

## 使用 MaxEnt 模擬氣候變遷對東方蜜蜂潛在分布之影響

呂明倫<sup>1</sup> 黃靜宜<sup>1</sup> 宋一鑫<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> 行政院農業委員會特有生物研究保育中心 55244 南投縣集集鎮民生東路 1 號

<sup>2</sup> 國立嘉義大學植物醫學系 60004 嘉義市學府路 300 號

\* 通訊作者: ihsinsung@mail.ncyu.edu.tw

收件日期: 2019 年 3 月 8 日; 接受日期: 2019 年 5 月 1 日

### 摘要

蜜蜂是顯花植物重要的授粉昆蟲，也是生態系中不可或缺的關鍵物種，並有助於建構地球陸地生態系的完整性。然而，近代蜜蜂族群急劇減少，已成為一個眾所矚目的生態問題。本研究針對臺灣原生的東方蜜蜂，欲瞭解氣候變遷對該物種之影響，方法乃運用最大熵物種分布模式「MaxEnt」，以及代表濃度途徑 (representative concentration pathway) 2.6 (暖化減緩) 和 8.5 (暖化加劇) 兩種氣候情境，模擬物種的時空動態變化。研究結果顯示，氣候因子提供了重要的貢獻，為主導模式推演之關鍵要素；從物種分布模擬的結果發現，東方蜜蜂偏好溫暖氣候，適宜棲地面積可能受暖化影響而增加，此外，無論是現時或 2070 年代兩個未來氣候情景下，擴張的適宜棲地均分布於人為足跡不明顯處，為因應氣候變遷，本研究認為這些區位宜適度規劃物種保育的策略。

關鍵詞：蜜蜂、授粉昆蟲、氣候情境、物種分布模擬、物種保育

## MaxEnt modeling for predicting effects of climate change on the potential distribution of *Apis cerana* in Taiwan

Ming-Lun Lu<sup>1</sup> Jing-Yi Huang<sup>1</sup> I-Hsin Sung<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

<sup>2</sup> Department of Plant Medicine, National Chiayi University, Chiayi, Taiwan.

\* Corresponding author: ihsinsung@mail.ncyu.edu.tw

Received: March 8, 2019; Accepted: May 1, 2019

## Abstract

Bees are the most important pollinators of flowering plants and essential ecological keystone species contributing to the integrity of most terrestrial ecosystems. However, drastic declines in bee populations have become an ecological issue which has recently garnered much attention. Here, we assessed the potential effect of climate change on the geographic range of *Apis cerana* in Taiwan. The spatiotemporal dynamics for this species were examined with representative concentration pathways 2.6 (warming mitigation) and 8.5 (warming intensifies) climate scenarios, using the MaxEnt program for species distribution modelling. Results showed that the climate factor provided a great contribution for our model. Since *A. cerana* prefers warmer habitats, the range of suitable habitat may expand because of a warming climate. Furthermore, both for the current as well as for the two future climate scenarios of the 2070s, the suitable habitats were concentrated in regions where the human footprint was scarce. In order to manage this species' response to climate change, we suggest that these regions should design appropriate strategies for this species' conservation.

**Key words:** bees, pollinators, climate scenarios, species distribution modelling, species conservation

## 緒言

自 19 世紀以來世界人口數持續攀升，同一時期，人類過度依賴石化燃料並破壞生態環境，使二氧化碳等溫室氣體在大氣中的濃度大幅提高，全球的平均溫也隨之上揚 (IPCC 2013)。全球暖化會影響生態系的正常運作與生物多樣性的組成改變 (Root *et al.* 2003; Moline *et al.* 2004; Parmesan 2006)，而蜂在生態系的食物鏈中，扮演著重要的支撐角色，據估計，全球大約有 25,000 種蜂可幫助顯花植物傳播花粉 (Michener 2007)，由於授粉效率佳，也參與了全球 1/3 農作物的授粉工作 (Kremen *et al.* 2007; Klatt *et al.* 2014)，因此，蜂是建構陸域生態系完整性與維持人類社會發展的關鍵物種。

蜜蜂 (bee) 是指蜜蜂總科 (Apoidea) 底下的物種，近代全球蜜蜂數量大幅減少，其中，

氣候變遷被認定是 21 世紀威脅蜜蜂生存的重大因素之一 (Kerr *et al.* 2015; Papanikolaou *et al.* 2016)，造成的影響即是授粉效率減低，對自然生態而言，可能導致生物多樣性衰退，對人類，將使作物生產量與品質削減，因此，因應氣候變遷的蜜蜂保育工作，已經成為全球注目的焦點。為擬定健全的保育策略，應先掌握蜜蜂的物種時空分布範圍，尤其在氣候變遷情境下，善用物種分布模式 (species distribution model, SDM) 可全面模擬蜜蜂的動態發展，近代歐美國家業已有許多相關的研究案例 (Giannini *et al.* 2013; Carvalho and Del Lama 2015; Gorostiague *et al.* 2018; Françoso *et al.* 2019)，惟目前國內仍相當少見。

東方蜜蜂 (*Apis cerana*) 在亞洲一帶的分布範圍廣闊，在臺灣係原生物種，由於不易馴養，族群大多以野生為主，故為島內生態系的重要授粉昆蟲。本研究便以氣候變遷對

東方蜜蜂影響為假說前提，採用生物調查資料與 SDM 為基礎，模擬物種的潛在分布，進一步配合近期發展的氣候變遷情境，預測族群之時空動態，研究成果期能有助推動生物多樣性保育和永續利用工作。

## 材料與方法

### 一、研究區概述

臺灣位於歐亞大陸與太平洋的交界處，西隔臺灣海峽與中國大陸相望 (圖 1a)，土地

面積約 36,000 km<sup>2</sup>，為世界第 38 大島嶼，島內多為山地與丘陵，平原主要分布於西部沿海，人口約 2,300 萬人，大多數集中於西部的都會區。島內的行政區劃共分 6 個直轄市、11 個縣及 3 個市，氣候方面，因北回歸線貫穿，以北為亞熱帶季風氣候，以南則為熱帶季風氣候，另由於高山林立，隨著海拔的落差，構成熱帶、亞熱帶、溫帶及寒帶等複雜的氣候類型。土地覆蓋型態以森林為主，因多樣的氣候也造就高山植群、冷杉林、鐵杉及雲杉林、櫟林、楠櫟林與榕楠林等豐富的植被生態。

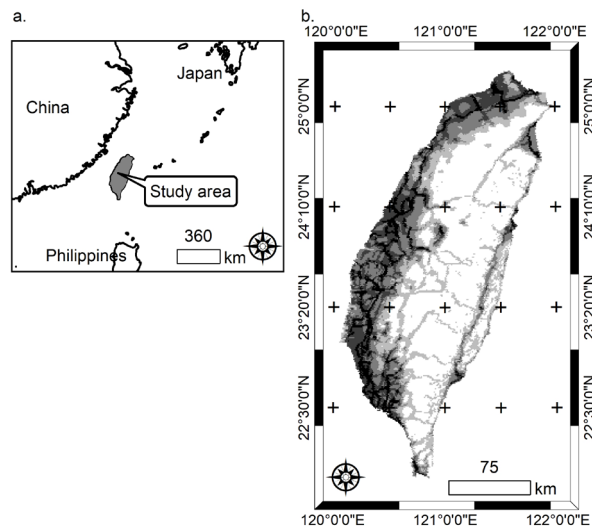


圖 1. (a) 研究區地理位置圖；(b) 人為足跡圖 (顏色趨於黑色，表示強度愈強)。

Fig. 1. (a) Location of the study area; (b) human footprint map (darker colors indicate stronger intensity).

## 二、研究方法

### (一) 物種調查及環境資料

東方蜜蜂之調查點位資料源自林務局跨單位物種查詢平台與本研究通訊作者之標本採集紀錄，該批資料調查期間為 1994~2009 年，網格基本運算單元設定為  $1 \times 1 \text{ km}^2$ ，若一個網格內有重複記錄者以單筆計算 (圖 1b)，總計有 217 筆點位資料供建構模式，詳細的資料描述可參考呂等 (2019)。

建構 SDM 之預測變項，包含氣候、地形及土地覆蓋等 3 類，其中，氣候類乃從 Hijmans *et al.* (2005) 建立的全球氣候資料庫 (WorldClim database) 下載，該資料庫依據 1950~2000 年全球各地氣象站資料，經過內插轉換產生最小空間尺度近  $1 \times 1 \text{ km}^2$  的氣候網格，資料庫中含 19 種生物氣候變項，專為預測物種分布所產製 (Hijmans and Graham 2006)；地形類亦由全球氣候資料庫取得數值高程模型 (海拔高)，利用 ArcGIS 10.6 軟體製作坡度圖資，並參考 Gessler *et al.* (1995) 與 McCune and Keon (2002) 的方法，分別產製代表濕度的複合地形指標 (compound topographic index) 及太陽輻射強度的熱負荷指標 (heat load index)，共計 4 個變項。土地覆蓋類由美國 Land Processes Distributed Active Archive Center 取得 2000~2009 年 Terra-MODIS 衛星影像產品「MOD13A，常態化差異植生指標 (normalized difference vegetation index)」，可用於描述植被覆蓋度，進一步製作該期間最大、最小、平均、中位數、全距和標準偏差等 6 種圖資，最終，累計全部預測變項共有 29 個 (表 1)。為避免變項因共線性造成建構

的模式過度擬合 (over-fitting)，以 Pearson 相關分析進行預測變項篩選，當兩變項相關係數大於 0.7 以上者，則參照前人作法 (Kumar and Stohlgren 2009; Padalia *et al.* 2014)，考量研究目的、與生物的關聯性及後續容易解讀等因素擇一適當變項。

### (三) 氣候變遷情境資料

假設所有被採用之氣候類變項，會隨聯合國氣候變遷政府間專家委員會 (Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC) 第 5 次評估報告所發布之氣候變遷情境而改變，並據此模擬未來東方蜜蜂在不同情境下之物種分布。IPCC 第 5 次評估報告以代表濃度途徑 (representative concentration pathway, RCP) 定義變遷情境，其中 RCP 2.6 和 8.5 各表示輻射驅動力 (radiative forcing) 於 1750~2100 年間增加了 2.6 及 8.5  $\text{Wm}^{-2}$ ，換言之，RCP 2.6 為暖化減緩之理想情境，RCP 8.5 則是暖化加劇的情境 (IPCC 2013)。前述的全球氣候資料庫亦提供未來的氣候資料供使用，該批資料是先以現時的實際觀測值進行內插，獲取基期之氣候資料，並藉此將第 5 階段耦合模式對比計畫 (Coupled Model Intercomparison Project Phase 5, Taylor *et al.* 2012) 所推估的未來氣候資料，進行降尺度 (downscaling) 及校正。本研究蒐集資料庫中包含了 2070 年代 RCP 2.6 及 8.5 情境產製的 19 種生物氣候資料，為消弭因全球氣候模式 (global climate model, GCM) 差異所產生的不確定性，選取兩種情境皆可使用之 14 個 GCM 模擬結果，求取算術平均數，兩種情境可各別獲得 19 個未來的生物氣候變項 (Araújo and New 2007)。

表 1. 物種分布模擬所使用之預測變項

**Table 1.** Predictor variables used to model species distributions

Category	Variable	Code
Climate	Annual mean temperature	BIO1
	Mean diurnal range (Mean of monthly (max temp - min temp))	BIO2
	Isothermality (BIO2/BIO7) ( $\times 100$ )	BIO3
	Temperature seasonality (Standard deviation $\times 100$ )	BIO4
	Maximum temperature of warmest month	BIO5
	Minimum temperature of coldest month	BIO6
	Temperature annual range (BIO5-BIO6)	BIO7
	Mean temperature of wettest quarter	BIO8
	Mean temperature of driest quarter	BIO9
	Mean temperature of warmest quarter	BIO10
	Mean temperature of coldest quarter	BIO11
	Annual precipitation	BIO12
	Precipitation of wettest month	BIO13
	Precipitation of driest month	BIO14
	Precipitation seasonality (Coefficient of variation)	BIO15
	Precipitation of wettest quarter	BIO16
	Precipitation of driest quarter	BIO17
	Precipitation of warmest quarter	BIO18
	Precipitation of coldest quarter	BIO19
Topography	Altitude	Altit
	Slope	Slope
	Compound topographic index	CTI
	Heat load index	HLI
Land cover	NDVI average value	VIave
	NDVI maximum value	VImax
	NDVI minimum value	VImin
	NDVI median value	VImed
	NDVI range value	VIran
	NDVI standard deviation value	VIstd

NDVI= normalized difference vegetation index

#### (四) 物種分布模擬

利用 Phillips *et al.* (2006) 所開發的最大熵 (maximum entropy) 「MaxEnt 3.3.3k」建立現時與未來 (2070 年代) 之 SDM，該工具透過機械學習 (machine learning) 理論建立機率分布函數，進而模擬物種分布，為現今最廣泛使用，也曾被認證優於其他 SDM (Kumar and Stohlgren 2009; Trisurat *et al.* 2011)。各物種逢機選取 75% 的資料做為訓練資料集，重複運算 10 次，取其平均值，輸出結果設定邏輯斯分布，使預測的區域介於 0~1，愈接近 1 者，代表東方蜜蜂於該網格出現的機率愈高，也愈有可能是其適宜的棲地，另將剩餘 25% 的物種資料做為驗證資料集，並依接受者操作特徵 (receiver operating characteristic) 所產生之曲線面積 (area under the curve, AUC)，評估模式的有效性，AUC 值域介於 0.5~1，當值愈高代表模式預測出來的準確性愈佳，而高於 0.7 以上則達優良之標準 (Fielding and Bell 1997; Pearce and Ferrier 2000)。所建立的 SDM 可透過置換重要性百分比 (permutation importance)，瞭解各預測變項對模式的重要性，值愈大代表貢獻度愈高。

為評估現時和 2070 年代 RCP 2.6、8.5 情境下，東方蜜蜂之適宜棲地變化，各別將 3 種模擬結果之機率圖，依 MaxEnt 所提供的閾值計算法 「Maximum training sensitivity plus specificity」萃取適宜棲地範圍 (Liu *et al.* 2005; Kuhlmann *et al.* 2012; Nemésio *et al.* 2016)。此外，參考 Venter *et al.* (2016) 所製作之全球人為足跡圖，依其強弱分級，方法採用 Jenks 自然間斷法，分成 6 個不同強度之級別 (圖 1b)，進一步與適宜棲地範圍套疊，分析不同情境下的時空變化及空間分布型態。

## 結果

將 29 個預測變項運用 Pearson 相關分析進行簡化，在相關係數小於 0.7 的標準下，6 個氣候類，3 個地形類與兩個土地覆蓋類，共計 11 個變項被採納，據此利用 MaxEnt 建立 SDM，由運算結果可知，東方蜜蜂訓練與驗證資料集之平均 AUC 各為 0.82 及 0.75，標準偏差皆低於 0.05，模擬成效良好。總體來說，11 個變項對所建構的 SDM 均有不同的重要性，其中前 5 高的變項累計近 77%，且有 4 個為氣候類 (超過 65%)，年均溫 (BIO1) 最高 (約 24%)，其次為最早月雨量 (BIO14，約 16%)，平均日潮差 (BIO2) 與季節溫度 (BIO4) 各占 13% 左右，後 6 者的重要性稍低，皆不足 10%，對模式的影響力較小 (圖 2)。

現時與未來氣候變遷情境下，東方蜜蜂適宜棲地模擬結果發現，全台各地區皆有該物種之潛在分布範圍 (圖 3a~c)，現時狀態下，適宜棲地面積估算為 9,233 km<sup>2</sup>，以花東地區所占比例最高，中部地區則相對較少 (圖 3a)。相較於兩種 2070 年代的氣候變遷情境，模擬結果明顯有所差異，輕度暖化的 RCP 2.6 適宜棲地面積估算為 12,032 km<sup>2</sup>；重度暖化的 RCP 8.5 情境為 17,285 km<sup>2</sup>，適宜棲地都呈現擴張的現象 (圖 3b、c)，尤其 RCP 8.5 情境，全臺各地區擴張的現象相當明顯 (圖 3c)。

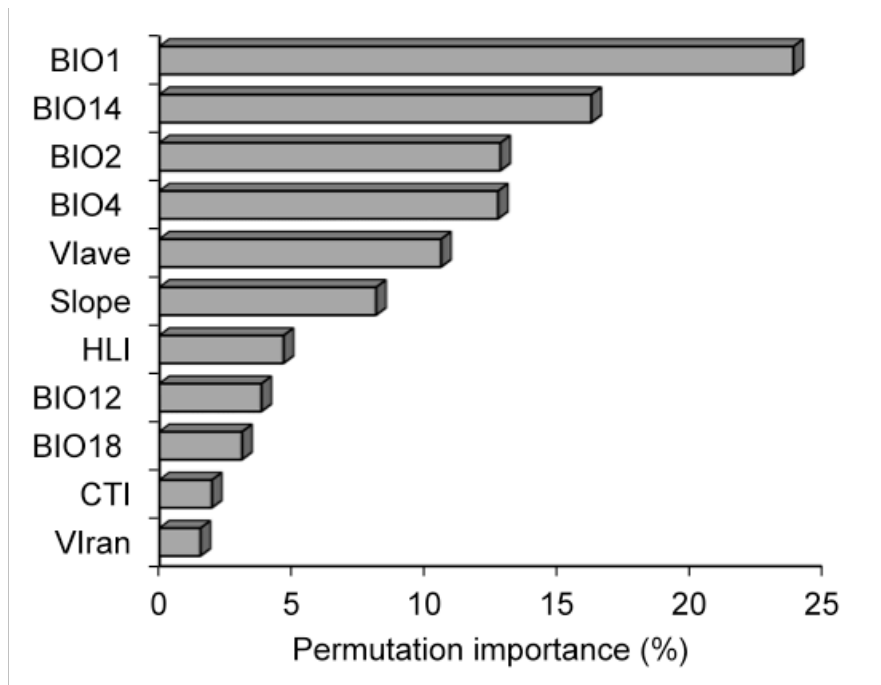


圖 2. 環境預測變項對物種分布模式之貢獻度，以置換重要性百分比表示。

**Fig. 2.** Contribution to the final species distribution model made by each environmental predictor, illustrated by the permutation importance.

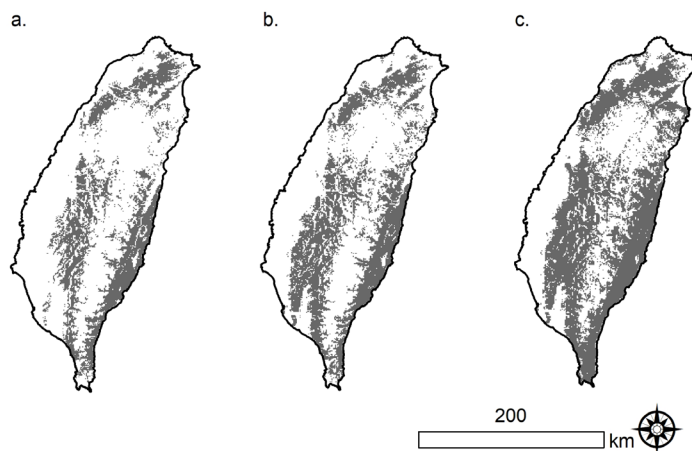


圖 3. 東方蜜蜂適宜棲地之預測結果。(a) 現時的預測結果；(b) RCP 2.6 情境下，2070 年代預測結果；(c) RCP 8.5 情境下，2070 年代預測結果。

**Fig. 3.** Predicted suitable habitats for *Apis cerana*. (a) Current prediction; (b) future prediction using the RCP 2.6 scenario for 2070s; (c) future prediction using the RCP 8.5 scenario for 2070s.

由以上模擬結果可知，隨著暖化情形攀升，東方蜜蜂的適宜棲地會有擴增反應，配合不同時期與情境的年均溫 (BIO1) 圖資套疊，本研究發現，現時適宜棲地範圍內的溫度介於 9~25°C，平均約 20°C，兩種 2070 年

代的氣候情境模擬結果，由於適宜棲地面積增加，平均溫度相對提升了 1~2.5°C (表 2)，由此顯示，東方蜜蜂可能具備適應暖化的能力，有助擴張其族群分布。

表 2. 不同氣候情境下，東方蜜蜂之適宜棲地年均溫 (BIO1) 統計

Table 2. Annual mean temperature (BIO1) of suitable habitats for *Apis cerana* under different climate scenarios

Period	Scenario	Maximum	Minimum	Mean	Standard deviation
Current		25.0	9.2	20.4	2.5
2070s	RCP 2.6	26.1	9.4	21.8	2.8
2070s	RCP 8.5	27.5	10.3	22.8	3.2

從不同強弱的人為足跡強弱來看，現時的東方蜜蜂適宜棲地主要座落在兩個輕度的級別，最輕級的面積經計算約有 4,000 km<sup>2</sup> (占總面積約 43%)，次輕級也有 3,500 km<sup>2</sup> (占總面積約 37%)，隨著強度提高，面積逐步遞減，中級以上的級別呈現零星分布，三者加總僅占總面積約 20%。而 2070 年代的 RCP 2.6 情

境模擬下，適宜棲地最輕級提升至 4,800 km<sup>2</sup> 左右，與現時的面積相比增加約 21%，另 RCP 8.5 情境的變化更為明顯，該級別面積更擴大至 7,500 km<sup>2</sup> 左右，相較現時的面積增加約 87%，其餘的級別變動幅度相對較小，但空間分布型態皆呈現相同的變化趨勢 (圖 4)。

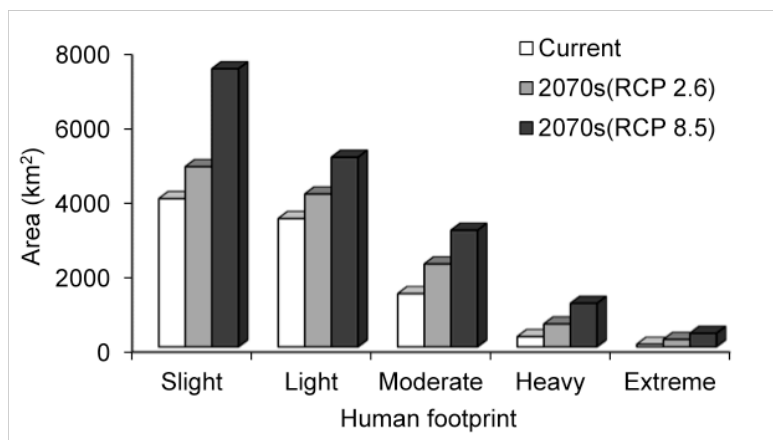


圖 4. 東方蜜蜂適宜棲地在不同人為足跡級別之面積大小。

Fig. 4. Area of suitable habitats for *Apis cerana* using different human footprint levels.

## 討論

SDM 為探討氣候變遷對東方蜜蜂影響之重要基礎，利用 MaxEnt 建構模式，模擬東方蜜蜂的適宜棲地，其準確度可達理想標準，顯示所建立的模式具備良好的預測能力。模式建構所採用的 11 個變項中，貢獻度多集中於其中 5 個 (圖 2)，而貢獻度高的變項大多數為氣候類，此現象應是氣溫高低和降雨與否因素，牽動著蜜蜂的覓食行為 (Corbet 1990; Vicens and Bosch 2000)，另臺灣在不同的緯度與海拔，具多樣的氣候型態，加上有關遺傳學的研究曾表示，蜂本身對氣候的變異相當敏感 (Groom *et al.* 2014; López Uribe *et al.* 2014; Dew *et al.* 2016; Shell and Rehan 2016)，致使物種分布受氣候類變項的影響甚鉅，由此顯示，氣候為預測蜜蜂物種分布的關鍵因子 (Kuhlmann *et al.* 2012; Polce *et al.* 2013; Abrha 2018)。

生物對於氣候變遷的反應並非一致，就昆蟲而言，雖然大多數物種都可能遭受威脅，然而，有些可調適暖化的物種卻能保持穩定發展，亦有部份反而成為受害者，並擴張其族群勢力 (Tougou *et al.* 2009; Domisch *et al.* 2013; Giannini *et al.* 2013; Silva *et al.* 2015, 2017)，因此，就本研究模擬物種分布之結果 (圖 3)，東方蜜蜂極可能為受惠物種。有關蜜蜂的物種分布模擬也曾發現，巴西的 *Centris sponsa*、*Eulaema nigrita* 和印度 - 太平洋一帶常見的 *Braunsapis puangensis* 等 3 種蜜蜂，隨著氣候暖化的情形加劇，模擬出來的適宜棲地不減反增 (Giannini *et al.* 2013, Silva *et al.* 2015, 2017)，連同東方蜜蜂，這些蜂種皆適宜生存於熱帶地區，本身即偏好溫暖的棲地環境，以至於分布擴散的可能性大增。生理方面，Reddy *et al.* (2015) 曾觀察氣候因素對東

方蜜蜂野外覓食的影響，其測量到蜜蜂個體數、花粉及花蜜覓食量達到高峰的最大溫介於 26~29°C，超過 30°C 則開始出現負面效應，對應本研究模擬結果 (表 2)，因暖化所擴增的適宜棲地氣候應屬合理範圍，由此可知，東方蜜蜂不僅偏好溫暖氣候，且具備暖化調適的潛能。值得另外一提的是，氣候變遷將導致極端氣候事件的發生頻率增加 (IPCC SREX 2012)，東方蜜蜂也可能因環境的變化超出耐受極限受到嚴重衝擊，惟是否如此仍有待更深入的探討。

整體的空間分布型態來看，東方蜜蜂的適宜棲地主要分布於人為足跡較輕微的區位，受未來氣候變遷影響，有擴張勢力範圍的可能性，但空間分布型態仍屬一致 (圖 4)，代表族群在空間移動上尚未跨越其他級別，新增的棲地仍侷限分布於原棲地周邊，此外，東方蜜蜂屬依賴低中海拔森林之物種 (呂等 2019)，因此，本研究認為臺灣低中海拔且人煙稀少的自然環境，不僅是東方蜜蜂的主要棲地，未來也是因應氣候暖化的活動場所。然而，人為的擾動往往是對野生蜜蜂造成負面影響的另一項主因 (Potts *et al.* 2010; Ferreira *et al.* 2015)，尤其是物種分布的改變，Nemésio *et al.* (2016) 發現，巴西北方森林的特有蘭花蜜蜂，為因應暖化的衝擊，族群有往南遷移的跡象，不過其遷移路徑涵蓋因砍伐森林形成的破碎地景，可能會阻礙蜂群南遷。就地狹人稠的臺灣而言，低中海拔的自然環境多鄰近人為活動範圍，甚至有所重疊，因此，東方蜜蜂之適宜棲地仍藏有潛在壓力，有鑑於此，縱使該物種會有因氣候暖化而成為受害者的機會，但若受人為過度干擾，未來族群分布的發展就可能不如預期。

## 結論

本研究之目標是結合物種調查與環境資料，運用 SDM 評估氣候變遷情境下，東方蜜蜂之潛在分布情形，研究成果可獲得以下重點結論：一、利用物種調查點位資料與 MaxEnt 建構 SDM，可有效預測東方蜜蜂之適宜棲地，由模擬結果可知，氣候因子為主導模式推演之關鍵要素；二、偏好溫暖氣候的東方蜜蜂受暖化影響，適宜棲地的面積隨之增加，因此，會有擴張其族群分布的可能性；三、無論是何種時空動態之情境模擬，東方蜜蜂新增的適宜棲地均分布於人為足跡較稀少處，未來仍需適度擬定物種保育策略，並避免人為過度干擾，以利族群因應氣候變遷的發展。

## 引用文獻

- 呂明倫、黃靜宜、陳志輝、宋一鑫。2019。應用物種分布模式推估台灣東方蜜蜂之授粉服務。台灣林業科學 34: 27-39。
- Abrha, H. 2018. Climate change impact on coffee and the pollinator bee suitable area interaction in Raya Azebo, Ethiopia. Cogent Food and Agriculture 4: 1564538.
- Araújo, M. B. and M. New. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends in ecology and evolution. 22: 42-47.
- Carvalho, A. F. and M. A. Del Lama. 2015. Predicting priority areas for conservation from historical climate modelling: stingless bees from Atlantic Forest hotspot as a case study. Journal of insect conservation 19: 581-587.
- Corbet, S. A. 1990. Pollination and the weather. Israel Journal of Plant Sciences 39: 13-30.
- Dew, R. H., S. M. Rehan, and M. P. Schwarz. 2016. Biogeography and demography of an Australian native bee *Ceratina australensis* (Hymenoptera, Apidae) since the last glacial maximum. Hymenoptera Research 49: 25-41.
- Ferreira, P. A., D. Boscolo, L. G. Carvalheiro, J. C. Biesmeijer, P. L. Rocha and B. F. Viana. 2015. Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. Landscape ecology 30: 2067-2078.
- Fielding, A. H. and J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. Environmental Conservation 24: 38-49.
- Françoso, E., A. R. Zuntini and M. C. Arias. 2019. Combining phylogeography and future climate change for conservation of *Bombus morio* and *B. pauloensis* (Hymenoptera: Apidae). Journal of Insect Conservation 23: 63-73.
- Gessler, P. E., I. D. Moore, N. J. McKenzie and P. J. Ryan. 1995. Soil-landscape modeling and spatial prediction of soil attributes. International Journal of Geographical Information Systems 9: 421-432.
- Giannini, T. C., A. L. Acosta, C. I. da Silva, P. E. A. M. de Oliveira, V. L. Imperatriz-Fonseca et al. 2013. Identifying the areas to preserve passion fruit pollination service in Brazilian Tropical Savannas under climate change.

- Agriculture, ecosystems and environment 171: 39-46.
- Gorostiague, P., J. Sajama and P. Ortega-Baes. 2018. Will climate change cause spatial mismatch between plants and their pollinators? A test using Andean cactus species. *Biological conservation*. 226: 247-255.
- Groom, S. V. C., M. I. Stevens and M. P. Schwarz. 2014. Parallel responses of bees to Pleistocene climate change in three isolated archipelagos of the southwestern Pacific. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 28: 20133293.
- Hijmans, R. J. and C. H. Graham. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global change biology* 12: 2272-2281.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* 25: 1965-1978.
- IPCC 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.
- IPCC SREX 2012. *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation*. Intergovernmental panel of climate change, special report. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York.
- Kerr, J. T., A. Pindar, P. Galpern, L. Packer, S. G. Potts, *et al.* 2015. Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science* 349: 177-180.
- Klatt, B. K., A. Holzschuh, C. Westphal, Y. Clough, I. Smit, *et al.* 2014. Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 0132440.
- Kremen, C., N. M. Williams, M. A. Aizen, B. Gemmill-Herren, G. LeBuhn, *et al.* 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10: 299-314.
- Kuhlmann, M., D. Guo, R. Veldtman and J. Donaldson. 2012. Consequences of warming up a hotspot: species range shifts within a centre of bee diversity. *Diversity and Distributions* 18: 885-897.
- Kumar, S. and T. J. Stohlgren. 2009. Maxent modelling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *Journal of Ecology and the Natural Environment* 1: 94-98.
- Liu, L., P. M. Berry, T. P. Dawson and R. G. Pearson. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385-393.
- López Uribe, M. M., K. R. Zamudio, C.F. Cardoso and B. N. Danforth. 2014. Climate, physiological tolerance and sex-biased dispersal shape genetic structure of Neotropical orchid bees. *Molecular Ecology*: 23: 1874-1890.

- McCune, B. and D. Keon. 2002. Equations for potential annual direct incident radiation and heat load index. *Journal of Vegetation Science* 13: 603-606.
- Michener, C. D. 2007. *The bees of the world*, 2nd ed. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Moline, M. A., H. Claustre, T. K. Frazer, O. Schofield and M. Vernet. 2004. Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biology* 10: 1973-1980.
- Nemésio, A., D. P. Silva, J. C. Nabout and S. Varela. 2016. Effects of climate change and habitat loss on a forest dependent bee species in a tropical fragmented landscape. *Insect Conservation and Diversity* 9: 149-160.
- Padalia, H., V. Srivastava and S. P. S. Kushwaha. 2014. Modeling potential invasion range of alien invasive species, *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. in India: Comparison of MaxEnt and GARP. *Ecological informatics* 22: 36-43.
- Papanikolaou, A. D., I. Kuhn, M. Frenzel and O. Schweiger. 2016. Semi-natural habitats mitigate the effects of temperature rise on wild bees. *Journal of Applied Ecology* 54: 527-536.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-669.
- Pearce, J. and S. Ferrier. 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling* 133: 225-245.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson and R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Polce, C., M. Termansen, J. Aguirre-Gutiérrez, N. D. Boatman, G. E. Budge *et al.* 2013. Species distribution models for crop pollination: a modelling framework applied to Great Britain. *PloS one* 8: e76308.
- Potts, S. G., J. C. Biesmeijer, C. Kremen, P. Neumann, O. Schweiger *et al.* 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology and evolution* 25: 345-353.
- Reddy, P. R., T. Rashmi and A. Verghese. 2015. Foraging activity of Indian honey bee, *Apis cerana* in relation to ambient climate variables under tropical conditions. *Journal of Environmental Biology* 36: 577-581.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig *et al.* 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57.
- Shell, W. A. and S. M. Rehan. 2016. Recent and rapid diversification of the small carpenter bees in eastern North America. *Biological Journal of the Linnean Society* 117: 633-645.

- Silva, D. P., A. C. Macêdo, J. S. Ascher and P. De Marco. 2015. Range increase of a Neotropical orchid bee under future scenarios of climate change. *Journal of insect conservation* 19: 901-910.
- Silva, D. P., A. C. Macêdo, J. S. Ascher and P. De Marco. 2015. Range increase of a Neotropical orchid bee under future scenarios of climate change. *Journal of insect conservation* 19: 901-910.
- Silva, D. P., S. V. C. Groom, C. R. B. Da Silva, M. I. Stevens and M. P. Schwarz. 2017. Potential pollination maintenance by an exotic allodapine bee under climate change scenarios in the Indo Pacific region. *Journal of Applied Entomology* 141: 122-132.
- Taylor, K. E., R. J. Stouffer and G. A. Meehl. 2012. An overview of CMIP5 and the experiment design. *Bulletin of the American Meteorological Society* 93: 485-498.
- Tougou, D., D. L. Musolin and K. Fujisaki. 2009. Some like it hot! Rapid climate change promotes changes in distribution ranges of *Nezara viridula* and *Nezara antennata* in Japan. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 130: 249-258.
- Trisurat, Y., R. Shrestha and R. Kjelgren. 2011. Plant species vulnerability to climate change in Peninsular Thailand. *Applied Geography* 31: 1106-1114.
- Venter, O., E. W. Sanderson, A. Magrach, J. R. Allan, J. Beher *et al.* 2016. Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009. *Scientific data* 3: 160067.
- Vicens, N. and J. Bosch. 2000. Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). *Environmental Entomology* 29: 413-420.