011; Haddad *et al.*, 2015; Püttker *et al.*, 2020). Essas alterações são dirigidas pela fragmentação dos habitats, que resulta em modificações na composição e configuração da paisagem através do surgimento de matrizes, aumento do efeito de borda e número de manchas, além de mudanças no isolamento espacial (Fahrig, 2003; Kupfer *et al.*, 2006; Turner & Gardner, 2015). Uma vez que os atributos da heterogeneidade espacial e os distúrbios na paisagem estão distribuídos em diferentes escalas espaço-temporais (O'Neill *et al.*, 1996; Wu *et al.*, 2000; Wu, 2004), é esperado que a biodiversidade apresente uma associação mais forte com atributos da paisagem em escalas espaciais específicas. Estas escalas caracterizam a escala de efeito (Milne, 1991; Holland *et al.*, 2004; Miguet *et al.*, 2016). Determinar a escala de efeito é um desafio para ecólogos e conservacionistas, mas é fundamental para a compreensão de como processos naturais e antrópicos interagem entre si no espaço-tempo.

A dificuldade em encontrar a escala de efeito em um estudo surge devido às características intrínsecas da paisagem e dos sistemas ecológicos, tais como: (a) a heterogeneidade espacial é determinada por diferentes tipos de manchas e gradientes que interagem em diferentes maneiras e escalas, exibindo hierarquia (Turner, 1989; Wiens *et al.*, 1989; Wu *et al.*, 2000; Wu, 2004; Newman *et al.*, 2019); (b) em populações e

comunidades biológicas, espécies e indivíduos percebem e respondem às características ambientais diferentemente, o que resulta em escalas de efeito distintas (Holland *et al.*, 2004; Boscolo & Metzger, 2009; Miguét *et al.*, 2016); e (c) as escalas de efeito de variáveis biológicas e da paisagem são geralmente desconhecidas (Miguét *et al.*, 2016; Martin, 2018), e a decisão sobre as escalas que serão consideradas em um estudo é baseada na nossa percepção e em atributos biológicos das espécies, tais como dispersão e área de vida (Jackson & Fahrig, 2012), o que pode subotimizar a verdadeira escala de efeito (Jackson & Fahrig, 2015; Miguét *et al.*, 2016).

Diversos trabalhos têm utilizado abordagens multiescala no intuito de detectar a escala de efeito de métricas da paisagem para diferentes grupos biológicos, como mamíferos (Lyra-Jorge *et al.*, 2010; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2016; Gestich *et al.*, 2018), aves (Boscolo & Metzger *et al.*, 2009; Morante-Filho *et al.*, 2016) e insetos (Steffan-Dewenter, 2002; Rossi & van Halder, 2010; Moreira *et al.*, 2015; Boscolo *et al.*, 2017). No entanto, a discussão sobre esse tema ainda é nova na ecologia (Miguét *et al.*, 2016), e são necessários novos estudos com diferentes abordagens multiescala, que possam contribuir para a discussão do assunto, assim como para elaboração de estratégias mais eficazes de manejo da paisagem e conservação da biodiversidade em ecossistemas fragmentados (Martin, 2018).

A maioria dos estudos multiescala é desenvolvida utilizando um design mancha focal (Brennan *et al.*, 2002; Boscolo & Metzger, 2009; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2016; Gestich *et al.*, 2018). Neste sentido, as variáveis biológicas de interesse são amostradas em uma única mancha (e.g. floresta) de cada paisagem. A partir dessa mancha, o contexto da paisagem (i.e. tipos e arranjo espacial dos elementos do mosaico heterogêneo) é mensurado através de buffers concêntricos com diferentes extensões espaciais (Brennan *et al.*, 2002; Jackson & Fahrig, 2014; Miguét *et al.*, 2016). Com isso, a caracterização dos atributos da estrutura da paisagem ocorre em cada uma das paisagens aninhadas em diferentes tamanhos (e.g. 500, 1000, 1500 m). Com o aumento da extensão espacial das escalas (i.e. tamanho da paisagem), ocorrem mudanças em características da heterogeneidade espacial, pois novos elementos são adicionados ao sistema (Allen & Hoekstra, 1991; Milne, 1991; Turner & Gardner, 2015).

Do mesmo modo que em escalas espaciais mais amplas, padrões espaciais e processos ecológicos moldados por uma escala temporal maior podem ser melhor detectados quando utilizadas maiores extensões espaciais (Wiens *et al.*, 1989; Turner & Gardner, 2015). No entanto, os padrões e processos observados em escalas aninhadas

maiores podem estar correlacionados àqueles que são observados em escalas espaciais aninhadas menores (Allen & Hoekstra, 1991; Wu, 2004). Então, mesmo quando a escala de efeito para uma variável é a de maior extensão espacial, é possível que haja uma influência acoplada das escalas espaciais menores adjacentes. Aqui, nós apresentamos e usamos uma abordagem multiescala em paisagens acopladas (i.e. escalas aninhadas) e desacopladas (i.e. escalas menores centrais recortadas das escalas maiores adjacentes), para avaliar a escala de efeito das abelhas Euglossini à cobertura de floresta e heterogeneidade da paisagem.

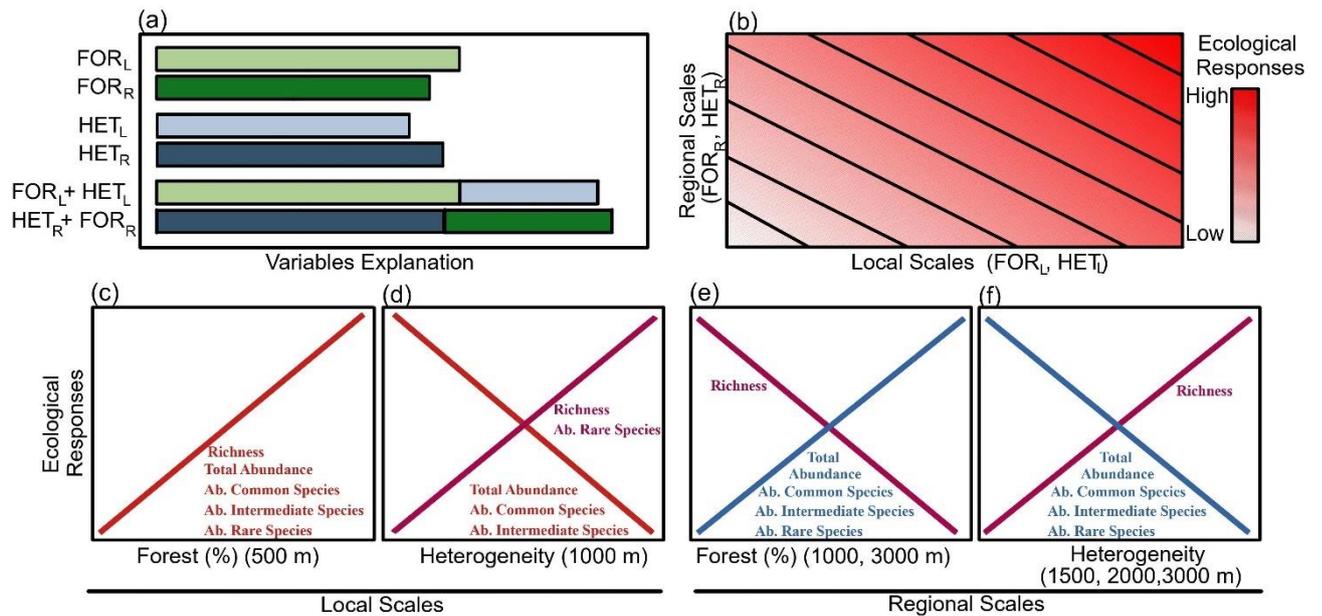
As abelhas da tribo Euglossini, assim como outros grupos de polinizadores, têm sido impactadas pelas mudanças e distúrbios na paisagem (Brosi, 2009; Cândido *et al.*, 2018). Essas abelhas são polinizadoras fundamentais de espécies de diversas famílias botânicas das florestas tropicais e subtropicais da região Neotropical (Roubik & Hanson, 2004). Destacam-se centenas de espécies de orquídeas (Dressler, 1982; Cameron, 2004), que possuem uma estreita relação com os machos de Euglossini ao fornecer perfumes florais essenciais para comportamentos de corte (Dodson *et al.*, 1969; Eltz *et al.*, 2005). Além disso, a maioria das espécies dessas abelhas é tipicamente florestal (Roubik & Hanson, 2004), o que torna suas populações sensíveis à perda de cobertura florestal na paisagem, que pode influenciar em extinção local de espécies ou diminuição de fluxo gênico populacional (Freiria *et al.*, 2012). Apesar de diversos estudos apresentarem os efeitos negativos da perda de habitat e das alterações da paisagem sobre a estrutura das comunidades dessas abelhas (e.g. Powell & Powell, 1989; Aguiar & Gaglianone, 2012; Cândido *et al.*, 2018), o uso de abordagens multiescala para entender como a comunidade desses polinizadores responde a estrutura da paisagem ainda é pouco explorado.

O objetivo deste capítulo foi mensurar a escala de efeito de parâmetros da comunidade de abelhas Euglossini (riqueza, abundância total, abundância de espécies comuns, intermediárias e raras) às métricas da composição da paisagem (cobertura de floresta (%) e heterogeneidade), que quantificaram o contexto espacial em escalas locais (i.e. acopladas) e regionais (i.e. desacopladas).

Nós hipotetizamos que (a) a cobertura (%) de floresta tem um maior poder explicativo na escala local em relação a escala regional, enquanto a heterogeneidade é mais explicativa na escala regional em relação a escala local (Figura 1a); e (b) a cobertura de floresta local é mais explicativa que a heterogeneidade local, e a heterogeneidade regional é mais explicativa que a cobertura de floresta regional (Figura 1a).

Além disso, esperamos respostas ecológicas positivas da interação entre a cobertura de floresta e heterogeneidade em escala local com a cobertura de floresta e heterogeneidade em escala regional (Figura 1b). Nós esperamos os seguintes efeitos das variáveis explanatórias em escala local (i.e. 500, 1000 m): (a) a riqueza, abundância total e abundância de grupos de espécies (comuns, intermediárias e raras) respondem positivamente a cobertura de floresta na paisagem (Figura 1c) (Cândido *et al.*, 2018; Capítulo 2 desta dissertação); (b) a abundância total, abundância de espécies comuns e intermediárias diminuem com o aumento da heterogeneidade (Capítulo 2), enquanto a riqueza e abundância de espécies raras respondem positivamente ao aumento da heterogeneidade (Opedal *et al.*, 2020; Capítulo 2 desta dissertação) (Figura 1d).

Em escala regional (entre 1000 e 3000 m), nós esperamos: (a) a riqueza responde negativamente ao aumento da cobertura de floresta, enquanto a abundância total e abundância de grupos de espécies respondem positivamente (Cândido *et al.*, 2018; Capítulo 2) (Figura 1e); e (b) a riqueza responde positivamente ao aumento da heterogeneidade da paisagem (Opedal *et al.*, 2020; Capítulo 2), enquanto a abundância total e a abundância de grupos de espécies respondem negativamente a heterogeneidade (Capítulo 2, Figura 1f). Considerando que diferentes variáveis ecológicas e da paisagem respondem ao contexto espacial em diferentes escalas (Banks-Leite *et al.*, 2013; Miguet *et al.*, 2016; Martin, 2018), nós esperamos que a escala de efeito da cobertura de floresta para a abundância total e abundância de grupos de espécies seja em escalas locais (acopladas) (Steffan-Dewenter, 2002; Brosi, 2009; Miguet *et al.*, 2016), enquanto a escala de efeito para a heterogeneidade e riqueza de espécies seja maior, em escalas regionais (desacopladas) (Miguet *et al.*, 2016; Jackson & Fahrig, 2014; 2015).

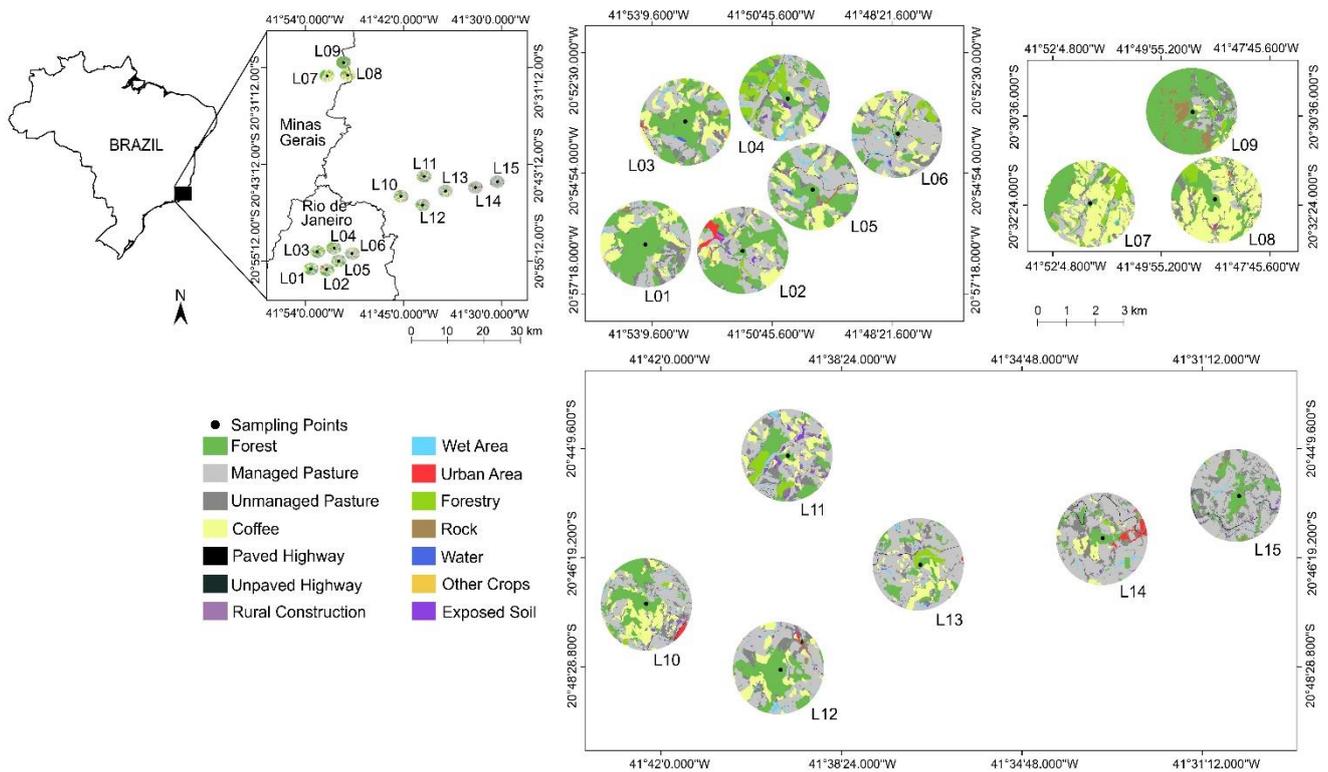


**Figura 1.** Hipóteses (a-b) do poder de explicação das variáveis explanatórias (cobertura (%) de floresta e heterogeneidade da paisagem) e previsões (c-f) das respostas ecológicas das abelhas Euglossini à composição da paisagem em escalas locais (500, 1000 m) e regionais (1000, 1500, 2000, 3000 m).

## 2. Material e Métodos

### 2.1 Área de estudo

Nós conduzimos esse estudo em 15 paisagens fragmentadas no Sudeste do Brasil, em uma região que originalmente era coberta pela Mata Atlântica, uma floresta tropical com alta biodiversidade (Myers *et al.*, 2000) e ameaçada por pressões antrópicas que resultaram em um elevado nível de fragmentação e perda de cobertura florestal (Ribeiro *et al.*, 2009). Além da cobertura de floresta, cultivos de café e pastagem são as principais classes que compõem as paisagens estudadas (Figura 2). Mais informações sobre a área de estudo estão descritas no Capítulo 1 e 2 desta dissertação.



**Figura 2.** Localização geográfica e composição das 15 paisagens no Sudeste do Brasil.

## 2.2 Dados da comunidade de abelhas Euglossini

Nós amostramos as abelhas Euglossini com cinco armadilhas odoríferas (cinamato de metila, eucaliptol, eugenol, salicilato de metila e vanilina) em uma mancha florestal focal de cada uma das 15 paisagens. As expedições de coleta foram realizadas durante três dias na estação chuvosa (novembro/2019 a março/2020) e dois dias na estação seca (agosto-setembro/2019, julho/2020), totalizando um esforço amostral de 45 horas em cada paisagem (9 horas por dia X 5 dias de amostragem) (Capítulo 1 e 2). Os espécimes amostrados estão depositados na coleção entomológica do Setor de Ecologia de Experimental, Laboratório de Ciências Ambientais- LCA, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro- UENF.

Nós utilizamos cinco variáveis respostas da comunidade de abelhas Euglossini: riqueza, abundância total, abundância de espécies comuns, abundância de espécies intermediárias e abundância de espécies raras. A quantificação das abundâncias das espécies foi feita a partir da frequência de ocorrência (OF) e dominância das espécies (D), cuja combinação permitiu a classificação em três grupos de espécies: espécies comuns (muito frequentes e dominantes na comunidade), espécies raras (pouco frequentes e

ocasionais), e espécies intermediárias (outras combinações da frequência de ocorrência e dominância) (Capítulo 2).

### **2.3 Classificação e delimitação da paisagem**

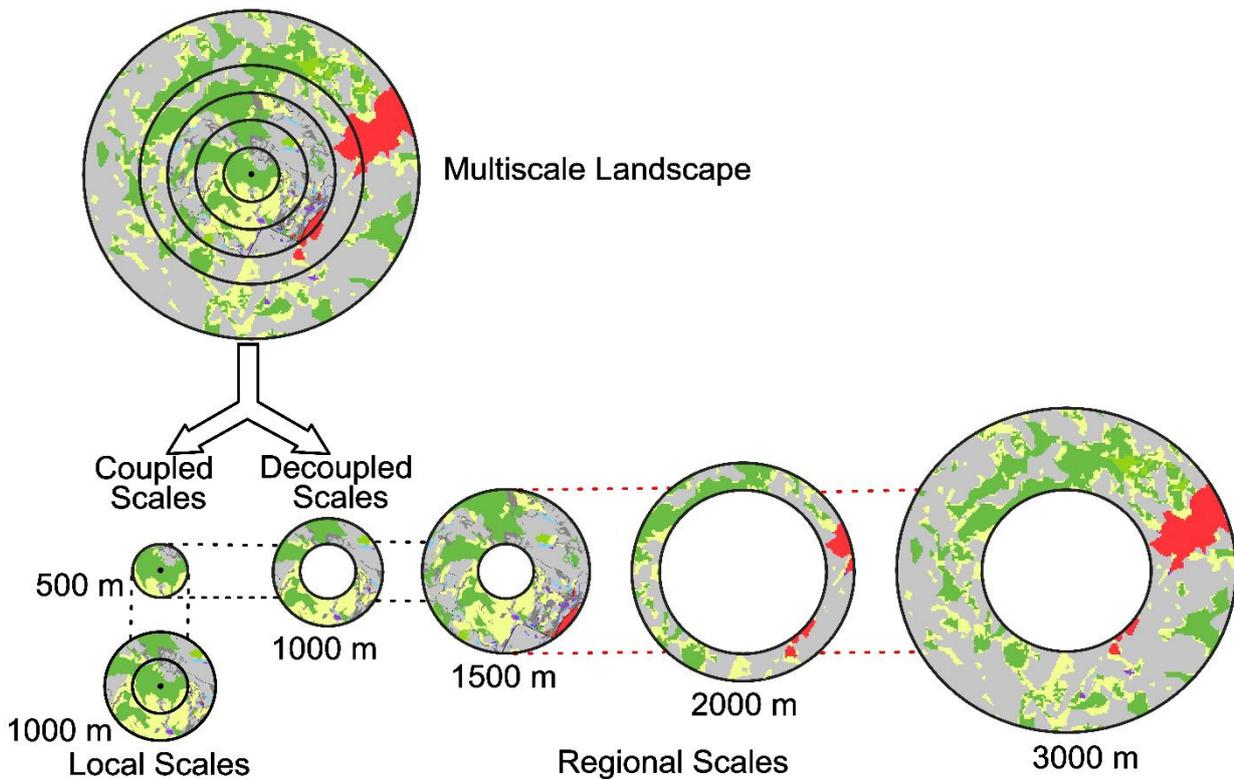
A partir da mancha focal de amostragem das abelhas, nós delimitamos buffers de 1500 m para a classificação da paisagem. O contexto da paisagem (i.e. cobertura da paisagem) foi calculado através da delimitação de polígonos e classificação visual, utilizando como fundo imagens de satélite de alta resolução (1 m) disponíveis nas camadas abertas do software ArcGis. Nós usamos uma resolução temática de 14 classes para o mapeamento (Figura 2), em uma escala espacial de 1:2500 (Capítulo 2). Logo após, o mapa vetorizado foi convertido em um arquivo raster (resolução 5 m) para as análises da estrutura da paisagem (Capítulo 2). Diante a alta capacidade de voo das abelhas *Euglossini* (Wikelski *et al.*, 2010; Pokorny *et al.*, 2015), e que nosso objetivo foi avaliar a influência do contexto da paisagem também em escalas espaciais mais amplas (i.e. regionais) sobre essas abelhas, nós usamos os mapas rasterizados (resolução 30 m) de uso e cobertura da terra da plataforma MapBiomas Brasil (coleção 4.1) para aumentar a extensão espacial da paisagem. Para isso, nós delimitamos buffers de 3000 m de raio a partir do ponto de amostragem das abelhas *Euglossini*.

### **2.4 Multiescala acopladas e desacopladas**

Nós propomos uma abordagem multiescala em duas direções complementares: escalas acopladas e desacopladas. A primeira abordagem se refere ao método multiescala usual (Jackson & Fahrig, 2015; Miguet *et al.*, 2016), em que o contexto da paisagem é mensurado em escalas aninhadas com diferentes extensões espaciais, a partir da mancha focal onde a variável biológica foi amostrada (Brennan *et al.*, 2002; Fahrig, 2013; Jackson & Fahrig, 2014). Na segunda abordagem, uma variável que caracteriza o contexto da paisagem (e.g. cobertura de floresta) é mensurada através da diferença entre a escala de maior extensão espacial com a escala de menor extensão aninhada (Rhodes *et al.*, 2009) (Figura 3). Nesse sentido, há diferenças no contexto da paisagem considerado entre essas duas abordagens multiescala, porque: (a) se a cobertura (%) de floresta, por exemplo, é mensurada em escalas acopladas (i.e. aninhadas), a cobertura de floresta da menor escala espacial (e.g. 500 m) vai influenciar na cobertura de floresta observada em uma escala espacial maior (e.g. 1000 m). Embora há um aumento da extensão espacial, a cobertura de floresta mensurada na escala maior (i.e. 1000 m) ainda inclui as manchas de floresta da escala menor (i.e. 500 m). Mas, (b) se a cobertura de floresta é mensurada

em escalas desacopladas, a cobertura de floresta na escala menor (e.g. 500 m) não estará agregada à cobertura de floresta considerada na escala maior (e.g. 1000 m), pois a escala menor (i.e. 500 m) é recortada do sistema, e é considerado na escala maior (i.e. 1000 m) apenas as manchas de floresta existentes entre 500 e 1000 m (Figura 3). Nós definimos que para o escopo desse trabalho, as escalas acopladas caracterizam o contexto da paisagem local, enquanto as escalas desacopladas caracterizam o contexto da paisagem regional (Figura 3).

O desacoplamento das escalas foi realizado usando a ferramenta “extract by mask” no software ArcGis. Inicialmente, nós desacoplamos as seguintes escalas: 500-250 m (i.e. recortamos a escala de 250 m inserida na escala de 500 m), 1000-500 m (recorte da escala de 500 m inserida na escala 1000 m), 1500-500 m, 2000-1500 m, e 3000-1500 m. Nós utilizamos o nosso mapeamento (5 metros de resolução) nas abordagens multiescala acopladas e desacopladas, enquanto o mapa da coleção MapBiomas (30 metros de resolução) foram usados apenas para a abordagem de escalas desacopladas, na extensão espacial a partir de 1500 m (Figura 3).



**Figura 3.** Paisagem multiescala em abordagens acopladas e desacopladas usadas para quantificar o contexto da paisagem. A linha tracejada preta se refere a escala de 500 m

acoplada (escalas locais) e desacoplada (escalas regionais), enquanto a linha tracejada vermelha refere-se a escala de 1500 m desacoplada (escalas regionais).

## 2.5 Métricas da paisagem

Nós usamos duas métricas da composição da paisagem: (a) SHDI: índice de diversidade de Shannon, que mede a diversidade e proporção das manchas na paisagem e reflete a heterogeneidade da paisagem (McGarigal, 2015), e (b) PLAND= porcentagem (%) que cada classe ocupa na paisagem (McGarigal, 2015), usada para quantificar a cobertura (%) de floresta na paisagem. Essas métricas foram obtidas com o pacote R *landscapemetrics*, através da função *lsm* (Hesselbarth *et al.*, 2019). Essas duas métricas foram calculadas em diferentes escalas espaciais acopladas (250, 500, 1000 e 1500 m) e desacopladas (500, 1000, 1500, 2000 e 3000 m). Uma vez que nosso interesse na desacoplagem das escalas é evitar a correlação entre as variáveis explanatórias, nós calculamos correlações de Pearson entre as duas métricas da paisagem em três etapas: (a) cobertura de floresta e heterogeneidade apenas entre as escalas acopladas (Apêndice: Figura 1A); (b) cobertura de floresta e heterogeneidade apenas entre escalas desacopladas (Apêndice: Figura 1B); e (c) cobertura de floresta e heterogeneidade entre as escalas acopladas (a) e desacopladas (b) (Apêndice: Figura 1C). Em cada uma dessas etapas, as métricas que apresentaram alta correlação de Pearson ( $r > 0,65$ ) na mesma escala ou entre escalas foram retiradas para as análises de correlação seguintes (Rhodes *et al.*, 2009), de modo que após a última etapa de correlação, as métricas selecionadas foram as tiveram menor correlação de Pearson ( $r < 0,65$ ) (Apêndice: Figura 1D). Então, nós consideramos as seguintes métricas para as análises: (a) cobertura de floresta (500 m) e heterogeneidade (1000 m) em escalas locais (i.e. acopladas) (Figure 3), e (b) cobertura de floresta (1000 e 3000 m) e heterogeneidade (1500, 2000 e 3000 m) em escalas regionais (i.e. desacopladas) (Figura 3).

## 2.6 Análise dos dados

Inicialmente, nós quantificamos com modelos lineares (LMs) a associação entre as variáveis respostas (i.e. riqueza, abundância total, abundância de espécies comuns, intermediárias e raras) com as variáveis explanatórias (cobertura (%) de floresta e heterogeneidade) em cada escala espacial (500, 1000, 1500, 2000, 3000 m). Uma vez que a altitude influencia esses parâmetros da comunidade de Euglossini (Capítulo 2), nós também analisamos previamente como altitude altera o nosso entendimento e a explicação do sistema. Para isso, usamos os resíduos das variáveis respostas

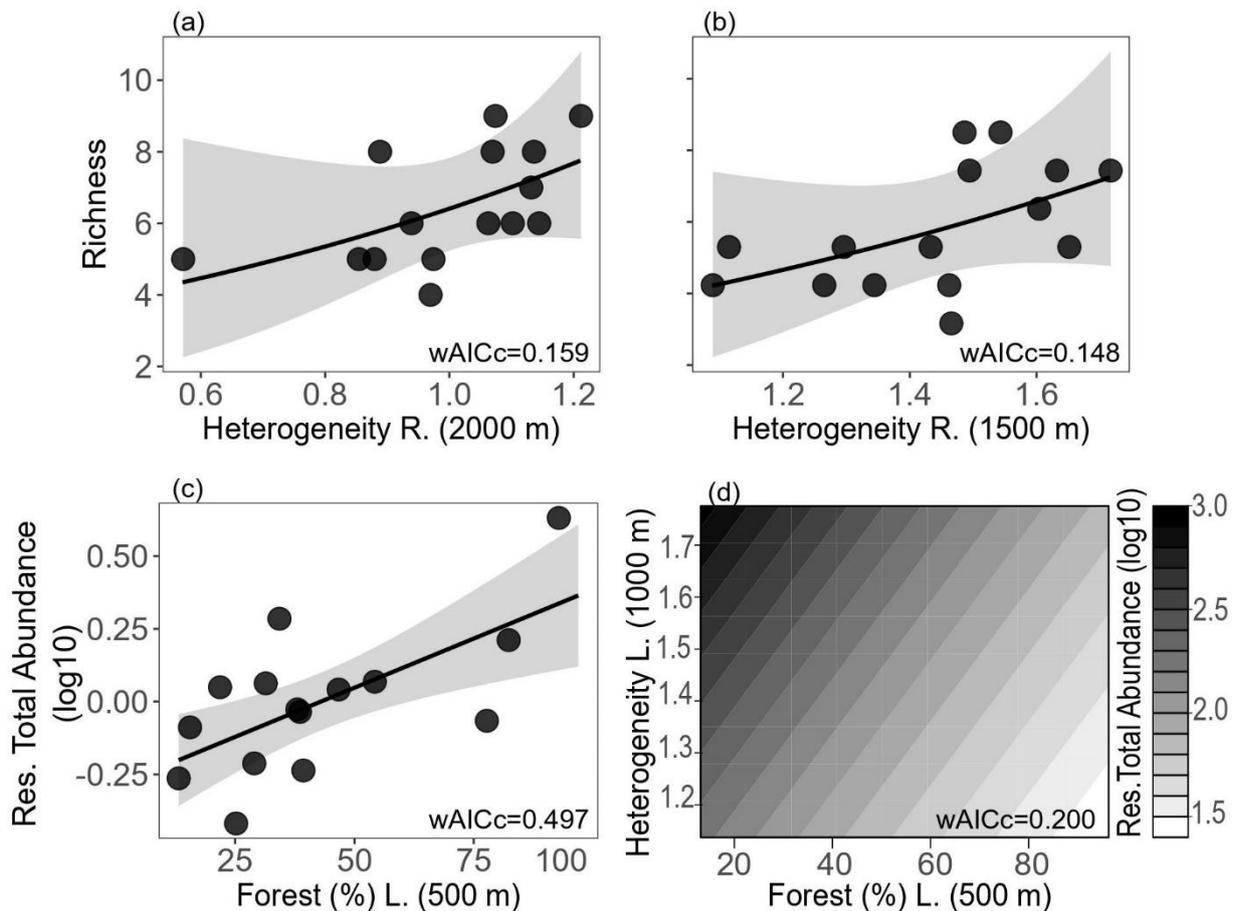
( $\text{glm}(\text{resid}(y \sim \text{altitude}))$ ) na análise dos modelos lineares. Uma vez que os dados de abundância geralmente requerem transformação em base  $\log_{10}$ , nós analisamos quatro tipos de modelos lineares para cada uma das quatro variáveis repostas de abundância (i.e. abundância total, abundância de espécies comuns, intermediárias e raras): (a)  $\text{abund.} \sim \text{variável explanatória}$ , (b)  $\text{resid}(\text{abund.}) \sim \text{variável explanatória}$ , (c)  $\text{abund}(\log_{10}) \sim \text{variável explanatória}$ , e (d)  $\text{res}(\text{abund.}(\log_{10})) \sim \text{variável explanatória}$ . Nós decidimos qual variável resposta a ser usada com base no ganho ou perda de explicação ( $R^2$ ) das variáveis explanatórias em cada um desses cenários de modelos lineares, além da associação ( $R^2$ ) das variáveis respostas com a altitude (Apêndice: Tabela 1). Com base nesses critérios, nossa decisão foi usar as seguintes variáveis respostas: riqueza, resíduo da abundância total ( $\log_{10}$ ), resíduo da abundância de espécies comuns ( $\log_{10}$ ), abundância de espécies intermediárias ( $\log_{10}$ ), e abundância de espécies raras ( $\log_{10}$ ) (Apêndice: Tabela 1).

Após essa análise exploratória, os modelos lineares em que as variáveis explanatórias tiveram um coeficiente de determinação  $R^2 > 0,1$  foram selecionados para análises de Modelos Lineares Generalizados - GLMs. Nós construímos GLMs com distribuição de Poisson para a riqueza de espécies, enquanto que para as variáveis de abundância nós usamos a distribuição Gaussian. Uma vez que nosso objetivo também foi entender as respostas ecológicas às métricas da paisagem (cobertura (%) da paisagem e heterogeneidade) interagindo em escalas locais (acopladas) e regionais (desacopladas), nós utilizamos, além dos GLMs univariados, GLMs bivariados para o ranqueamento dos modelos. O modelo nulo também foi usado na competição entre modelos. Nós utilizamos o Critério de Seleção de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) para escolher o modelo em que a variável resposta foi melhor predita pelas métricas da paisagem (Burnham & Anderson, 2002). O modelo com o menor  $\Delta\text{AICc}$  foi considerado como o mais explicativo. Modelos com  $\Delta\text{AICc} < 2,0$  e peso do modelo ( $w_i$ )  $> 0,1$  também foram considerados igualmente plausíveis. Todas as análises foram feitas no software R, e para seleção dos modelos nós usamos a função *lctab* do pacote *bbmle* (Bolker and R Development Core Team, 2020).

### 3. Resultados

Nós encontramos quatro modelos plausíveis para explicar a riqueza de espécies de abelhas Euglossini. O primeiro modelo foi o nulo ( $\Delta\text{AICc} = 0,0$ ,  $w_i = 0,260$ ), seguido pelos

modelos cuja variável explanatória foi a heterogeneidade em escala regional (2000 m) ( $\Delta AICc = 0,97$ ,  $w_i = 0,159$ ), heterogeneidade regional (1500 m) ( $\Delta AICc = 1,12$ ,  $w_i = 0,148$ ), e cobertura (%) de floresta em escala local (500 m) ( $\Delta AICc = 1,65$ ,  $w_i = 0,113$ ) (Apêndice: Tabela 2). A riqueza de espécies aumenta com o aumento da heterogeneidade regional (Figura 4a, 4b). Dois modelos explicaram o resíduo da abundância total, o primeiro teve a cobertura de floresta em escala local (500 m) como variável explanatória ( $\Delta AICc = 0,0$ ,  $w_i = 0,497$ ), seguido pelo modelo da cobertura de floresta e heterogeneidade locais (1000 m) ( $\Delta AICc = 1,81$ ,  $w_i = 0,20$ ) (Apêndice: Tabela 2). O resíduo da abundância total respondeu positivamente ao aumento da cobertura de floresta local (500 m), e foi maior quando a heterogeneidade local (1000 m) é alta e a cobertura de floresta local (500 m) é baixa (Figure 4c, 4d).

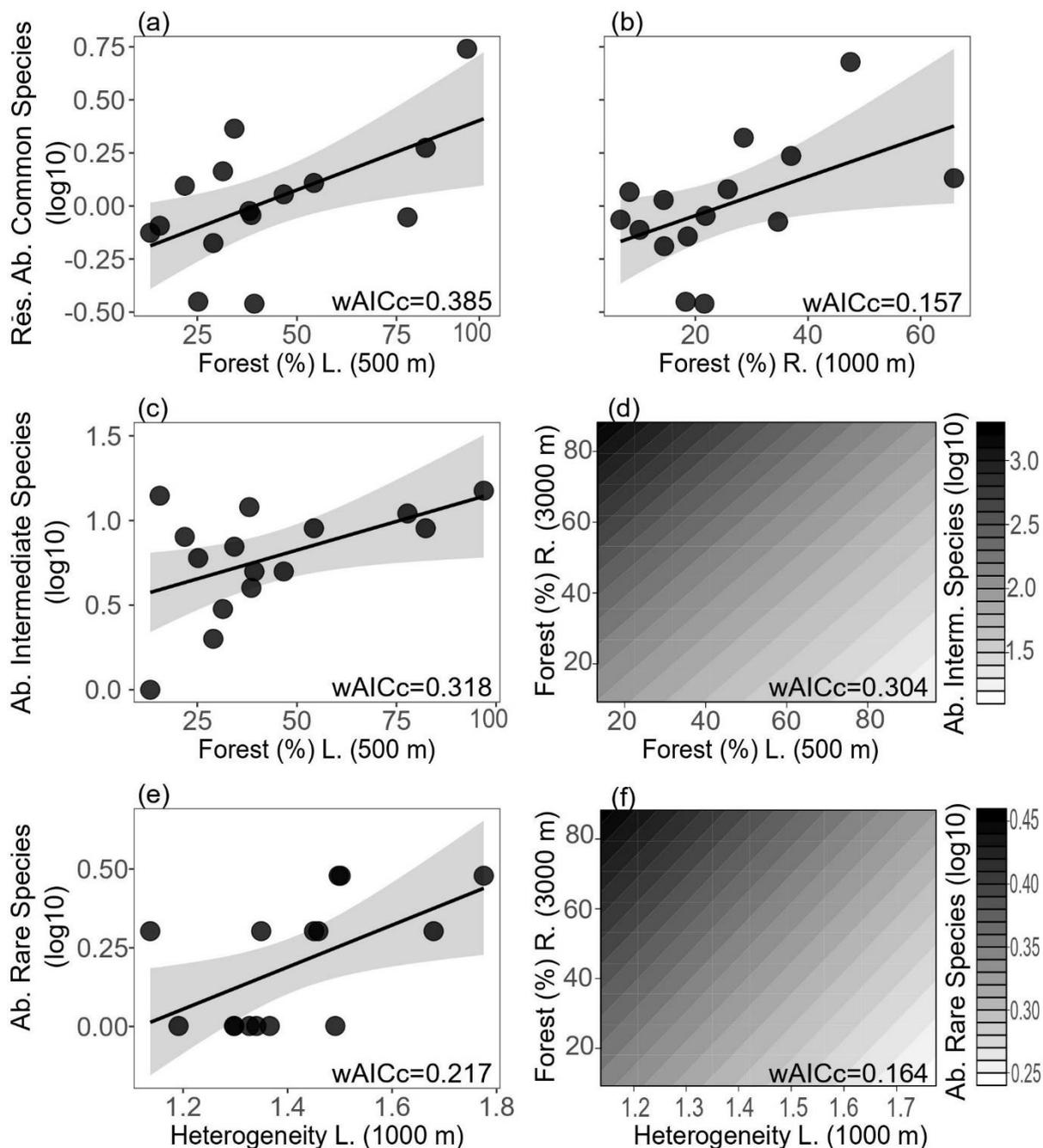


**Figura 4.** Associação da riqueza (a-b) e resíduo da abundância total (c-d) de espécies de abelhas Euglossini com a cobertura (%) de floresta e heterogeneidade da paisagem em diferentes escalas espaciais. A linha preta é o ajuste do modelo GLM, e a sombra cinza o intervalo de confiança em 95%.

O resíduo da abundância de espécies comuns foi melhor explicado pela cobertura de floresta local (500 m) ( $\Delta AICc = 0,0$ ,  $w_i = 0,385$ ), e pela cobertura de floresta em escala regional (1000 m) ( $\Delta AICc = 1,79$ ,  $w_i = 0,157$ ) (Apêndice: Tabela 2). O resíduo da abundância dessas espécies foi positivamente relacionado ao aumento da cobertura de floresta em escala local (500 m) (Figura 5a) ou regional (1000 m) (Figura 5b).

O melhor modelo para explicar a abundância de espécies intermediárias teve a cobertura de floresta local (500 m) como variável explanatória ( $\Delta AICc = 0,0$ ,  $w_i = 0,318$ ), seguido pelos modelos de cobertura de floresta local (500 m) e cobertura de floresta regional (3000 m) ( $\Delta AICc = 0,09$ ,  $w_i = 0,304$ ), cobertura de floresta regional (3000 m) ( $\Delta AICc = 1,03$ ,  $w_i = 0,189$ ), e nulo ( $\Delta AICc = 1,44$ ,  $w_i = 0,154$ ) (Apêndice: Tabela 2). Há um aumento na abundância dessas espécies com o aumento da cobertura de floresta local (500 m) (Figura 5c), e quando a cobertura de floresta em escala regional (3000 m) é alta e a cobertura de floresta em escala local (500 m) é baixa (Figura 5d).

Nós encontramos quatro modelos plausíveis para explicar a abundância de espécies raras: o primeiro teve heterogeneidade local (1000 m) como variável explanatória ( $\Delta AICc = 0,0$ ,  $w_i = 0,217$ ), seguido pelo modelo com heterogeneidade local (1000 m) e cobertura de floresta regional (3000 m) ( $\Delta AICc = 0,55$ ,  $w_i = 0,164$ ), heterogeneidade local (1000 m) e heterogeneidade regional (2000 m) ( $\Delta AICc = 0,75$ ,  $w_i = 0,148$ ), e cobertura de floresta em escala regional (3000 m) ( $\Delta AICc = 1,42$ ,  $w_i = 0,106$ ) (Apêndice: Tabela 2). A abundância das espécies raras foi positivamente relacionada a heterogeneidade local (1000 m) (Figura 5e), e essas espécies foram mais abundantes em paisagens com alta cobertura de floresta regional (3000 m) e baixa heterogeneidade local (1000 m) (Figura 5f).



**Figura 5.** Associação do resíduo da abundância de espécies comuns (a-b), abundância de espécies intermediárias (c-d) e raras (e-f) com a cobertura (%) de floresta e a heterogeneidade quantificadas em diferentes escalas espaciais da paisagem. A linha preta representa o ajuste do modelo GLM, enquanto a sombra cinza é o intervalo de confiança em 95%.

## 4. Discussão

Nós mostramos através de abordagens multiescala acopladas e desacopladas, as diferentes respostas ecológicas das abelhas Euglossini ao contexto espacial da paisagem. No geral, a maioria das nossas hipóteses e predições foram corroboradas: (a) a cobertura (%) de floresta teve um alto poder de explicação em escala local, com influência positiva dessa métrica sobre o resíduo da abundância total, o resíduo da abundância de espécies comuns e a abundância de espécies intermediárias, (b) a heterogeneidade da paisagem teve alto poder de explicação em escala local e regional para a abundância de espécies raras e a riqueza de espécies, respectivamente, com respostas ecológicas positivas ao aumento dessa heterogeneidade. Isso ressalta que cobertura de floresta, resíduo da abundância total, resíduo da abundância de espécies comuns e abundância de espécies intermediárias e raras apresentam uma escala de efeito menor (500-1000 m) em escalas acopladas (locais), enquanto a heterogeneidade e a riqueza de espécies tendem a apresentar uma escala de efeito maior (>1000 m), em escalas desacopladas (regionais).

### 4.1 Contexto da paisagem em escala local explica a abundância de espécies de Euglossini

Muitos estudos têm relatado a importância da cobertura de floresta e da heterogeneidade da paisagem para as abelhas (Boscolo *et al.*, 2017; Cândido *et al.*, 2018; Opedal *et al.*, 2020), principalmente em pequenas escalas espaciais (i.e. locais) (Steffan-Dewenter, 2002; Franceschinelli *et al.*, 2018). Os ambientes florestais fornecem locais de nidificação e recursos florais (e.g. néctar, pólen, resina, perfumes) para as espécies de abelhas Euglossini (Roubik & Hanson, 2004; Rocha-Filho *et al.*, 2012), que podem também ser beneficiadas por outros tipos de cobertura da paisagem (e.g. pastagem, agroflorestas) que compõem a heterogeneidade espacial (Aguiar *et al.*, 2015; Rosa *et al.*, 2015). Essas questões são corroboradas no nosso estudo, que confirmou a influência positiva da cobertura da floresta e da heterogeneidade da paisagem para a abundância das espécies de Euglossini.

Enquanto a abundância total e a de espécies comuns e intermediárias foram positivamente relacionadas a cobertura de floresta local (500 m), a abundância de espécies raras foi positivamente relacionada à heterogeneidade em uma maior escala local (i.e. 1000 m). Isso indica que embora a floresta tenha uma significativa contribuição para a abundância de várias espécies na comunidade, especialmente espécies comuns e com alta dominância (e.g. *Eulaema nigrita* L., *Euglossa cordata* (L.)), o contexto da paisagem é um importante preditor para abundância de espécies raras (Arroyo-Rodríguez

*et al.*, 2016), que representaram a maior riqueza de espécies na comunidade de Euglossini estudada. No entanto, uma vez que esses atributos da paisagem foram medidos em escalas acopladas, é necessário considerar que os padrões e processos preditos na maior escala local (i.e. 1000 m) podem estar relacionados aos padrões e processos encontrados na menor escala espacial (i.e. 500 m) (Allen & Hoekstra, 1991). Com isso, se a cobertura de floresta em escala local (500 m) não for acompanhada de uma alta heterogeneidade adjacente na maior escala espacial (1000 m), a dispersão das abelhas na paisagem pode ser afetada, uma vez que os indivíduos ficam retidos em manchas florestais circundadas por ambientes de baixa qualidade (Boscolo *et al.*, 2017). A importância dessa heterogeneidade no contexto espacial é confirmada através do segundo modelo que explicou a abundância total: paisagens que a heterogeneidade (1000 m) é alta influenciam positivamente o resíduo da abundância total, mesmo quando a cobertura de floresta na escala menor (500 m) é baixa.

#### **4.2 Contexto da paisagem em escala regional explica a riqueza de espécies de Euglossini**

Apesar de o modelo nulo ter sido o melhor para explicar a riqueza de espécies de abelhas Euglossini, nós chamamos atenção para a associação positiva da riqueza dessas abelhas com a heterogeneidade mensurada em escalas regionais (i.e. desacopladas). As mudanças na estrutura das paisagens que nós avaliamos são dirigidas por diferentes usos da terra, que têm resultado em mosaicos de manchas florestais intercaladas por áreas agrícolas com diferentes sistemas de manejo (e.g. agroflorestas, café, pastagens manejadas e não-manejadas) (Capítulo 2 desta dissertação). Esta heterogeneidade na composição da paisagem pode influenciar em respostas positivas da biodiversidade em áreas fragmentadas, uma vez que uma maior diversidade de coberturas da paisagem pode fornecer recursos ou habitats complementares que são essenciais durante o ciclo de vida dos organismos (Dunning *et al.*, 1992; Fahrig *et al.*, 2011; Boscolo *et al.*, 2017). A resposta positiva da riqueza de espécies de Euglossini em escalas regionais (2000 e 1500 m) apoia a predição de que paisagens mais complexas e heterogêneas suportam mais espécies (Fahrig *et al.*, 2011; Tscharrntke *et al.*, 2012), uma vez que a heterogeneidade nessas escalas desacopladas representa os ambientes que podem ser utilizados para os requerimentos ecológicos das diferentes espécies de Euglossini, em uma extensão espacial fora do contexto da mancha florestal onde os indivíduos foram coletados.

#### **4.3 Escalas acopladas e desacopladas interagindo para explicar a comunidade de Euglossini**

Nosso estudo traz contribuições para algumas predições propostas por Miguet *et al.* (2016). Primeiro, a predição de que respostas biológicas baseadas na ocorrência de espécies (e.g. riqueza de espécies) apresentam uma escala de efeito maior do que a abundância (Miguet *et al.*, 2016; Galán-Acedo *et al.* 2018; Stuber & Fontaine 2019) foi confirmada no nosso estudo. A escala de efeito local das abundâncias de espécies de abelhas Euglossini pode ser devido aos diferentes fatores bióticos que atuam em pequenas escalas espaciais e temporais (e.g. taxas de natalidade e mortalidade, disponibilidade de recursos florais, parasitismo) interagindo com fatores abióticos que estão distribuídos no espaço (e.g. substratos de nidificação) (Miguet *et al.*, 2016; Galán-Acedo *et al.*, 2018; Stuber & Fontaine, 2019). Além disso, as abundâncias das espécies refletem as dinâmicas populacionais de imigração e emigração, que ocorrem em maiores escalas espaço-temporais (Miguet *et al.*, 2016). Essas questões são elucidadas quando nós observamos que a cobertura de floresta em escala regional também teve uma influência positiva sobre a abundância de espécies comuns, intermediárias e raras. Uma vez que as abelhas Euglossini podem manter rotas de coletas de recurso (i.e. traplines) na paisagem, com alta capacidade de dispersão (Ackerman *et al.*, 1989; Wikeslki *et al.*, 2010), nós indicamos que a alta cobertura de floresta nas escalas regionais pode ser essencial para a manutenção de habitats de forrageamento e de dinâmicas populacionais (e.g. fonte/dreno) nessas paisagens fragmentadas. Por outro lado, a maior associação da riqueza de espécies de Euglossini com a heterogeneidade em escalas regionais pode estar relacionado aos eventos populacionais que ocorrem em uma maior escala espacial e temporal, como colonização (Miguet *et al.*, 2016). Quando observamos o contexto geral dos nossos resultados, parece plausível afirmar que as respostas das abelhas Euglossini dependem da interação entre a cobertura de floresta e heterogeneidade em diferentes escalas espaciais, em que esses polinizadores podem ser beneficiados quando na paisagem as áreas de alta cobertura florestal são intercaladas de áreas de alta heterogeneidade associadas a tipos de cobertura que podem beneficiar as abelhas (e.g. pastagens não-manejadas, agroflorestas) (Opedal *et al.*, 2020; Machado *et al.*, 2020).

#### **5. Considerações finais**

Diferentes atributos da comunidade de abelhas Euglossini responderam a cobertura de floresta e a heterogeneidade da paisagem em distintas escalas espaciais. Com isso,

nós reafirmamos a natureza multiescala dos padrões e processos que ocorrem e interagem na paisagem. Para nosso conhecimento, essa foi a primeira vez que um estudo utilizou essas duas abordagens multiescala integradas (escalas acopladas e desacopladas) para entender as respostas ecológicas ao contexto da paisagem. Nesse sentido, nós encorajamos novos estudos que comparem como as métricas de composição e configuração da paisagem se comportam quando a estrutura da paisagem é mensurada em escalas acopladas e desacopladas. Essa abordagem multiescala pode ajudar os pesquisadores a encontrarem respostas mais sólidas sobre a influência da estrutura da paisagem e processos antrópicos sobre diferentes aspectos da biodiversidade.

Nós também indicamos a importância da manutenção da cobertura de floresta em diferentes extensões espaciais da paisagem para as abelhas Euglossini. Além disso, nós ressaltamos que o contexto espacial ao redor dessas manchas de floresta deve ser mantido heterogêneo, com práticas de uso da terra de baixa intensidade (e.g. agroflorestas, mosaico de pastagem e cultivos), proporcionando paisagens mais amigáveis para as diferentes necessidades desses polinizadores.

## 6. Referências

- Ackerman, J. D. (1989). Geographic and seasonal variation in fragrance choices and preferences of male Euglossine bees. *Biotropica*, 21(4), 340-347. doi:10.2307/2388284
- Aguiar, W. M., & Gaglianone, M. C. (2012). Euglossine bee communities in small forest fragments of the Atlantic Forest, Rio de Janeiro state, southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 56(2), 210-219. doi: 10.1590/s0085-56262012005000018
- Aguiar, W. M., Sofia, S. H., Melo, G. A., & Gaglianone, M. C. (2015). Changes in orchid bee communities across forest-agroecosystem boundaries in Brazilian Atlantic forest landscapes. *Environmental Entomology*, 44(6), 1465-1471. doi: 10.1093/ee/nvv130
- Allen, T. F. H., & Hoekstra, T. W. (1991). Role of Heterogeneity in Scaling of Ecological Systems Under Analysis, pp 47–68. Kolasa, J., & Pickett, S. T. A. (Eds). *Ecological Heterogeneity*. Springer: New York.
- Arroyo-Rodríguez, V., Rojas, C., Saldaña-Vázquez, R. A., & Stoner, K. E. (2016). Landscape composition is more important than landscape configuration for phyllostomid bat assemblages in a fragmented biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 198, 84–92. doi:10.1016/j.biocon.2016.03.026

- Banks-Leite, C., Ewers, R. M., & Metzger, J. P. (2013). The confounded effects of habitat disturbance at the local, patch and landscape scale on understorey birds of the Atlantic Forest: Implications for the development of landscape-based indicators. *Ecological Indicators*, *31*, 82–88. doi:10.1016/j.ecolind.2012.04.015
- Ben Bolker and R Development Core Team. 2020. bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation. R package version 1.0.23.1. <https://CRAN.R-project.org/package=bbmle>
- Boscolo, D., & Metzger, J. P. (2009). Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landscape Ecology*, *24*(7), 907–918. doi:10.1007/s10980-009-9370-8
- Boscolo, D., Tokumoto, P. M., Ferreira, P. A., Ribeiro, J. W., & Santos, J. S. dos. (2017). Positive responses of flower visiting bees to landscape heterogeneity depend on functional connectivity levels. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *15*(1), 18–24. doi:10.1016/j.pecon.2017.03.002
- Brennan, J. M., Bender, D. J., Contreras, T. A., & Fahrig, L. (2002). Focal patch landscape studies for wildlife management: Optimizing sampling effort across scales pp. 68–91. In Liu, J., & Taylor, W. W (Eds). *Integrating Landscape Ecology into Natural Resource Management*. Cambridge University Press.
- Brosi, B. J. (2009). The effects of forest fragmentation on euglossine bee communities (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Biological Conservation*, *142*(2), 414–423. doi:10.1016/j.biocon.2008.11.003
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. New York: Springer.
- Cameron, S. A. (2004). Phylogeny and biology of neotropical orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Entomology*, *49*(1), 377–404. doi:10.1146/annurev.ento.49.072103.115855
- Cândido, M. E. M. B., Morato, E. F., Storck-Tonon, D., Miranda, P. N., & Vieira, L. J. S. (2018). Effects of fragments and landscape characteristics on the orchid bee richness (Apidae: Euglossini) in an urban matrix, southwestern Amazonia. *Journal of Insect Conservation*, *22*(3-4), 475–486. doi:10.1007/s10841-018-0075-7
- Cushman, S. A., & Landguth, E. L. (2010). Scale dependent inference in landscape genetics. *Landscape Ecology*, *25*(6), 967–979. doi:10.1007/s10980-010-9467-0

- Dodson, C. H., Dressler, R. L., Hills, H. G., Adams, R. M., & Williams, N. H. (1969). Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, *164*(3885), 1243–1249. doi:10.1126/science.164.3885.1243
- Dressler, R. L. (1982). Biology of the orchid Bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics*, *13*(1), 373–394. doi:10.1146/annurev.es.13.110182.002105
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., & Pulliam, H. R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, *65*(1), 169. doi:10.2307/3544901
- Eltz, T., Sager, A., & Lunau, K. (2005). Juggling with volatiles: exposure of perfumes by displaying male orchid bees. *Journal of Comparative Physiology A*, *191*(7), 575–581. doi:10.1007/s00359-005-0603-2
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*(1), 487–515. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, *40*(9), 1649–1663. doi:10.1111/jbi.12130
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., et al. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, *14*(2), 101–112. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x
- Franceschinelli, E. V., Elias, M. A. S., Bergamini, L. L., Silva-Neto, C. M., & Sujii, E. R. (2017). Influence of landscape context on the abundance of native bee pollinators in tomato crops in Central Brazil. *Journal of Insect Conservation*, *21*(4), 715–726. doi:10.1007/s10841-017-0015-y
- Freiria, G. A., Ruim, J. B., de Souza, R. F., & Sofia, S. H. (2011). Population structure and genetic diversity of the orchid bee *Eufriesea violacea* (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) from Atlantic Forest remnants in southern and southeastern Brazil. *Apidologie*, *43*(4), 392–402. doi:10.1007/s13592-011-0104-y
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Cudney-Valenzuela, S. J., & Fahrig, L. (2019). A global assessment of primate responses to landscape structure. *Biological Reviews*, *94*(5), 1605–1618. doi:10.1111/brv.12517
- Gestich, C. C., Arroyo-Rodríguez, V., Ribeiro, M. C., da Cunha, R. G. T., & Setz, E. Z. F. (2018). Unraveling the scales of effect of landscape structure on primate species richness and density of titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*). *Ecological Research*, *34*(1), 150–159. doi:10.1111/1440-1703.1009

- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), e1500052. doi:10.1126/sciadv.1500052
- Hesselbarth, M. H. K., Sciaini, M., With, K. A., Wiegand, K., & Nowosad, J. (2019). landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography*, 42, 1648-1657. doi: 10.1111/ecog.04617
- Holland, J. D., Bert, D. G., & Fahrig, L. (2004). Determining the spatial scale of species' response to habitat. *Bioscience*, 54(3), 227-233. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0227:dtssos\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0227:dtssos]2.0.co;2)
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2012). What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology*, 27(7), 929–941. doi:10.1007/s10980-012-9757-9
- Jackson, N. D., & Fahrig, L. (2014). Landscape context affects genetic diversity at a much larger spatial extent than population abundance. *Ecology*, 95(4), 871–881. doi:10.1890/13-0388.1
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 52–63. doi:10.1111/geb.12233
- Kupfer, J. A., Malanson, G. P., & Franklin, S. B. (2006). Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1), 8–20. doi:10.1111/j.1466-822x.2006.00204.x
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6), 1943–1967. doi:10.2307/1941447
- Li, H., & Wu, J. (2004). Use and misuse of landscape indices. *Landscape Ecology*, 19(4), 389–399. doi:10.1023/b:land.0000030441.15628.d6
- Lyra-Jorge, M. C., Ribeiro, M. C., Ciocheti, G., Tambosi, L. R., & Pivello, V. R. (2010). Influence of multi-scale landscape structure on the occurrence of carnivorous mammals in a human-modified savanna, Brazil. *European Journal of Wildlife Research*, 56(3), 359–368. doi:10.1007/s10344-009-0324-x
- Martin, A. E. (2018). The spatial scale of a species' response to the landscape context depends on which biological response you measure. *Current Landscape Ecology Reports*, 3(1), 23–33. doi:10.1007/s40823-018-0030-z
- Machado, T., Viana, B. F., da Silva, C. I., & Boscolo, D. (2020). How landscape composition affects pollen collection by stingless bees? *Landscape Ecology*, 35(3), 747–759. doi:10.1007/s10980-020-00977-y

- McGarigal, K. (2015). *FRAGSTATS help*. University of Massachusetts: Amherst.
- Milne, B. T. (1991). Heterogeneity as a Multiscale Characteristic of Landscapes. *Ecological Heterogeneity*, pp 69–84. Kolasa, J., & Pickett, S. T. A. (Eds). *Ecological Heterogeneity*. Springer: New York.
- Miguet, P., Jackson, H. B., Jackson, N. D., Martin, A. E., & Fahrig, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology*, 31(6), 1177–1194. doi:10.1007/s10980-015-0314-1
- Morante-Filho, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., & Faria, D. (2016). Patterns and predictors of  $\beta$ -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: a multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 240–250. doi:10.1111/1365-2656.12448
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. doi:10.1038/35002501
- Nemésio, A., Silva, D. P., Nabout, J. C., & Varela, S. (2016). Effects of climate change and habitat loss on a forest-dependent bee species in a tropical fragmented landscape. *Insect Conservation and Diversity*, 9(2), 149–160. doi:10.1111/icad.12154
- Newman, E. A., Kennedy, M. C., Falk, D. A., & McKenzie, D. (2019). Scaling and Complexity in Landscape Ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. doi:10.3389/fevo.2019.00293
- O'Neill, R. V., Hunsaker, C. T., Timmins, S. P., Jackson, B. L., Jones, K. B., Riitters, K. H., & Wickham, J. D. (1996). Scale problems in reporting landscape pattern at the regional scale. *Landscape Ecology*, 11(3), 169–180. doi:10.1007/bf02447515
- Opedal, Ø. H., Martins, A. A., & Marjakangas, E. L. (2020). A database and synthesis of euglossine bee assemblages collected at fragrance baits. *Apidologie*, 51, 519-530. doi: 10.1007/s13592-02000739-4
- Powell, A. H., & Powell, G. V. N. (1987). Population Dynamics of Male Euglossine Bees in Amazonian Forest Fragments. *Biotropica*, 19, 176-179. doi: 10.2307/2388742
- Pokorny, T., Loose, D., Dyker, G., Quezada-Euán, J. J. G., & Eltz, T. (2014). Dispersal ability of male orchid bees and direct evidence for long-range flights. *Apidologie*, 46(2), 224–237. doi:10.1007/s13592-014-0317-y
- Püttker, T., Crouzeilles, R., Almeida-Gomes, M., Schmoeller, M., Maurenza, D., Alves-Pinto, H., et al. (2020). Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: A cross-taxa

- analysis of forest-dependent species. *Biological Conservation*, 241, 108368. doi:10.1016/j.biocon.2019.108368
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J., & Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142(6), 1141–1153. doi:10.1016/j.biocon.2009.02.021
- Roubik, D. W., & Hanson, P. E. (2004). *Orchids bees of tropical America: biology and field guide*. INBio Press: Heredia
- Rossi, J. P., & van Halder, I. (2010). Towards indicators of butterfly biodiversity based on a multiscale landscape description. *Ecological Indicators*, 10(2), 452–458. doi:10.1016/j.ecolind.2009.07.016
- Rocha-Filho, L. C., Krug, C., Silva, C. I., & Garófalo, C. A. (2012). Floral resources used by Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in coastal ecosystems of the Atlantic Forest. *Psyche*, 1–13. doi:10.1155/2012/934951
- Rosa, J. F., Ramalho, M., Monteiro, D., & Silva, M. D. (2015). Permeability of matrices of agricultural crops to Euglossina bees (Hymenoptera, Apidae) in the Atlantic Rain Forest. *Apidologie*, 46, 691–702. doi: 10.1007/s13592-015-0359-9
- Rhodes, J. R., McAlpine, C. A., Zuur, A. F., Smith, G. M., & Ieno, E. N. (2009). GLMM applied on the spatial distribution of koalas in a fragmented landscape, pp 469–492. Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer: Stanford University
- Steffan-Dewenter, I. (2002). Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology*, 27(5), 631–637. doi:10.1046/j.1365-2311.2002.00437.x
- Stuber, E. F., & Fontaine, J. J. (2019). How characteristic is the species characteristic selection scale? *Global Ecology and Biogeography*, 28(12), 1839–1854. doi:10.1111/geb.12998
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., et al. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661–685. doi:10.1111/j.1469-185x.2011.00216.x
- Turner, M. G. (1989). Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), 171–197. doi:10.1146/annurev.es.20.110189.001131

- Turner, M. G., & Gardner, R. H. (2015). *Landscape Ecology in Theory and Practice*. Springer: New York. Doi:10.1007/978-1-4939-2794-4
- Wiens, J. A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385. doi:10.2307/2389612
- Wikelski, M., Moxley, J., Eaton-Mordas, A., López-Urbe, M. M., Holland, R., Moskowicz, D., et al. (2010). Large-range movements of Neotropical rchid ees observed via radio telemetry. *PLoS One*, 5(5), e10738. doi:10.1371/journal.pone.0010738
- Wu, J. (2004). Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. *Landscape Ecology*, 19(2), 125–138. doi:10.1023/b:land.0000021711.40074.ae
- Wu, J. (2007). Scale and scaling: a cross-disciplinary perspective. *Key Topics in Landscape Ecology*, 115–142. doi:10.1017/cbo9780511618581.008
- Wu, J., Jelinski, D. E., Luck, M., & Tueller, P. T. (2000). Multiscale analysis of landscape heterogeneity: scale variance and pattern metrics. *Annals of GIS*, 6(1), 6–19. doi:10.1080/10824000009480529

**Apêndice: Figura 1.** Scatterplots da correlação (r) de Pearson entre a cobertura (%) de floresta (pct) e a heterogeneidade da paisagem (shdi) quantificadas em escalas acopladas (locais) e desacopladas (regionais). Em (A), a correlação de Pearson foi feita somente entre as métricas calculadas em escalas acopladas, em (B) a correlação de Pearson foi feita somente entre as métricas da paisagem calculadas em escalas desacoplas, em (C) correlação de Pearson feita para as métricas das escalas acopladas que apresentaram baixa correlação em (A) com as métricas das escalas desacopladas que apresentaram baixa correlação em (B). Em (D), o valor final da correlação (r) de final de Pearson entre a cobertura de floresta e a heterogeneidade da paisagem nas escalas acopladas e desacopladas, que foram consideradas para as análises.

Figura 2A

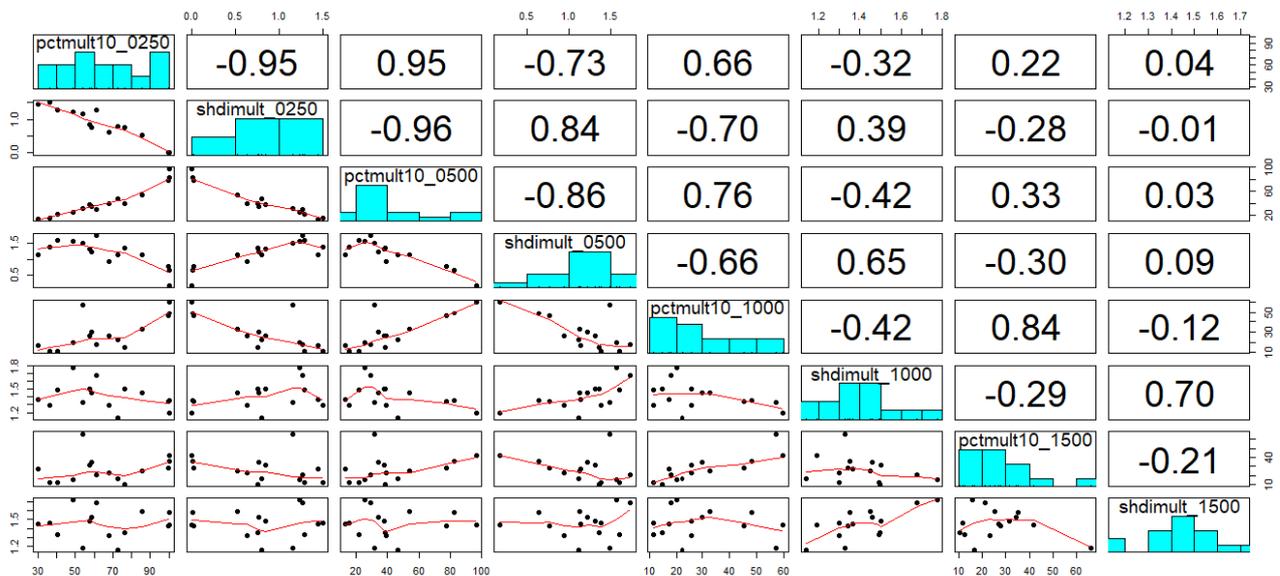


Figura 2B

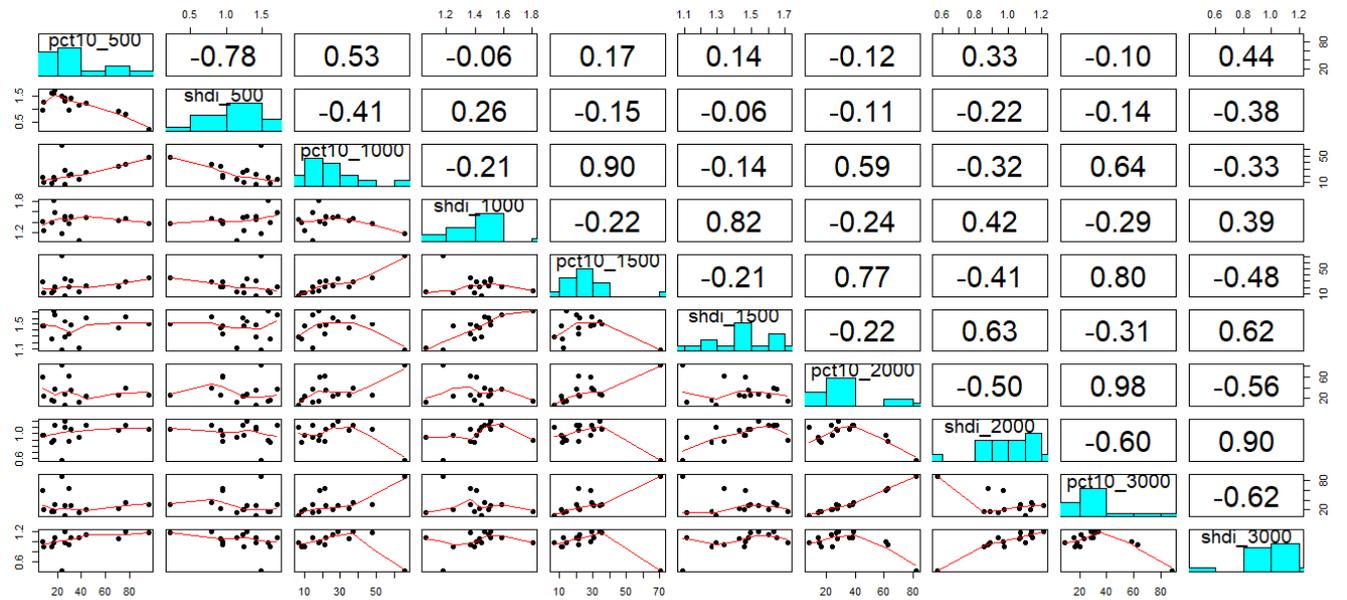


Figura 2C

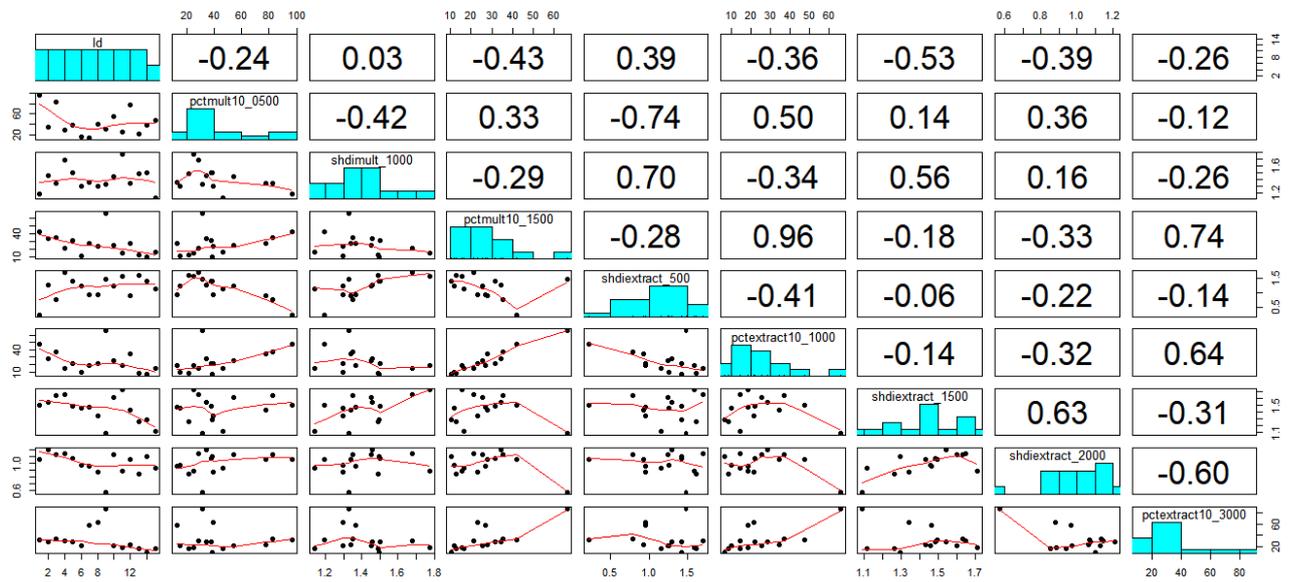
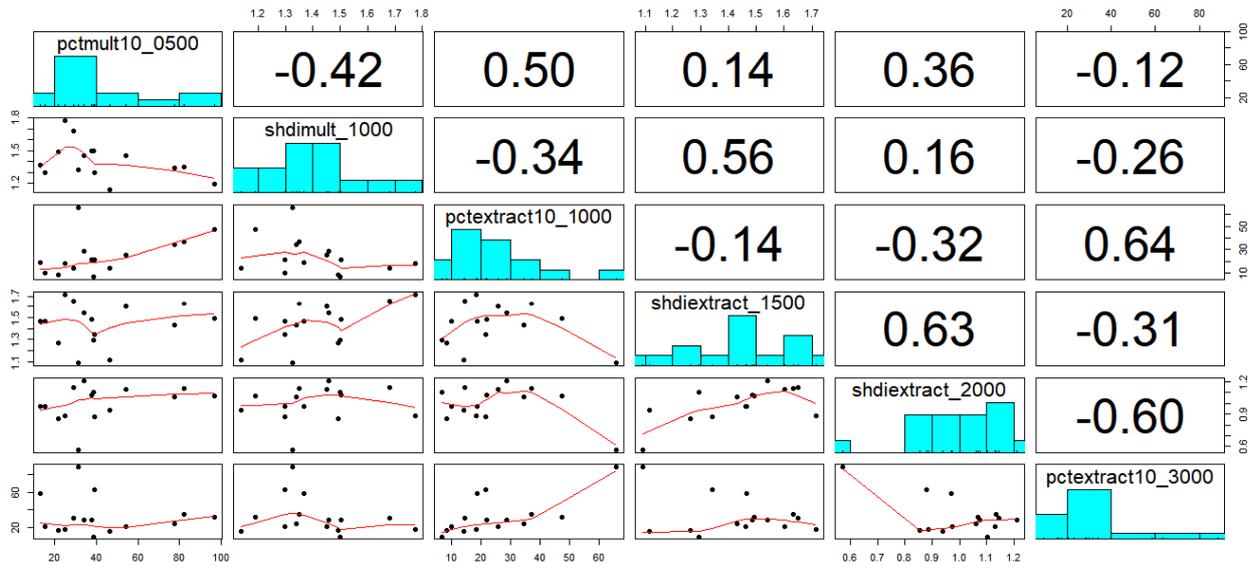


Figura 2D



**Apêndice: Tabela 1.** Coeficiente de determinação ( $R^2$ ) dos modelos lineares: (a) entre parâmetros da comunidade de Euglossini (riqueza, abundância total, abundância de espécies comuns, intermediárias e raras) com a cobertura (%) de floresta, heterogeneidade da paisagem e altitude ; (b) entre o resíduo da riqueza, abundância total, abundância de espécies comuns, intermediárias e raras com as métricas da paisagem; (c) entre a abundância total (log10), abundância de espécies comuns (log10), intermediárias (log10) e raras (log10) com as métricas da paisagem; e (d) entre o resíduo da abundância total (log10), resíduo da abundância total (log10), resíduo da abundância de espécies comuns, intermediárias (log10) e raras (log10) . A decisão da escolha da variável resposta para as análises está evidenciado na tabela (X). Modelos com  $R^2 > 0.1$  foram selecionados para análises de Modelos Lineares Generalizados- GLMs.

<b>Local Scale</b>	<b>Total Ab.</b>	<b>Res. Total Ab.</b>	<b>Ab. Com. Species</b>	<b>Res. Ab. Com. Species</b>	<b>Richness</b>	<b>Res. Richness</b>
Forest 500 m	$R^2= 0.087$	$R^2=0.135$	$R^2= 0.077$	$R^2= 0.115$	$R^2= 0.194$	$R^2= 0.195$
Heterogeneity 1000 m	$R^2= 0.062$	$R^2=0.394$	$R^2= 0.06$	$R^2= 0.372$	$R^2= 0.062$	$R^2= 0.034$
<b>Regional Scales</b>						
Forest 1000 m	$R^2= 0.080$	$R^2=0.055$	$R^2= 0.083$	$R^2= 0.047$	$R^2= 0.032$	$R^2= 0.144$
Heterogeneity 1500 m	$R^2= 0.076$	$R^2= 0.33$	$R^2=0.083$	$R^2= 0.343$	$R^2= 0.278$	$R^2= 0.253$
Heterogeneity 2000 m	$R^2= 0.129$	$R^2= 0.000$	$R^2= 0.121$	$R^2= 0.001$	$R^2= 0.294$	$R^2= 0.165$
Forest 3000 m	$R^2= 0.381$	$R^2=0.009$	$R^2= 0.364$	$R^2= 0.011$	$R^2= 0.131$	$R^2= 0.007$
Altitude	$R^2= 0.535$	-----	$R^2= 0.524$	-----	$R^2= 0.089$	-----
<b>Local Scale</b>			<b>Ab. Com.</b>	<b>Res. Ab. Com.</b>		

	<b>Total Ab. (log10)</b>	<b>Res. Total Ab. (log10)</b>	<b>Species (log10)</b>	<b>Species (log10)</b>
Forest 500 m	R <sup>2</sup> =0.140	R <sup>2</sup> =0.441	R <sup>2</sup> =0.117	R <sup>2</sup> =0.348
Heterogeneity 1000 m	R <sup>2</sup> =0.001	R <sup>2</sup> =0.268	R <sup>2</sup> =0.000	R <sup>2</sup> =0.207
<b>Regional Scales</b>				
Forest 1000 m	R <sup>2</sup> =0.085	R <sup>2</sup> =0.244	R <sup>2</sup> = 0.076	R <sup>2</sup> =0.265
Heterogeneity 1500 m	R <sup>2</sup> =0.007	R <sup>2</sup> =0.011	R <sup>2</sup> =0.010	R <sup>2</sup> =0.005
Heterogeneity 2000 m	R <sup>2</sup> =0.339	R <sup>2</sup> =0.069	R <sup>2</sup> =0.331	R <sup>2</sup> =0.062
Forest 3000 m	R <sup>2</sup> =0.723	R <sup>2</sup> =0.004	R <sup>2</sup> =0.699	R <sup>2</sup> =0.001
Altitude	R <sup>2</sup> =0.767		R <sup>2</sup> =0.760	
<b>Final Decision</b>		<b>X</b>		<b>X</b>
				<b>Res. Ab. Rare Species</b>
<b>Local Scale</b>	<b>Ab. Inter. Species</b>	<b>Res. Ab. Inter. Species</b>	<b>Ab. Rare Species</b>	
Forest 500 m	R <sup>2</sup> = 0.261	R <sup>2</sup> = 0.259	R <sup>2</sup> = 0.006	R <sup>2</sup> = 0.021
Heterogeneity 1000 m	R <sup>2</sup> = 0.084	R <sup>2</sup> = 0.123	R <sup>2</sup> = 0.345	R <sup>2</sup> = 0.303
<b>Regional Scales</b>				
Forest 1000 m	R <sup>2</sup> = 0.016	R <sup>2</sup> = 0.071	R <sup>2</sup> = 0.113	R <sup>2</sup> = 0.000
Heterogeneity 1500 m	R <sup>2</sup> = 0.050	R <sup>2</sup> = 0.038	R <sup>2</sup> = 0.113	R <sup>2</sup> = 0.091
Heterogeneity 2000 m	R <sup>2</sup> = 0.080	R <sup>2</sup> = 0.030	R <sup>2</sup> = 0.145	R <sup>2</sup> = 0.007

Forest 3000 m	R <sup>2</sup> = 0.149	R <sup>2</sup> = 0.035	R <sup>2</sup> = 0.237	R <sup>2</sup> = 0.007
Altitude	R <sup>2</sup> = 0.046	-----	R <sup>2</sup> = 0.355	-----
<b>Local Scale</b>	<b>Ab. Inter. Species (log10)</b>	<b>Res. Ab. Inter. Species (log10)</b>	<b>Ab. Rare Species (log10)</b>	<b>Res. Ab. Rare Species (log10)</b>
Forest 500 m	R <sup>2</sup> =0.265	R <sup>2</sup> =0.271	R <sup>2</sup> =0.002	R <sup>2</sup> =0.011
Heterogeneity 1000 m	R <sup>2</sup> =0.044	R <sup>2</sup> =0.089	R <sup>2</sup> =0.315	R <sup>2</sup> =0.272
<b>Regional Scales</b>				
Forest 1000 m	R <sup>2</sup> =0.010	R <sup>2</sup> =0.090	R <sup>2</sup> =0.106	R <sup>2</sup> =0.002
Heterogeneity 1500 m	R <sup>2</sup> =0.023	R <sup>2</sup> =0.012	R <sup>2</sup> =0.130	R <sup>2</sup> =0.111
Heterogeneity 2000 m	R <sup>2</sup> =0.059	R <sup>2</sup> =0.008	R <sup>2</sup> =0.193	R <sup>2</sup> =0.024
Forest 3000 m	R <sup>2</sup> =0.213	R <sup>2</sup> =0.034	R <sup>2</sup> =0.247	R <sup>2</sup> =0.008
Altitude	R <sup>2</sup> =0.092		R <sup>2</sup> =0.370	
<b>Final Decision</b>	<b>X</b>		<b>X</b>	

**Apêndice: Tabela 2.** Modelos usados para explicar os parâmetros da comunidade de abelhas Euglossini (riqueza, resíduo da abundância total (log10), resíduo da abundância de espécies comuns (log10), abundância de espécies intermediárias (log10) e raras (log10) a partir da cobertura (%) de floresta (FOR) e heterogeneidade da paisagem (HET) quantificadas em escalas locais (L) (acopladas) e regionais (R) (desacopladas) da paisagem.

<b>Response Variables</b>	<b>Models</b>	<b><math>\Delta AICc</math></b>	<b>df</b>	<b><math>w_i</math></b>
	<b>~NULL</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0.260124074596419</b>
	<b>~HET_R2000</b>	<b>0.97750462705266</b>	<b>2</b>	<b>0.159557827862236</b>
	<b>~HET_R1500</b>	<b>1.12446560086921</b>	<b>2</b>	<b>0.148253838073301</b>
	<b>~FOR_L500</b>	<b>1.65431383654114</b>	<b>2</b>	<b>0.113749857934489</b>
	<b>~FOR_R3000</b>	1.9379566043501	2	0.0987094241836496
<b>Richness</b>	<b>~FOR_L500+HET_R1500</b>	3.58615993900856	3	0.0432968012293618
	<b>~FOR_R500 + HET_R2000</b>	3.80744942938171	3	0.0387617529784634
	<b>~HET_R1500+ HET_R2000</b>	3.8291259659969	3	0.0383439111308851
	<b>~HET_R1500+ FOR_R3000</b>	4.00794216076583	3	0.0350644447431606
	<b>~HET_R2000+FOR_R3000</b>	4.12662403206188	3	0.0330442215423268
	<b>~FOR_L500+FOR_R3000</b>	4.2482976284068	3	0.0310938457257086
	<b>~FOR_L500</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.497448874133865</b>
	<b>~FOR_L500 +HET_L1000</b>	<b>1.81577759140239</b>	<b>4</b>	<b>0.200658406075494</b>
<b>Res. Total Abundance (log10)</b>	<b>~FOR_L500 +FOR_R1000</b>	2.87415407291613	4	0.118204449643294
	<b>~HET_L1000</b>	4.038275552644	3	0.0660462338351558
	<b>~FOR_R1000</b>	4.5339598701635	3	0.0515479710429161
	<b>~FOR_R1000 +HET_L1000</b>	5.29998653225737	4	0.035145603058274

	~NULL	5.55433894819493	2	0.030948462211001
<b>Res. Ab. Common Species (log10)</b>	<b>~FOR_L500</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.385830773148392</b>
	<b>~FOR_R1000</b>	<b>1.79350899564909</b>	<b>3</b>	<b>0.157377025683082</b>
	~FOR_L500+ FOR_R1000	2.27603779401834	4	0.123640722990556
	~FOR_L500+ HET_L1000	2.56410325966395	4	0.1070554829132
	~HET_L1000	2.9435167693908	3	0.0885564743819792
	~NULL	3.24344861361973	2	0.0762238613684145
	~+HET_L1000 + FOR_R1000	3.67872718895727	4	0.061315659514377
<b>Intermediate Species Abundance (log10)</b>	<b>~FOR_L500</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.318258672992591</b>
	<b>~FOR_L500+FOR_R3000</b>	<b>0.0914117796626019</b>	<b>4</b>	<b>0.304039795586075</b>
	<b>~FOR_R3000</b>	<b>1.03737825809225</b>	<b>3</b>	<b>0.189459514928009</b>
	<b>~NULL</b>	<b>1.44821332349799</b>	<b>2</b>	<b>0.154278255737789</b>
	~FOR_R1000	4.4751407863023	3	0.0339637607555358
<b>Ab. Rare Species (log10)</b>	<b>~HET_L1000</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0.217121859512405</b>
	<b>~HET_L1000+FOR_R3000</b>	<b>0.551290960109494</b>	<b>4</b>	<b>0.164813293792825</b>
	<b>~HET_L1000+HET_R2000</b>	<b>0.758289147203154</b>	<b>4</b>	<b>0.14860832994853</b>
	<b>~FOR_R3000</b>	<b>1.42286153619689</b>	<b>3</b>	<b>0.106594081803197</b>
	~HET_R2000	2.4703918767515	3	0.0631342127890495
	~NULL	2.50515799010957	2	0.062046230812151
	~HET_L1000+FOR_R1000	3.35506025224422	4	0.0405659333516042
	~HET_R1500	3.5863903272602	3	0.03613506042248
~HET_L1000+HET_R1500	3.75307940209481	4	0.0332454880266696	

~HET_L1000	3.99898982266529	3	0.0293990937536196
~HET_R1500+FOR_R3000	4.24368757572568	4	0.0260134827945591
~HET_R2000+FOR_R3000	4.59629067248403	4	0.0218087970816829
~FOR_R1000+FOR_R3000	5.23950364808253	4	0.0158110163821983
~FOR_R1000+HET_R2000	5.56536196386739	4	0.0134338518468632
~FOR_R1000+HET_R1500	5.99595418610739	4	0.0108317503390529
~HET_R1500+HET_R2000	6.07010401740851	4	0.0104375173431121

---

## 2. DISCUSSÃO GERAL

As discussões relacionadas aos efeitos das mudanças na paisagem sobre a biodiversidade têm ganhado força, o que se evidencia diante as importantes publicações relacionadas ao tema nos últimos anos (Fahrig, 2003; Fahrig, 2017; Fletcher Jr. *et al.*, 2018; Fahrig *et al.*, 2019; Püttker *et al.*, 2020). Para o fortalecimento do conhecimento sobre essas questões, são também necessários trabalhos que considerem como diferentes aspectos metodológicos podem impactar na compreensão das respostas da biodiversidade à estrutura da paisagem e os processos que nela ocorrem. Dentre esses aspectos, avaliamos a escolha da resolução temática para o mapeamento da paisagem, e o uso de diferentes abordagens multiescala. Diante disso, o presente trabalho traz duas importantes contribuições gerais: (a) diferentes resoluções temáticas podem resultar em diferentes respostas da biodiversidade às métricas da paisagem, e (b) abordagens multiescala distintas influenciam nas múltiplas respostas ecológicas ao contexto da paisagem.

A escolha da resolução temática para o mapeamento da paisagem geralmente é um passo que tem como base os atributos biológicos de interesse, como a história de vida das espécies, e a distribuição do habitat no contexto espacial (Lawler *et al.*, 2004). Por exemplo, para espécies com alta dependência florestal, um mapeamento binário onde a paisagem é classificada entre floresta e não-floresta pode ter maior relevância que um mapeamento que considere, além da floresta, os diferentes tipos de ambientes que compõem o mosaico heterogêneo. No entanto, como mostrado no primeiro e segundo capítulo, mesmo para um grupo de organismos que é conhecido pela dependência florestal (Roubik & Hanson, 2004), outras classes não-florestais da paisagem podem ser importantes para explicação de parâmetros da comunidade de abelhas Euglossini, como a abundância total de espécies. Se esses elementos são previamente desconsiderados ao utilizar uma baixa resolução temática, então as respostas da biodiversidade aos atributos da paisagem podem ser subentendidas. Através dos resultados do Capítulo 2 e 3, é possível verificar que diferentes espécies de abelhas Euglossini percebem e respondem à heterogeneidade espacial de maneiras distintas, o que é esperado diante a variação na sensibilidade entre as espécies desses insetos às alterações ambientais (Aguiar & Gaglianone, 2008; Ramalho *et al.*, 2009; Silva & Marco Jr., 2014), além da utilização de matrizes agrícolas como áreas de forrageio (Rosa *et al.*, 2015; Aguiar *et al.*, 2015).

O presente trabalho também reforça que não há uma resolução temática ideal para o mapeamento, onde todas as espécies em uma comunidade responderiam fielmente aos padrões e processos da paisagem que são quantificados pela resolução temática. Se em uma comunidade há especialistas para habitats específicos, por exemplo, e esses locais são agregados a outros tipos de ambientes em um mapeamento com baixa resolução temática, as respostas desses organismos ao atributo que tem maior poder de explicação serão conseqüentemente imprecisas (Lawler *et al.*, 2004; Li & Wu, 2004; Kendall *et al.*, 2011). A associação da riqueza de espécies de abelhas Euglossini com a heterogeneidade e a cobertura (%) de classes da paisagem quantificadas em uma grossa resolução temática difere da predição que a associação entre esses parâmetros é melhor explicada em resoluções temáticas finas (Qiu *et al.*, 2019). Uma vez que esse tema ainda é pouco explorado (Lechner & Rhodes, 2016), este trabalho reforça a necessidade de novos estudos abordarem a influência da resolução temática sobre as respostas ecológicas à estrutura da paisagem.

Além disso, a resolução temática tem influência sobre a escala de efeito (Miguet *et al.*, 2016). Em baixas resoluções temáticas, há uma menor precisão para mensurar a estrutura da paisagem em pequenas escalas em relação a escalas espaciais mais amplas, o que resulta em uma maior possibilidade de estimar uma escala de efeito incorreta (Miguet *et al.*, 2016). Nesse sentido, é urgente que estudos integrem ambos aspectos discutidos neste trabalho (Capítulo 2 e 3), a fim de entender como o uso de diferentes resoluções temáticas influencia na quantificação da escala de efeito da biodiversidade.

Como esperado, os diferentes parâmetros da comunidade de abelhas Euglossini apresentaram associações com a cobertura de floresta, cafeicultura e heterogeneidade da paisagem em várias escalas espaciais (Capítulo 1, 2 e 3). Isso ocorre porque os padrões e processos atuam e interagem em diferentes escalas espaciais e temporais da paisagem (Wiens *et al.*, 1989; Turner & Gardner, 2015), então respostas ecológicas apresentam variações ao longo das escalas, como locais e regionais (Ferreira *et al.*, 2015; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2016; Capítulo 3).

Ao utilizar duas abordagens multiescala (escalas acopladas e desacopladas), as respostas da riqueza e abundância de espécies das abelhas Euglossini ao contexto da paisagem foram melhores entendidas, e levam a uma conclusão geral: a riqueza de espécies dessas abelhas apresenta uma escala de efeito maior e em sistemas de escalas desacopladas, enquanto que as abundâncias de espécies apresentam uma escala de efeito menor, associada às métricas em escalas acopladas. Esses resultados condizem

com as predições do tamanho das escalas de efeito destes parâmetros da biodiversidade à estrutura da paisagem (Jackson & Fahrig, 2015; Miguet *et al.*, 2016).

Contudo, se novos trabalhos utilizarem essas abordagens multiescala em estudos ecológicos com as abelhas Euglossini, é importante que considerem um maior número de escalas espaciais, variando, por exemplo, a cada 250 metros. Essa observação se deve ao fato que a abundância total, abundância de espécies comuns e intermediárias foram melhores explicadas pela cobertura de floresta na menor escala espacial (500 m) avaliada, o que pode indicar que a escala de efeito pode ter sido desconsiderada nas análises (Jackson & Fahrig, 2012). Isso foi observado no Capítulo 1, por exemplo, que mostrou as escalas de efeito da cafeicultura sobre as abelhas Euglossini em pequenas escalas espaciais. Também, visto que os parâmetros da comunidade de Euglossini responderam a parâmetros (por exemplo, cobertura de floresta) na maior escala espacial (3000 m), novos estudos devem considerar um contexto espacial da paisagem mais amplo. Uma vez que o tamanho das escalas (extensão espacial) considerado para um estudo é baseado em características das espécies como a dispersão, idealmente a extensão espacial considerada deveria ser entre quatro a nove vezes a área de dispersão média do grupo biológico de interesse (Jackson & Fahrig, 2015). Então, já que as abelhas Euglossini podem apresentar capacidade de voo de dezenas de quilômetros (Janzen, 1971; Wikelski *et al.*, 2010), o contexto da paisagem a ser considerado para avaliar as respostas ecológicas desses polinizadores deveria ser muito maior do que tem sido delineado nos trabalhos (Capítulo 1, 2 e 3, Moreira *et al.*, 2015; Cândido *et al.*, 2018).

Esse estudo mostrou que o uso de diferentes grupos de espécies de abelhas Euglossini, que foram agrupados a partir da frequência de ocorrência e dominância de cada espécie na comunidade, ajudou a elucidar as respostas dessas abelhas aos atributos da paisagem. Entre as quatro espécies classificadas como comuns, duas espécies (*Euglossa cordata* e *Eulaema nigrita*, 80,6% dos indivíduos coletados) (Capítulo 1) têm sido indicadas como tolerantes a diferentes condições e perturbações antrópicas, como a fragmentação dos habitats (Aguiar & Gaglianone, 2008; 2012; Silva & Marco Jr., 2014; Aguiar *et al.*, 2015). Nesse sentido, os resultados desse trabalho (Capítulo 1, 2 e 3) mostraram que: (a) espécies comuns e intermediárias apresentam respostas positivas à cobertura de floresta e pastagem na paisagem, (b) espécies raras são beneficiadas pela heterogeneidade da paisagem, e (c) espécies comuns e raras são afetadas pela cobertura de cafeicultura na paisagem.

A importância da cobertura florestal em paisagens fragmentadas para as abelhas Euglossini já foi reportada para diferentes regiões neotropicais (Brosi, 2009; Ramalho *et al.*, 2009; Nemésio & Silveira, 2010; Cândido *et al.*, 2018). Esses ambientes são fundamentais para esses insetos, uma vez que fornecem locais de nidificação, recursos florais como néctar, pólen e resinas (Roubik & Hanson, 2004), e para os machos dessas abelhas, recursos de cheiro fornecidos geralmente por espécies de orquídeas. Todos esses fatores podem ter influenciado nas respostas positivas da abundância total, abundância de espécies comuns e intermediárias à cobertura de floresta na paisagem (Capítulo 3). Por outro lado, é importante ressaltar que outros ambientes nessas paisagens podem fornecer e complementar alguns destes recursos para abelhas Euglossini (Aguiar *et al.*, 2015), o que pode ter influência nas respostas positivas desses polinizadores à cobertura de pastagem na paisagem (Capítulo 2).

Além disso, a heterogeneidade da paisagem teve uma forte e positiva influência sobre a riqueza e abundância de espécies raras de Euglossini. Isso reforça a ideia que paisagens mais complexas (heterogêneas) sustentam uma maior biodiversidade que paisagens simples (homogêneas) (Fahrig *et al.*, 2011; Tschardtke *et al.*, 2012; Boscolo *et al.*, 2017; Machado *et al.*, 2020). Uma maior riqueza de espécies de Euglossini em manchas de floresta que são circundadas por uma maior heterogeneidade da paisagem (Capítulo 3) pode indicar que esses ambientes recebem uma maior diversidade de colonizadores (Tschardtke *et al.*, 2012; Miguet *et al.*, 2016), que dispersam com maior facilidade nessas paisagens heterogêneas (Boscolo *et al.*, 2017). Diversos estudos recentes têm mostrado a influência da heterogeneidade da paisagem sobre as comunidades de abelhas (Boscolo *et al.*, 2017; Nery *et al.*, 2018; Coutinho *et al.*, 2020; Opedal *et al.*, 2020), e o presente estudo apoia a importância dessa métrica da paisagem para responder questões ecológicas com esses insetos.

## **2.1 Recomendações para conservação dos polinizadores em paisagens agrícolas**

Este estudo mostrou que remanescentes de Mata Atlântica em paisagens agrícolas podem deter uma alta riqueza de espécies de abelhas Euglossini, incluindo espécies raras. A comunidade dessas abelhas é influenciada por atributos da paisagem, tais como a cobertura de floresta e diversidade de ambientes no entorno das áreas florestais (cafeeiro, pastagem); nossos resultados mostraram que a riqueza de espécies foi maior em paisagens mais heterogêneas, enquanto a abundância de espécies respondeu

positivamente ao aumento da cobertura florestal no contexto espacial. Além disso, uma alta cobertura de cafeicultura no entorno das áreas florestais afetou negativamente a comunidade de *Euglossini*.

Com base nestes resultados, indicamos algumas estratégias de manejo e conservação da paisagem, que podem amenizar as perturbações antrópicas sobre esses polinizadores:

(a) a manutenção e conservação dos remanescentes florestais de Mata Atlântica nessas paisagens agrícolas devem ser prioritárias, uma vez que estes ambientes mantêm uma alta riqueza de abelhas *Euglossini* (14 espécies). Nesse sentido, ações que visem a criação de Reservas Particulares do Patrimônio Natural- RPPNs devem ser incentivadas. As populações desses insetos podem contribuir para a polinização de plantas, inclusive nas matrizes do entorno das áreas florestais. As abelhas *Euglossini* têm alta capacidade de dispersão, e algumas espécies apresentam tolerância a diferentes condições ambientais. Esses atributos permitem que essas abelhas polinizem plantas espacialmente esparsas, contribuindo para manutenção da diversidade florística e serviços ecossistêmicos na paisagem;

(b) estabelecimento de paisagens heterogêneas entre os remanescentes florestais de Mata Atlântica, com diferentes tipos de uso da terra intercalados. Sistemas de agricultura familiar podem contribuir com essa questão, uma vez que mantêm uma maior diversidade de ambientes na paisagem, através de diferentes cultivos e sistemas de manejo. Isso pode ajudar na manutenção da heterogeneidade e paisagens amigáveis para as abelhas *Euglossini*;

(c) manutenção de vegetação rasteira (ervas espontâneas nativas) em áreas agrícolas, ou no entorno dos cultivos, uma vez que estas espécies podem fornecer recursos florais para abelhas *Euglossini*, assim como para outros grupos de polinizadores. Além disso, deve-se evitar o cultivo de extensas áreas de café (e.g. monoculturas) ao redor de pequenos fragmentos florestais de Mata Atlântica. Isso poderia resultar em populações de abelhas espacialmente isoladas, e como apresentado, em uma redução na riqueza e abundância de espécies de *Euglossini*.

Se combinadas, essas estratégias podem resultar em paisagens funcionalmente mais conectadas, com alta heterogeneidade espacial e com habitats naturais preservados, contribuindo para conservar as comunidades de abelhas e o serviço ecológico de polinização.

## Referências Discussão Geral

- Aguiar, W. M., & Gaglianone, M. C. (2008). Comunidade de abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em remanescentes de mata estacional semidecidual sobre tabuleiro no estado do Rio de Janeiro. *Neotropical Entomology*, 37(2), 118-125. doi: 10.1590/s1519-566x2008000200002
- Aguiar, W. M., & Gaglianone, M. C. (2012). Euglossine bee communities in small forest fragments of the Atlantic Forest, Rio de Janeiro state, southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 56(2), 210-219. doi: 10.1590/s0085-56262012005000018
- Aguiar, W. M., Sofia, S. H., Melo, G. A., & Gaglianone, M. C. (2015). Changes in orchid bee communities across forest-agroecosystem boundaries in Brazilian Atlantic forest landscapes. *Environmental Entomology*, 44(6), 1465-1471. doi: 10.1093/ee/nvv130
- Arroyo-Rodríguez, V., Rojas, C., Saldaña-Vázquez, R. A., & Stoner, K. E. (2016). Landscape composition is more important than landscape configuration for phyllostomid bat assemblages in a fragmented biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 198, 84–92. doi:10.1016/j.biocon.2016.03.026
- Boscolo, D., Tokumoto, P. M., Ferreira, P. A., Ribeiro, J. W., & Santos, J. S. (2017). Positive responses of flower visiting bees to landscape heterogeneity depend on functional connectivity levels. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15(1), 18–24. doi: 10.1016/j.pecon.2017.03.002
- Brosi, B. J. (2009). The effects of forest fragmentation on euglossine bee communities (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Biological Conservation*, 142(2), 414–423. doi: 10.1016/j.biocon.2008.11.003
- Cândido, M. E. M. B., Morato, E. F., Storck-Tonon, D., Miranda, P. N., & Vieira, L. J. S. (2018). Effects of fragments and landscape characteristics on the orchid bee richness (Apidae: Euglossini) in an urban matrix, southwestern Amazonia. *Journal of Insect Conservation*, 22(3-4), 475-486. doi: 10.1007/s10841-018-0075-7
- Coutinho, J. G. E., Angel-Coca, C., Boscolo, D., & Viana, B. F. (2020). Heterogeneous agroecosystems support high diversity and abundance of trap-nesting bees and wasps among tropical crops. *Biotropica*, 52(5), 991–1004. doi:10.1111/btp.12809
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, and Systematics*, 34(1), 487-515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419

- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R.J., et al. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, *14*(2), 101-112. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, *40*(9), 1649-1663. doi: 10.1111/jbi.12130
- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *48*(1), 1-23. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., et al. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, *230*, 179-186. doi: 10.1016/j.biocon.2018.12.026
- Ferreira, P. A., Boscolo, D., Carvalheiro, L. G., Biesmeijer, J. C., Rocha, P. L. B., & Viana, B. F. (2015). Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. *Landscape Ecology*, *30*(1), 2067–2078. doi:10.1007/s10980-015-0231-3
- Fletcher Jr., R., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., et al. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*, *226*, 9–15. doi: 10.1016/j.biocon.2018.07.022
- Janzen, D. H. (1971). Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, *171*(3967), 203-205. doi: 10.1126/science.171.3967.203
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2012). What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology*, *27*(7), 929–941. doi:10.1007/s10980-012-9757-9
- Jackson, N. D., & Fahrig, L. (2014). Landscape context affects genetic diversity at a much larger spatial extent than population abundance. *Ecology*, *95*(4), 871–881. doi:10.1890/13-0388.1
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, *24*(1), 52–63. doi:10.1111/geb.12233
- Kendall, M. S., Miller, T. J., & Pittman, S. J. (2011). Patterns of scale-dependency and the influence of map resolution on the seascape ecology of reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, *427*, 259-274. doi: 10.3354/meps08945
- Lawler, J. J., O'Connor, R. J., Hunsaker, C. T., Jones, K. B., Loveland, T. R., & White, D. (2004). The effects of habitat resolution on models of avian diversity and distributions: a comparison of two land-cover classifications. *Landscape Ecology*, *19*(5), 517-532. doi: 10.1023/b:land.0000036151.28327.01

- Lechner, A. M., & Rhodes, J. R. (2016). Recent progress on spatial and thematic resolution in landscape ecology. *Current Landscape Ecology Reports*, 1(2), 98-105. doi: 10.1007/s40823-016-0011-z
- Li, H., & Wu, J. (2004). Use and misuse of landscape indices. *Landscape Ecology*, 19(4), 389-399. doi: 10.1023/b:land.0000030441.15628.d6
- Machado, T., Viana, B. F., da Silva, C. I., & Boscolo, D. (2020). How landscape composition affects pollen collection by stingless bees? *Landscape Ecology*, 35(3), 747–759. doi:10.1007/s10980-020-00977-y
- Miguet, P., Jackson, H. B., Jackson, N. D., Martin, A. E., & Fahrig, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology*, 31(6), 1177–1194. doi:10.1007/s10980-015-0314-1
- Moreira, E. F., Santos, R. L. D. S., Silveira, M. S., Boscolo, D., Neves, E. L. D., & Viana, B. F. (2017). Influence of landscape structure on Euglossini composition in open vegetation environments. *Biota Neotropical*, 17, e20160294. doi: 10.1590/1676-0611-bn-2016-0294
- Nemésio, A., & Silveira, F. A. (2010). Forest fragments with larger core areas better sustain diverse orchid bee faunas (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). *Neotropical Entomology*, 39(4), 555-561. doi: 10.1590/s1519-566x2010000400014
- Nery, L. S., Takata, J. T., Camargo, B. B., Chaves, A. M., Ferreira, P. A., and Boscolo, D. (2018). Bee diversity responses to forest and open areas in heterogeneous Atlantic Forest. *Sociobiology*, 65(4), 686-695. doi: 10.13102/sociobiology.v65i4.3472
- Opedal, Ø. H., Martins, A. A., & Marjakangas, E. L. (2020). A database and synthesis of euglossine bee assemblages collected at fragrance baits. *Apidologie*, 51, 519-530. doi: 10.1007/s13592-020-00739-4
- Püttker, T., Crouzeilles, R., Almeida-Gomes, M., Schmoeller, M., Maurenza, D., Alves-Pinto, H., et al. (2020). Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: A cross-taxa analysis of forest-dependent species. *Biological Conservation*, 241, 108368. doi: 10.1016/j.biocon.2019.108368
- Qiu, Y., Teng, S. N., Zhang, Y., Santana, J., Svenning, J. C., Reino, L., et al. (2019). The resolution-dependent role of landscape attributes in shaping macro-scale biodiversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 28(6), 767-778. doi:10.1111/geb.12889
- Ramalho, A. V., Gaglianone, M. C., & Oliveira, M. L. (2009). Comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em fragmentos de Mata Atlântica no Sudeste do

- Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(1), 95–101. doi: 10.1590/s0085-56262009000100022
- Roubik, D. W., & Hanson, P. E. (2004). *Orchids bees of tropical America: biology and field guide*. INBio Press: Heredia.
- Rosa, J. F., Ramalho, M., Monteiro, D., & Silva, M. D. (2015). Permeability of matrices of agricultural crops to *Euglossina* bees (Hymenoptera, Apidae) in the Atlantic Rain Forest. *Apidologie*, 46(6), 691-702. doi: 10.1007/s13592-015-0359-9
- Silva, D. P., & Marco Jr., P. (2014). No evidence of habitat loss affecting the orchid bees *Eulaema nigrita* Lepageletier and *Eufriesea auriceps* Friese (Apidae: Euglossini) in the Brazilian Cerrado Savanna. *Neotropical Entomology*, 43(6), 509-518. doi: 10.1007/s13744-014-0244-7
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., et al. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661–685. doi:10.1111/j.1469-185x.2011.00216.x
- Turner, M. G., & Gardner, R. H. (2015). *Landscape Ecology in theory and practice*. Springer: New York. doi:10.1007/978-1-4939-2794-4
- Wiens, J. A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385. doi:10.2307/2389612
- Wikelski, M., Moxley, J., Eaton-Mordas, A., López-Urbe, M. M., Holland, R., Moskowicz, D., et al. (2010). Large-angle movements of Neotropical orchid bees Observed via radio telemetry. *PLoS One*, 5(5), e10738. doi:10.1371/journal.pone.0010738