



UNIVERSIDADE FEDERAL DE OURO PRETO  
Instituto de Ciências Exatas e Biológicas  
Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais

**CONEXÃO FLORESTA E LAGO: O PAPEL DOS INVERTEBRADOS  
TERRESTRES**

Discente: Bárbara Martins Dolabela

Orientador: Dr. Sérvio Pontes Ribeiro

Coorientador: Dr. Ralph Gruppi Thomé

Coorientadora: Dra. Fernanda Viera da Costa

Ouro Preto

2019

UNIVERSIDADE FEDERAL DE OURO PRETO

Instituto de Ciências Exatas e Biológicas

Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais

**CONEXÃO FLORESTA E LAGO: O PAPEL DOS INVERTEBRADOS  
TERRESTRES**

Projeto de dissertação apresentado ao  
Programa de Pós-graduação em Ecologia  
de Biomas Tropicais da Universidade  
Federal de Ouro Preto como requisito  
parcial para obtenção de título de Mestre  
em Ecologia.

Ouro Preto

Novembro de 2019

## SISBIN - SISTEMA DE BIBLIOTECAS E INFORMAÇÃO

D659c Dolabela, Bárbara Martins .

Conexão floresta e lago [manuscrito]: o papel dos invertebrados terrestres. / Bárbara Martins Dolabela. - 2019.

56 f.: il.: color., gráf., tab., mapa.

Orientador: Prof. Dr. Sérvio Pontes Ribeiro.

Coorientadores: Dra. Fernanda Vieira Costa, Prof. Dr. Ralph Gruppi Thomé.

Dissertação (Mestrado Acadêmico). Universidade Federal de Ouro Preto. Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente.

Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais.

Área de Concentração: Evolução e Funcionamento de Ecossistemas.

1. Ecótonos . 2. Invertebrados do solo. 3. Hidrologia florestal. 4. Mata Atlântica . I. Costa, Fernanda Vieira. II. Ribeiro, Sérvio Pontes. III. Thomé, Ralph Gruppi. IV. Universidade Federal de Ouro Preto. V. Título.

CDU 556:592

Bibliotecário(a) Responsável: Celina Brasil Luiz - CRB6 - 1589



## FOLHA DE APROVAÇÃO

BÁRBARA MARTINS DOLABELA

**Coneção Floresta e Lagos: o papel dos invertebrados terrestres.**

Membros da banca

Dr. Sérvio Pontes Ribeiro - Universidade Federal de Ouro Preto  
Dra. Ludmila Silva Brighenti - Universidade Estadual de Minas Gerais  
Dr. Paulo dos Santos Pompeu - Universidade Federal de Lavras  
Dra. Gisele Martins Lourenço - Universidade Federal de Minas Gerais

Versão final

Aprovado em 29 de novembro de 2019.

De acordo

Professor (a) Orientador (a) Sérvio Pontes Ribeiro



Documento assinado eletronicamente por **Servio Pontes Ribeiro, PROFESSOR DE MAGISTERIO SUPERIOR**, em 04/09/2020, às 10:27, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [http://sei.ufop.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](http://sei.ufop.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **0080080** e o código CRC **FEE1F4EC**.

**Referência:** Caso responda este documento, indicar expressamente o Processo nº 23109.006282/2020-06

SEI nº 0080080

R. Diogo de Vasconcelos, 122, - Bairro Pilar Ouro Preto/MG, CEP 35400-000  
Telefone: - www.ufop.br

## **AGRADECIMENTO**

Agradeço aos meus pais pelo amor e apoio incondicional. Aos irmãos Felipe, Arthur e a cunhada Lu que sempre me incentivaram e acreditam em mim, mesmo quando eu não o faço. E em especial ao meu afilhado Francisco, que é a luz da minha vida e ao pequeno Heitor que ainda tá na barriga da mamãe Lu mas já traz muito amor. Vocês foram fundamentais nessa jornada. À minha vó Maria por todo carinho e amor dedicado ao longo da minha vida. Aos tios, tias, primos e primas, em especial à prima Pri e ao Gu por me abrigarem na sua casa no início dessa jornada e por todo apoio. Às primas-irmãs Aline e Isa por serem minhas amigas confidentes e escutarem todos os desabafos e desesperos ao longo da minha vida e em especial nesses dois anos. Sem o apoio de vocês nada disso seria possível.

Ao meu orientador Sérvio, por acreditar no meu trabalho, pelos ensinamentos e por abrir as portas desse laboratório maravilhoso para mim, onde encontrei minha segunda família. À coorientadora e amiga Fernanda que se fez super presente por todo esse trajeto e que é meu grande exemplo de profissional. Você é foda demais mulher!!! Ao coorientador Ralph por mesmo de longe estar sempre presente. A toda equipe do PELD em especial ao professor Jose Fernandes Neto pela ajuda em campo e colaboração nesse trabalho. Aos guarda-parque e funcionários do Parque Estadual do Rio Doce por toda ajuda logística e por estarem sempre disponíveis para nos resgatar em nossos campos e ao IEF por conceder a licença para que essa pesquisa fosse realizada.

Aos meus queridos irmãos de laboratório, Glorinha, Maria Fernanda, Victor, Marília, Ello e Wilson, que eu tive o prazer de conhecer ao longo dessa jornada e sem os quais nenhuma parte desse trabalho seria possível. Me faltam palavras para descrever todos os momentos, campos, aventuras e imprevistos que resumem essa história, mas

sobram risadas sem dúvidas. Podem ter certeza que sempre levarei essas memórias com muito carinho. Aos alunos de iniciação científica, Thalita, Isabela, Filipe, Mari, Breno, Pedro e Bia, por toda ajuda, seja em campo ou em laboratório e aos que passaram e contribuíram de alguma forma para esse trabalho. Sou muito grata a toda ajuda, seja logística, seja carregando poita, torrando a cuca na beira dos lagos, ou levando picada de vespas, seja ajuda psicológica (foram muitas, risos), enfim o meu muito obrigada a todo esse laboratório lindo e família LEEIDSN!!!! A todos meus colegas do Biomas, por todos os momentos entre disciplinas e desabafos nos corredores ou nos bares (risos). E em especial a todas as mulheres cientistas incríveis do Biomas. Seguiremos na luta sempre!!! Resistiremos!!!!

À CAPES, CNPQ por financiarem esse projeto. E ao Programa de Pós-Graduação de Ecologia de Biomas Tropicais e todos os professores, técnicos, funcionários, em especial ao Rúbens pela paciência e prontidão para resolver todos os imprevistos. À UFOP, essa instituição maravilhosa que me abrigou e através da qual foi possível aprender tanto.

Aos membros da minha banca de dissertação, Paulo, Ludmila e Gisa e aos suplementes Luciana, Glorinha e Grazi, que aceitaram o convite e que sem dúvidas contribuirão muito para esse projeto!

Enfim, a todas as pessoas que não foram mencionadas, mas se fizeram presentes de alguma forma, por todos esses encontros, sou eternamente grata!!!

“Digo: o real não está na saída e nem na chegada:

Ele se dispõe para a gente é no meio da travessia”

Guimarães Rosa

## SUMÁRIO

<b>APRESENTAÇÃO GERAL .....</b>	<b>6</b>
Ecótonos Floresta-lago: conectividade .....	7
Área de estudo: Parque Estadual do Rio Doce .....	8
Riscos à biodiversidade aquática em período de mudança nos regimes pluviométricos .....	9
Objetivo e apresentação dos capítulos .....	11
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>13</b>
 <b>CAPÍTULO 1: CONEXÕES DA NATUREZA: A IMPORTÂNCIA DAS FLORESTAS PARA O ECOSISTEMA AQUÁTICO .....</b> 15	
<b>RESUMO .....</b>	<b>16</b>
<b>TEXTO PRINCIPAL .....</b>	<b>16</b>
Sistemas de lagos nas regiões temperadas .....	17
O que sabemos sobre os lagos tropicais? .....	17
Conexões entre florestas e lagos .....	18
Quais os principais fatores que afetam os ecótonos floresta-lago? .....	19
O efeito do impacto antrópico direto, somado aos efeitos de uma seca prolongada nas cadeias tróficas aquáticas .....	21
Qual mensagem levar para casa?.....	23
 <b>CAPÍTULO 2: FOREST-LAKE CONNECTIONS IN A TROPICAL FOREST..</b> 25	
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>26</b>
<b>METHODS .....</b>	<b>31</b>
<i>Study Area .....</i>	31
<i>Terrestrial invertebrates sampling .....</i>	33
<i>Lake measurements .....</i>	34
<i>Statistical Analyses.....</i>	34
<b>RESULTS .....</b>	<b>35</b>
<b>DISCUSSION .....</b>	<b>39</b>
<b>REFERENCES.....</b>	<b>44</b>
<b>SUPPLEMENTARY MATERIAL .....</b>	<b>51</b>
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS.....</b>	<b>54</b>

## **APRESENTAÇÃO GERAL**

Ecótonos, como primeiramente definido por Holland (1988), “*zonas de transição entre sistemas ecológicos adjacentes, com um conjunto de características únicas que são definidas pelas escalas de espaço e tempo e pela força das interações entre os sistemas ecológicos adjacentes*”. Clements em (1905), limitou essa definição considerando ecótono como uma zona de transição entre duas formações vegetativas. Essa definição, no entanto, vem ao longo dos anos sofrendo modificações buscando uma descrição mais precisa e abrangente como a proposta por Naiman & Decamps (1990) que assumiram ecótonos como zonas de transição ambiental que permitem a interação entre espécies dessas áreas adjacentes. Risser (1995), reforçando essa ideia, propõe o termo ecótono para uma área de transição entre dois sistemas ecológicos adjacentes, destacando a importância desses ambientes como intensificadores do movimento de materiais entre os ambientes, a capacidade de geração de produtos próprios, além de influenciar processos ecológicos. Kolassa e Zalewski (1995) demarcaram as denominações e conceitos por trás de todas as definições até então propostas e apontaram seus potenciais e inconsistências, onde estabeleceram um novo conceito no qual a dinâmica temporal do sistema é importante. Nesse novo conceito, ecótono pode ser fluido e transitório dependendo do tempo durante o qual as interações são observadas, como por exemplo as zonas de transição entre terra e água, que variam de acordo com estações, anos e décadas. Dessa forma ecótonos são zonas complexas de transição que afetam vários aspectos da ecologia local, como valores nas taxas de umidade, temperatura e taxa de sedimentação (Kolassa e Zalewski, 1995). Adicionalmente, Smith e colaboradores (1997) apontam esses ambientes como potenciais

para a especiação e, portanto, fundamentais para a manutenção da diversidade de florestas tropicais.

### **Ecótonos Floresta-lago: conectividade**

Ecótonos entre floresta e lagos são ambientes de grande conectividade dada pelo contínuo fluxo de matéria orgânica e inorgânica entre os ambientes, e por essas características são considerados como ambientes de grande diversidade biológica (Gregory *et al.*, 1991). Muitos estudos têm sido realizados sobre a contribuição das folhas, frutos, flores e madeira que caem das copas das árvores para os organismos de ambientes aquáticos e para ciclagem dos nutrientes (*e.g.* Gregory *et al.*, 1991; Hall *et al.*, 2000). Demonstrando que a alteração dos ambientes terrestres ecotonais causa uma mudança na estrutura dos ambientes aquáticos adjacentes (Young, 2000; Romanuk e Levings, 2003). Por exemplo, foi demonstrado que a redução de folhas de árvores caindo nos corpos d'água diminuem populações de organismos detritívoros, reduzindo as populações de presas terrestres e aquáticas disponíveis para alimentação de peixes (Wipfli, 1997).

O fluxo de invertebrados entre esses ambientes também é um importante subsídio para organismos terrestres e aquáticos. Devido à sua grande abundância e disponibilidade ao longo do ano, os invertebrados terrestres são um recurso alimentar de grande importância para organismos aquáticos (Wipfli *et al.*, 1997). A considerável diversidade dos insetos terrestres que vivem e forrageiam nos dosséis das árvores e caem acidentalmente nos cursos de água, representa grande parte da biomassa disponível para alimentação da comunidade aquática (Baxter *et al.*, 2004). De acordo com Baxter e colaboradores (2005), a diversidade e abundância dos insetos terrestres podem variar de acordo com a vegetação e estado de preservação do ecôtono. Esses autores encontraram uma maior diversidade de insetos em pontos onde os dosséis de árvores decíduas estão

mais próximos do lago. Nesse sistema, o aporte de invertebrados terrestres em lagos representa até 50% do recurso consumido anualmente por peixes (Baxter *et al.*, 2005). Além disso, Wipfli (1997) em um estudo em lagos no Alasca, aponta a importância dos invertebrados terrestres como recurso alimentício para salmonídeos juvenis.

### **Área de estudo: Parque Estadual do Rio Doce**

A Mata Atlântica é o domínio vegetal brasileiro que cobre toda costa leste do Brasil, mas que vem sofrendo severas modificações e perdas graduais de área original ao longo dos anos, tendo mais de 89% da sua área original sido substituída (Ribeiro *et al.*, 2009). Os 11% remanescentes estão localizados em sua maioria em grandes reservas e áreas de preservação nos estados de São Paulo, Rio de Janeiro e Minas Gerais, onde vivem aproximadamente 70% da população brasileira (Martinelli *et al.*, 2013). Estima-se que de 1 a 8% de toda biodiversidade terrestre esteja contida nos remanescentes de Mata Atlântica (Silva e Casteliti, 2003), estando por esse motivo na lista de áreas consideradas prioritárias para conservação da biodiversidade (Mittermeier *et al.*, 2004).

O Parque Estadual do Rio Doce - PERD ( $19^{\circ}30'S$ ,  $42^{\circ}25'W$ ), localizado nas cidades Marliéria, Timóteo e Dionísio, Minas Gerais (Brasil), é o maior remanescente de Mata Atlântica do estado e possui uma área de aproximadamente 36.000 hectares (FIGURA 1). A vegetação predominante é de floresta estacional semi-decidual de terras baixas. O clima dominante é tropical semi-úmido com estação chuvosa durante o verão e seca de 4 a 5 meses no inverno. A altitude do PERD varia de 236m a 515m e a precipitação média é de 1350mm a 1900mm (Álvares *et al.*, 2014). A região conta com aproximadamente 300 lagos, destes 40 estão dentro dos limites do parque (Latini *et al.*, 2004). Os lagos da região ocupam aproximadamente 10% da área total (Fonseca-Silva *et al.* 2018), se formaram a partir de atividades neotectônicas no período do Pleistoceno e

movimentos de placas tectônicas ao longo do médio Holoceno gerando falhas e a desconexão de braços do Rio Doce, dando origem ao atual sistema lacustre (Melo, 1997).

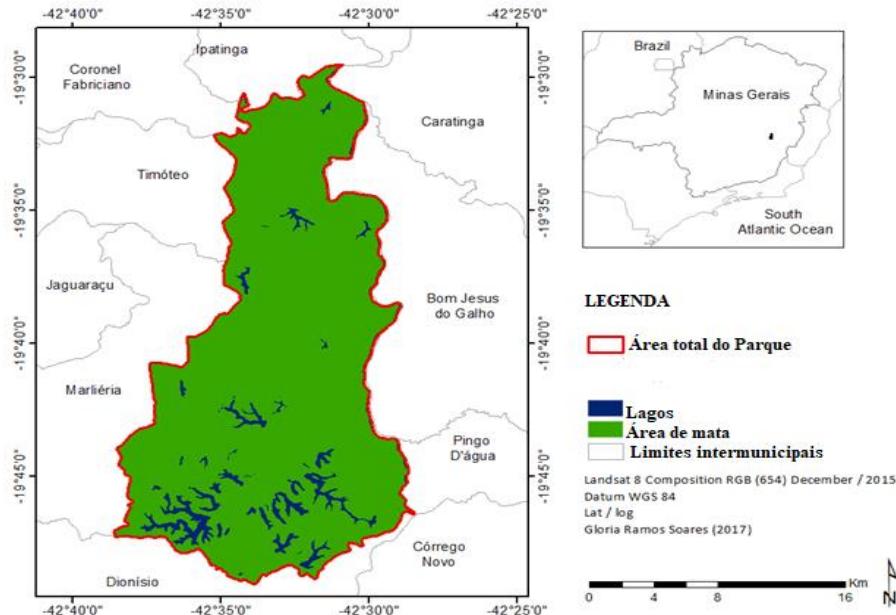


Figura 1: Mapa da Localização do Parque Estadual do Rio Doce (Soares, 2017).

### Riscos à biodiversidade aquática em período de mudança nos regimes pluviométricos

Um impacto recorrente em regiões de todo mundo é a introdução de espécies exóticas de peixes, considerada como um dos principais responsáveis pela perda de biodiversidade nesses ambientes (Latini e Pretere, 2004; Pinto-Coelho *et al.*, 2008; Fragoso-Moura *et al.*, 2014). A introdução e disseminação de espécies exóticas é tida como um dos grandes desastres ambientais e ecológicos, alterando comunidades terrestres e aquáticas em grande proporção nos mais diversos ecossistemas (Gurevitch e Padilla, 2004). Quando tratamos de ictiofauna, além de modificações nas condições ecológicas locais, como a alteração nas taxas de nascimento, crescimento e reprodução de espécies nativas, espécies exóticas de peixes ainda podem levar parasitas e doenças

para comunidade nativa (Mills *et al.*, 1993). Essas introduções podem ser motivadas por pesca esportiva, controle biológico e atividades econômicas e uma vez introduzidos, essas espécies tendem a se dispersar pelos canais e conexões entre ambientes aquáticos, e quando se estabilizam nos ambientes colonizados impulsionam a extinção de espécies nativas (Latini e Petrere, 2004).

De acordo com Byström e colaboradores (2007), quando uma espécie exótica ocupa alto nível trófico, como predadores de topo de cadeia, os efeitos da invasão sobre a comunidade são ainda mais intensos. Em seus estudos em lagos, Byströme e colaboradores perceberam que, ao aumentarem a taxa de predação do fitoplâncton (consumidor primário), a abundância de zooplâncton e macroinvertebrados tiveram considerável decréscimo. Assim, fica claro que as introduções de peixes predadores exóticos têm um influente "efeito cascata" nos diferentes níveis tróficos exercendo efeito até nos níveis mais basais.

A presença de espécies exóticas de peixes em lagos de áreas adjacentes ao PERD é documentada desde a década de 70. Devido à grande conectividade entre os lagos, nos períodos de alta pluviosidade, a colonização dessas espécies exóticas foi facilitada dentro dos limites do parque. Desde sua introdução, espécies exóticas são tidas como as responsáveis pela diminuição da diversidade da ictiofauna local (Fragoso-Moura, 2016). Estudos mostram que a maior diversidade de espécies nativas está em lagos onde não ocorreu a colonização de espécies exóticas (Latini e Petrere, 2004; Fragoso-Moura *et al.*, 2014).

Somado ao impacto das introduções de espécies exóticas de peixes, eventos de secas prolongadas tem alterado o volume e profundidade de coluna d'água dos lagos da região. Estudos batimétricos não publicados de Bezerra-Neto (2019), mostram que ao longo dos últimos anos, os níveis de água dos lagos diminuíram pelo menos quatro metros

(dados dos lagos Carioca e Dom helvécio). Além disso, a partir de imagens de satélite (Google Earth Pro) é possível ver o recuo dos lagos do PERD ao longo dos últimos 10 anos (Figura 2). Como consequência da falta de chuva, os lagos reduziram sua área de forma a se afastar da borda da mata adjacente, criando um ambiente transicional, predominantemente composto por arbustos e gramíneas (observações em campo). Alterando, assim o padrão de conectividade existente entre a floresta e os lagos.



Figura 2: Lago Gambazinho - PERD. Linhas amarelas mostram limites do perímetro do lago em 2009 e em vermelho o perímetro atual 2019.

### Objetivo e apresentação dos capítulos

Dessa forma, o presente trabalho objetiva o estudo da conectividade dos ambientes lacustres e terrestres sob a perspectiva do aporte de invertebrados terrestres nos lagos. A presente dissertação está dividida em dois capítulos. Capítulo I: **Conexões da natureza: a importância das florestas para os ecossistemas aquáticos**, foi submetido à revista de divulgação científica *Ciência Hoje*. O presente capítulo surgiu com a proposta de

aproximar o público fora da academia científica ao estudo ecológico, abordando a conectividade entre os ecótonos lago-floresta e as interações constantes entre esses ambientes. Um dos objetivos deste estudo é gerar um material para divulgação popular. Em um artigo muito pertinente, Schlesinge (2010), transmite o valor de se “traduzir a Ecologia” para que a população fique mais ciente de todas as contínuas mudanças ecossistêmicas por influência antrópica. E essa seria a mais provável ferramenta para remediar esses efeitos. Um dos apelos desse projeto é viabilizar a divulgação desse estudo para além dos ambientes universitários.

No Capítulo II: **Forest-Lake Connections in a Tropical Forest**, que será submetido à revista *Ecosystems*, abordamos o efeito do secamento dos lagos e o consequente recuo da floresta no aporte de invertebrados terrestres em lagos tropicais. Através da composição da comunidade de invertebrados aportados entre diferentes pontos de seis lagos tropicais, onde temos a formação de diferentes padrões de ecótonos, levamos em consideração a distância em metros dos lagos até a floresta.

## REFERÊNCIAS

- Alvares, C. A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M., & Sparovek, G. (2014). Köppen's Climate Classification Map For Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, Vol. 22, No. 6, 711–728.
- Baxter, C.V.; Fausch, K.D., Murakami, M. & Chapman, P.L., 2004. Nonnative Stream fish Invasion Restructures Stream And Forest Food Webs By Interrupting Reciprocal Prey Subsidies. *Ecology*, 85, 2656–2663
- Baxter, C. V., Fausch, K. D., and Saunders, W. C. , 2005. Tangled Webs: Reciprocal Flows Of Invertebrate Prey Link Streams And Riparian Zones. *Freshwater Biology* 50, 201–220
- Byström, P., Karlsson, J., Nilsson, P., Van Kooten, T., Ask, J. And Olofsson, F., (2007). Substitution Of Top Predators: Effects Of Pike Invasion In A Subarctic Lake. *Fresh. Biol.*, Vol. 52, No. 7, P. 1271-1280.
- Fragoso-Moura, E.N.; Oporto, L.T.; Maia-BarbosaB, P.M.; And Barbosa, F. A. R. (2016) Loss Of Biodiversity In A Conservation Unit Of The Brazilian Atlantic Forest: The Effect Of Introducing Non-Native Fish Species. *Braz. J. Biol.*, 2016, Vol. 76, No. 1, Pp. 18-27.
- Gregory, S.V., Swanson, F.J., McKee, A., Cummins, K.W., 1991. An Ecosystem Perspective Of Riparian Zones—Focus On Links Between Land And Water. *Bioscience* 41, 540–551.
- Gurevitch, J. and Padilla, D.K. (2004) Are Invasive Species A Major Cause Of Extinctions? *Trends. Ecol. Evol.* 19, 470–474
- Hall, R. O.; Wallace, J.B., Eggert, S.L. (2000) Organic Matter flow In Stream Food Webs With Reduced Detrital Resource Base. *Ecology* 81:3445–63.
- Latini, A.O. And Petrere Junior, M., 2004. Reduction Of A Native Fish Fauna By Alien Species: An Example From Brazilian Freshwater Tropical Lakes. *Fisheries Management And Ecology*, Vol.11, No.2, Pp.71-79.
- Latini, A.O. et al .Alien Fishes In Lakes Of The Doce River Basin (Brazil): Range, New Occurrences And Conservation Of Native Communities Lundiana 5(2):135-142, 2004 Instituto De Ciências Biológicas - UFMG ISSN 1676-6180
- Martinelli, G., Valente, A.S.M., Maurenza, D., et al., 2013. Avaliação De Risco De Extinção De Espécies Da Flora Brasileira. In: Martinelli, G., Moraes, M.A. (Eds.), Livro

Vermelho Da Flora Do Brasil. CNC Flora, Jardim Botânico Do Rio De Janeiro, Rio De Janeiro, Pp. 60–84.

Mittermeier, R.A., Robles, G.P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamorex, J., Fonseca, G.A.B., 2004. Hotspots Revisited. The Chicago University Press.

Naiman, R.J., Décamps, H. 1990. Ecology And Management Of Aquatic Terrestrial Ecotones. UNESCO, Parthenon Publishing Group. Paris, Carnforth (UK).

Risser, P.G., (1995). The Status Of The Science Examining Ecotones. Bioscience, Vol. 45, No. 5. (May, 1995), Pp. 318-325.

Pinto-Coelho, R.M., Bezerra-Neto, J.F., Miranda, F., Mota, T.G., Resck, R., Santos, A.M., Maia-Barbosa, P.M., Mello, N.A.S.T., Marques, M.M., Campos, M.O. And Barbosa, F.A., 2008. The Inverted Cascade In Tropical Plankton Communities: Impacts Of Exotic Fish In Middle Rio Doce Lake District, Minas Gerais, Brazil. Brazilian Journal Of Biology. Revista Brasileira De Biologia, Vol. 68, No. 4, Suppl., Pp. 1025- 1037.

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. Biol. Conserv. 142, 1141–1153.

Schlesinger, W. H. 2010. Translational Ecology . SCIENCE VOL 329: 6 AUGUST 2010.

Smith, T.B., Wayne, R.K., Girman, D.J. & Bruford, M.W. (1997) A Role For Ecotones In Generating Rainforest Biodiversity. Science, 276, 1855-1857.

Wipfli, M. S., 1997. Terrestrial Invertebrates as Salmonid Prey And Nitrogen Sources In Streams: Contrasting Old Growth And Young Growth Riparian Forests In Southeastern Alaska, U.S.A. Canadian Journal Of Fisheries And Aquatic Sciences 54, 1259–1269. Doi:10.1139/CJFAS-54-6-1259

Young, K. A. 2000. Riparian Zone Management In The Pacific Northwest: Who's Cutting What? Env. Mgmt. 26: 131D144.

## CAPÍTULO 1: CONEXÕES DA NATUREZA: A IMPORTÂNCIA DAS FLORESTAS PARA O ECOSSISTEMA AQUÁTICO

Bárbara Martins Dolabela<sup>1</sup>; Fernanda Vieira da Costa<sup>1</sup>; Victor Diniz Pinto<sup>2</sup>; Ralph Gruppi Thomé<sup>3</sup>; José Fernandes Bezerra Neto<sup>4</sup>; Sérvio Pontes Ribeiro<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Universidade Federal de Ouro Preto

<sup>2</sup> Universidade Federal de Viçosa

<sup>3</sup> Universidade Federal de São João Del-Rei

<sup>4</sup> Universidade Federal de Minas Gerais



Figura 1: Mirante Parque Estadual do Rio Doce. Foto: Victor Pinto Diniz

## **RESUMO**

O fluxo de energia entre ambientes terrestres e lacustres é constante. As pesquisas aqui apresentadas mostram que o aporte de insetos terrestres em lagos da Mata Atlântica é fundamental para a sobrevivência de toda rede trófica presente no ecossistema aquático. Porém, uma seca prolongada, somada à introdução de espécies exóticas de peixes podem comprometer a viabilidade de diversas espécies nativas.

## **TEXTO PRINCIPAL**

Cada organismo, por menor que seja, desempenha um papel de vital importância para a manutenção e funcionamento dos ecossistemas, sejam estes ambientes terrestres ou aquáticos. De fato, é comum nos ser apresentado cada ecossistema separadamente como se coubessem dentro de uma caixa imaginária. Porém, essa separação não representa a realidade na natureza. As interações biológicas entre organismos não se limitam às caixas imaginárias que propomos para os ambientes mais óbvios, tal como a água e a terra. Ecossistemas aquáticos e terrestres estão intimamente ligados uns aos outros pelos seus ecótonos, ou zonas de transição entre a terra e a água, de forma que alterações em um dos habitats pode acarretar consequências severas para ambos. Como exemplo, os lagos e florestas adjacentes possuem grande conectividade entre si, promovendo um constante fluxo de materiais orgânicos (ex: insetos, folhas, troncos de árvores, frutos) e inorgânicos (ex: nutrientes, sais minerais, elementos químicos). Alterações ambientais de origem natural ou antrópica podem afetar a dinâmica de matéria e energia entre terra e água, impactando todo o funcionamento desses sistemas. Portanto, o entendimento da ecologia nos ecótonos é de suma importância para a criação de

estratégias de manejo para mitigar os efeitos consorciados de impactos diretos e mudanças climáticas sobre os ecossistemas.

### **Sistemas de lagos nas regiões temperadas**

A alta conectividade e interdependência dos ecossistemas aquáticos e terrestres adjacentes é um padrão que ocorre tanto em ambientes tropicais, quanto temperados. Grande parte dos lagos do planeta - aproximadamente 90% - são de origem glacial (pelo derretimento de geleiras) e estes, em sua maioria, estão presentes nas regiões temperadas ou isolados em grandes altitudes. Na Rússia por exemplo, encontra-se o lago mais volumoso e profundo do mundo, o Baikal, que contém 23% de toda água potável disponível para consumo. Já o maior sistema lacustre do mundo está localizado na fronteira dos Estados Unidos com o Canadá, sendo composto por quatro lagos que reúnem 21% de todo volume de água doce do nosso planeta. De fato, muitos estudos realizados em florestas temperadas evidenciam a importância da floresta contígua a lagos para a alimentação de organismos aquáticos. Por exemplo, estudos realizados na Alemanha mostram que insetos terrestres chegam a representar 84% do consumo anual de peixes do lago Große Vätersee.

### **O que sabemos sobre os lagos tropicais?**

Os lagos tropicais em sua maioria são originados pela desconexão de rios com sua foz. Cerca de 10% do volume de lagos do mundo encontra-se na região tropical. No Brasil, a maioria dos lagos são formados a partir da grande hidrodinâmica dos rios de grande e médio porte. Como consequência, os maiores sistemas lacustres brasileiros se

encontram na bacia Amazônica, e no Pantanal na bacia do Prata, e a bacia do Rio Doce em Minas Gerais.

A bacia do Médio Rio Doce contém aproximadamente 260 lagos que surgiram devido à atividade neotectônica cerca de 10.000 anos atrás. Esse movimento tectônico, recente numa perspectiva evolutiva, resultou em uma planificação do relevo e uma consequente mudança no curso do Rio Doce, deixando alguns de seus afluentes abandonados, formando um importante complexo de lagos rodeado por florestas. Parte desse grande complexo lacustre e suas matas remanescentes estão localizados dentro do Parque Estadual do Rio Doce (PERD), uma das mais importantes Unidades de Conservação do Brasil, localizada na porção média da Bacia, região Leste do Estado de Minas Gerais.

Por abrigar uma extensa área preservada de Mata Atlântica (aproximadamente 36.000 hectares) e uma abundância de recursos hídricos fundamentais para manutenção da biodiversidade, o PERD integra a Lista de Zonas Úmidas de Importância Internacional, o que concede ao Parque um status de área prioritária para a conservação. Entretanto, nos últimos anos, têm ocorrido um aumento das atividades antrópicas da região, tais como a introdução de monoculturas de eucalipto, agropecuária, forte pressão de queimadas na região e expansão das cidades, gerando uma alta demanda por pesquisa científica e educação ambiental na região.

## **Conexões entre florestas e lagos**

Estudos recentes mostraram uma diversidade considerável de artrópodes terrestres que vivem e forrageiam nos dosséis das florestas em ecótonos, caem accidentalmente nos cursos de água, representando um importante recurso alimentício para a fauna aquática.

Além de ser uma fonte contínua e abundante de alimento, esses artrópodes terrestres suprem a demanda por alimento dos peixes, especialmente em períodos chuvosos onde há menor densidade e disponibilidade de presas aquáticas, como macroinvertebrados. Sabe-se por exemplo, que alguns peixes nativos presentes em lagos no PERD, tais como os lambaris, têm os insetos terrestres como principal recurso alimentício. Nas redes tróficas dos lagos, os lambaris servem de comida para peixes piscívoros, como traíras e peixes-cachorro. Assim, a proximidade física terra-água parece essencial para a diversidade limnológica. Mas o ecótono floresta-lago depende da profundidade dos lagos, podendo ser perdido em períodos de seca prolongada, com sérias consequências para todo o ecossistema.

### **Quais os principais fatores que afetam os ecótonos floresta-lago?**

Insetos de dossel são os grandes representantes da diversidade terrestre, e quando caem acidentalmente em lagos são recursos fundamentais para a alimentação de peixes. Dessa forma, a proximidade da floresta com o lago afeta diretamente o fluxo de insetos que caem nos lagos. É o que tentam mostrar alguns estudos em andamento no PERD. Qual a influência da distância floresta-lago na abundância e diversidade de artrópodes terrestres que caem nos lagos? Dados parciais apontam que, de fato, à medida que o lago se distancia da floresta em períodos de longa estiagem, há um menor aporte de insetos terrestres no sistema aquático.



Figura 2: Lago Carioca - PERD. Foto: Bárbara Dolabela

A verdade é que os lagos tropicais vêm sofrendo impactos decorrentes das mudanças nos períodos das chuvas devido às mudanças climáticas. Temos observado no médio Rio Doce uma diminuição da pluviosidade, que tem ocasionado uma considerável redução do volume e abastecimento dos lagos da região. Observações de campo estimam que nos últimos cinco anos o Lago Carioca – um dos principais lagos do PERD - perdeu quase 60% de seu volume de água original. A nossa preocupação para o futuro é que com a retração desses lagos a conexão floresta-lago fique cada vez mais comprometida, e consequentemente vamos observar um impacto direto na fauna aquática e em toda a cadeia trófica que se segue.

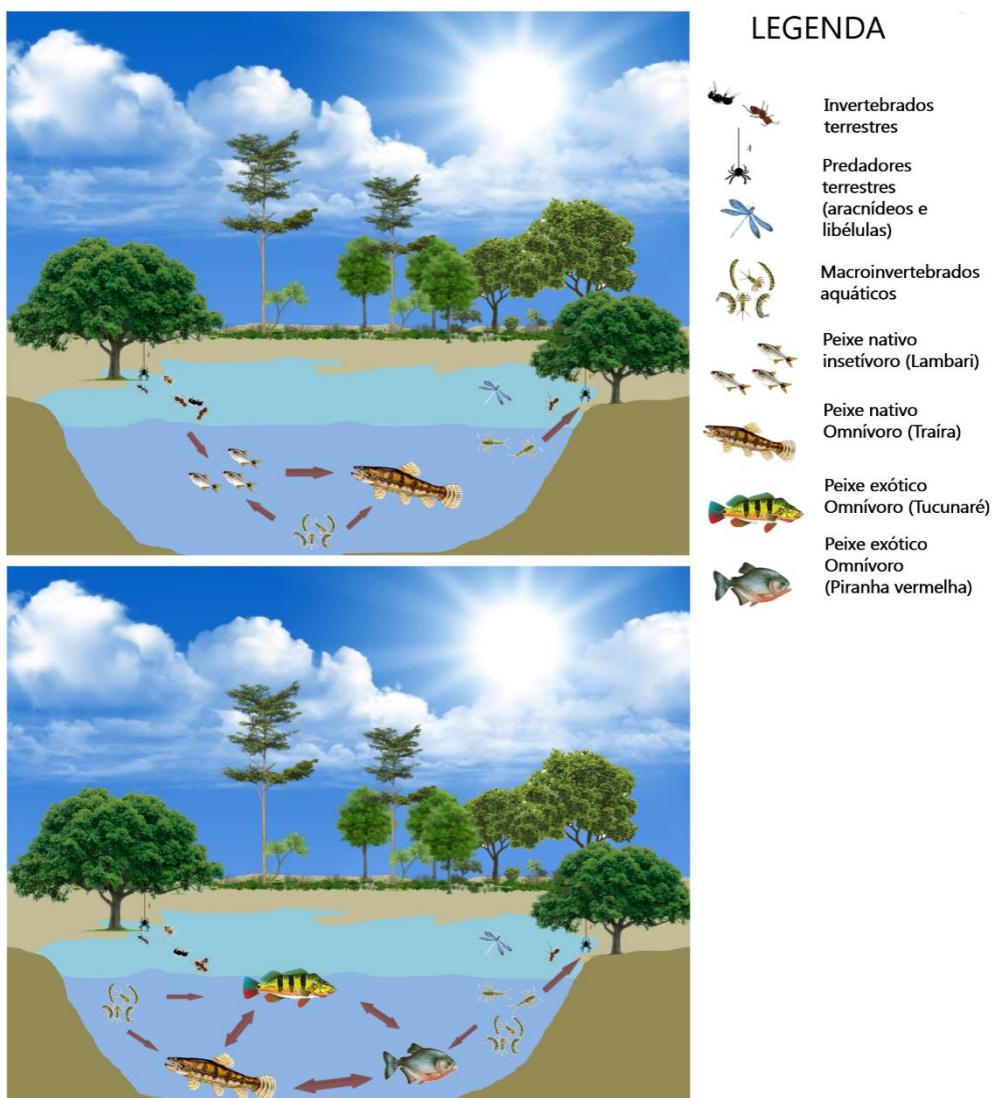


Figura 3: Esquema de redes tróficas em lagos da Mata Atlântica. No primeiro cenário, observamos a importância dos insetos terrestres como fonte de alimentação para os peixes nativos. As setas indicam a direção em que a energia flui no sistema, ou seja, de presa para predador. Já no segundo cenário, com a introdução de espécies exóticas de peixes - tucunaré e piranha-vermelha – é possível notar uma sobrecarga na predação de macroinvertebrados aquáticos e espécies de peixes nativas. Note que a introdução causou a extinção de uma espécie nativa de peixe, o lambari-dourado. Créditos da Imagem: Glória Ramos

**O efeito do impacto antrópico direto, somado aos efeitos de uma seca prolongada nas cadeias tróficas aquáticas**

A introdução de espécies exóticas de peixes altera fortemente a dinâmica alimentar dos peixes nativos. Na década de 70, houve a introdução de piranha, tucunaré, cará-preto e cará da Amazônia nos lagos do médio rio Doce, todos predadores agressivos e oriundos de outras bacias hidrográficas. Desde então, registrou-se a perda de mais de metade da biodiversidade da ictiofauna nativa, provavelmente devido à escassez e competição por alimento, ou meramente por predação. As piranhas, em especial, aumentaram substancialmente suas populações em todos os lagos em que foi introduzida a partir da segunda década do Sec. XXI, forçando a interdição de várias áreas para natação e outras formas de lazer. Não se sabe a causa desse aumento, mas ele acontece associado ao início de um período extremamente seco que se iniciou em 2013.



Figura 4: Lago Gambazinho – PERD Foto: Victor Diniz

Considerando que a alimentação de uma parcela substancial de peixes depende da queda de insetos da floresta sobre os lagos, e que a seca aumentou em vários metros a extensão de solo exposto separando a floresta da água, fica claro o risco de colapso

ecossistêmico ligado às redes alimentares dependentes dos peixes. Os lagos diminuíram até quatro metros de profundidade, que em alguns lagos resultou em 121 metros de praias. Há evidências de que a diminuição da oferta de artrópodes tenha feito espécies generalistas de peixes se voltarem para a alimentação piscívora, ou em aumento na pressão sobre as espécies de invertebrados aquáticos. Da mesma forma, impactos em lagos também podem repercutir no ambiente terrestre adjacente. Por exemplo, o aumento da pressão sobre as populações de macroinvertebrados aquáticos pode afetar aqueles grupos que tem reprodução tipo explosiva, com grandes revoadas de adultos em época fértil, que são uma importante fonte de alimentação para predadores terrestres como, aranhas, lagartos, morcegos e aves. Ou seja, o lago também é uma fonte de grande biomassa que retroalimenta a floresta, e que pode vir a escassear nos anos que virão se esse cenário perdurar.

### **Qual mensagem levar para casa?**

Esse cenário nos alerta para uma sequência de fatos com causas e consequências severas para o ecótono floresta-lago e as interações que se estabelecem nesse habitat e das quais dependem esse ecossistema complexo. Primeiro, sabemos que a retração dos lagos por perda de volume de água, devido às mudanças climáticas, aumenta a distância da água com a floresta, diminuindo o aporte de matéria orgânica e inorgânica nos mesmos. Segundo, a introdução de espécies exóticas de peixes aumenta a competição por recurso e rompe vários elos da rede trófica *invertebrados - peixes nativos*. Sem a floresta perto, nossos dados apontam que haverá menos insetos terrestres no sistema aquático, aumenta-se a pressão de predação sobre as populações de insetos aquáticos para alimentação, resultando em efeitos em cascatas com consequências desconhecidas. Por

fim, podemos prever como a conexão floresta-lago pode influenciar diretamente na biodiversidade local e indiretamente na saúde ambiental e provisão de serviços ecossistêmicos para a sociedade.

## CAPÍTULO 2: FOREST-LAKE CONNECTIONS IN A TROPICAL FOREST

Research Article

### FOREST-LAKE ECOTONES IN A TROPICAL FOREST: TERRESTRIAL INVERTEBRATES AS CONNECTORS OF ENERGY FLUX

Forest-lake connections in a tropical forest

Bárbara Martins Dolabela<sup>1,2\*</sup>, Fernanda Vieira da Costa<sup>2</sup>, Victor Diniz Pinto<sup>3</sup>, Isabela Lopes<sup>1</sup>, José Fernandes Bezerra-Neto<sup>4</sup>, Francisco Antônio Rodrigues Barbosa<sup>4</sup>, Sérvio Pontes Ribeiro<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratório de Ecohealth, Ecologia de Insetos de Dossel e Sucessão Natural, Instituto de Ciências Exatas e Biológicas, Universidade Federal de Ouro Preto, Campus Morro do Cruzeiro, Minas Gerais, Brazil.

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, Minas Gerais, Brazil.

<sup>3</sup> Departamento de Biologia Geral, Programa de Pós Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa – MG, Brazil

<sup>4</sup> Departamento de Genética, Ecologia e Evolução, Programa de Pós Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte-MG, Brazil

*\*Corresponding author: Bárbara Dolabela, Laboratório de Ecohealth, Ecologia de Insetos de Dossel, e Sucessão Natural, Instituto de Ciências Exatas e Biológicas, Universidade Federal de Ouro Preto, Campus Morro do Cruzeiro, Minas Gerais, Brazil.*  
*Email: barbara.dolabela@gmail.com*

### **Author Contribution Statement**

BMD, FVC, VDP and SPR designed the study. BMD performed the research. BMD and FVC analyzed the data. BMD, FVC, VDP, IL and SPR conceived the study and contributed to the methods and manuscript writing. BMD and FVC wrote the paper. SPR, FARB and JFBN contributed to the manuscript writing and corrections.

### **ABSTRACT**

The cross-boundary ecotone between tropical forest-lake composes a strictly interconnection of ecosystems, wherein the flux of organisms is abundant and constant. The flux of terrestrial invertebrates into lakes represents an outstanding food subsid for the aquatic fauna. However, there is still little quantitative information on forest contribution in terms of invertebrates' inputs into tropical lacustrine systems and the factors controlling this flux. This study aimed to evaluate the contribution of terrestrial invertebrates' intake into tropical lakes. We hypothesized that forest-lake distance and lake perimeter-to-area ratio will affect invertebrates' inputs into lakes. Thus, we expected that (i) species richness, abundance, and invertebrates' biomass intake into lakes will be negatively affected by forest-lake distance; (ii) beta-diversity of invertebrates would change across ecotonal transitions; and that (iii) invertebrates' abundance and diversity will increase in function of lake perimeter-to-area ratio. To do so, we assessed

invertebrates inputs in six tropical lakes located at Brazilian Atlantic Forest, considering forest-lake distance and lake perimeter-to-area ratio. As expected, lake-forest distance negatively affected invertebrates biomass input, but not abundance. Invertebrates order richness was higher in shorter ecotones, and the invertebrates order dissimilarity increased with lake-forest distances. We estimated that an average of 21 tons of terrestrial invertebrates fall annually into the studied lakes, representing a massive flux of energy and food resource for the aquatic ecosystems. Finally, this study provide evidence that forest-lake distance creates an environment inhabited for different invertebrate fauna, compromising invertebrates' biomass inputs into lake that can further impact aquatic and terrestrial trophic webs dynamic.

**KEYWORDS:** Atlantic rainforest; beta-diversity; brought-low canopy; insect dispersion; insect biomass tropical lakes;

## HIGHLIGHTS

Forest and canopy invertebrates constitute an outstanding source of energy for the aquatic ecosystems.

Forest-lake distance is an important predictor of invertebrates' biomass input into lakes.

Terrestrial invertebrates' communities are as dissimilar as forests-lake distances.

## INTRODUCTION

The degree of connection between distinct ecosystems is fundamental to the flow of matter and energy (Yarrow and Marín 2007). Forest-lake ecotones are strikingly connected environments wherein the continuum flux of organic and inorganic matter is constant (Baxter and others 2005; Hoekman and others 2012). For that reason, they encompass a great biological diversity and support various ecosystem functions, as nutrient cycling and energy flux (Gregory and others 2006). The connections of these ecotones are influenced by forest and lake dynamics, besides the surrounding environmental characteristics, as the type and extent of exposed soil (Dreyer and others 2012), or the proximity of the canopy to the water, a trait usually common in tropical shores, described as brough-low canopies (Lourenço and others 2019). These forest-lake ecotones may act as environmental filters that mediate organisms movement, ultimately affecting the energy flux between terrestrial and aquatic ecosystems (Risser 1995; Albacete and others 2020). Moreover, the dynamics across these ecosystems may depend on the temporal and spatial dynamics of lakes and forests (Kolasa and Zalewski 1995). Even though there are considerable data on ecosystems connectivity, rare are the attempts to describe the factors controlling forest contribution in invertebrates' inputs into tropical lacustrine systems.

Organic matter inputs falling into aquatic ecosystems are fundamental resources for their productivity (Wallace 1997). For instance, the reduction of litter inputs on aquatic environments has major impacts on forest-streams trophic dynamics (Roon and others 2018). Likewise, there is a considerable diversity of terrestrial invertebrates living and foraging in forest canopies that accidentally fall into aquatic habitats when dispersing (Wipfli 1997). This organic input represents a substantial portion of available biomass that can be used as food resource by the aquatic fauna (Baxter and others 2004). However,

the configuration of ecotones' surroundings directly affect the terrestrial-aquatic flux of organic matter, including the terrestrial fauna (Little and Altermatt 2018). Estimations of ecotonal organisms' exchange without taking into account the degree of connectivity and constant energy flux between adjacent habitats, limit our understanding of the spatial and temporal processes that operate in ecosystem functioning (Gratton and others 2008).

Ecotone vegetation structure and its state of preservation may influence the diversity and abundance of terrestrial invertebrates (Baxter and others 2005; Coelho and Ribeiro 2006). For instance, changes in leaf litter production in ecotones' soil limit the abundance of detritivores macroinvertebrates, reducing aquatic and terrestrial invertebrates populations size and, thus, the availability of prey for fishes (Wipfli 1997). Similarly, changes in ecotone vegetation composition and canopy structure has also been demonstrated to have strong influence on invertebrate abundance, reflecting on aquatic productivity of the adjacent food web (Allan and others 2003a). Recent evidence have shown that trees growing bent towards the lake waters define a particular type of canopy, so called brought-low canopy, which may influence insect distribution and abundance (Campos and others 2006a; Carvalho 2013). Thus, it is estimated that invertebrate inputs can represent up to 50% of the resource consumed annually by the aquatic fauna, affecting their trophic web (Takimoto and others 2002). As follows, the diversity and complexity of this aquatic food web is expected to be as higher as is lake proximity to the adjacent forest's canopies (Nakano and others 1999; Nakano and Murakami 2002; Dreyer and others 2012).

Considering the influence of climate in regulating ecosystem dynamics (e.g. Menezes and others 2019), and given the current climatic scenario marked by severe droughts, tropical lakes may be subjected to intense retraction and soil exposure (Marengo and others 2010). Additionally, changes in precipitation regimes negatively

affects water balance (i.e. higher evapotranspiration than precipitation) decreasing lakes volume (Brasil and others 2016). There are remarkable evidences that long periods of droughts cause the decrease of water volume in tropical lakes (Gagliardi and others 2019; Menezes and others 2019), creating a natural succession on their margins, typically composed by grasses and shrubs (Brooks and others 2012). Invertebrates abundance and richness are expected to decline accordingly to vegetation type (Baxter et al., 2005; Greene et al., 2008; Nakano et al., 1999). Likewise, invertebrates community composition are expected to change with vegetation spatial structure (Allan and others 2003b; Tews and others 2004; Greene and others 2008).

The perimeter per area ratio (P/A ratio) is one of the main predictors of allochthonous material input into a recipient habitat, being commonly used as predictor of arthropod abundance in islands (Polis and Hurd 1996). As follows small lakes are expected to receive greater invertebrate abundance since it has high edge to area ratio (Greene and others 2008).

With this in mind, we aimed at assessing forest contribution in terms of terrestrial invertebrates' inputs into lakes. In order to do so, we studied six tropical lakes inserted into a matrix of preserved Atlantic Forest. We hypothesized that forest-lake distance and lake perimeter-to-area ratio will affect invertebrates' inputs into lakes. Hence, we expected that the lake-forest distance negatively affects the (i) abundance and biomass of terrestrial invertebrates' inputs into lakes, as well as (ii) alpha-diversity of invertebrates' communities across ecotonal surface and finally (iii) invertebrates abundance and diversity will increase in function of lake perimeter-to-area ratio.

## METHODS

### Study Area

We conduct this study in the Rio Doce State Park (PERD in Portuguese acronym), located in Minas Gerais state, Southeastern, Brazil ( $19^{\circ} 30'S$ ;  $42^{\circ} 25'W$ ). The PERD comprises the biggest Atlantic Forest remnant of the state, with an area of approximately 36.000 hectares (Figure 1).

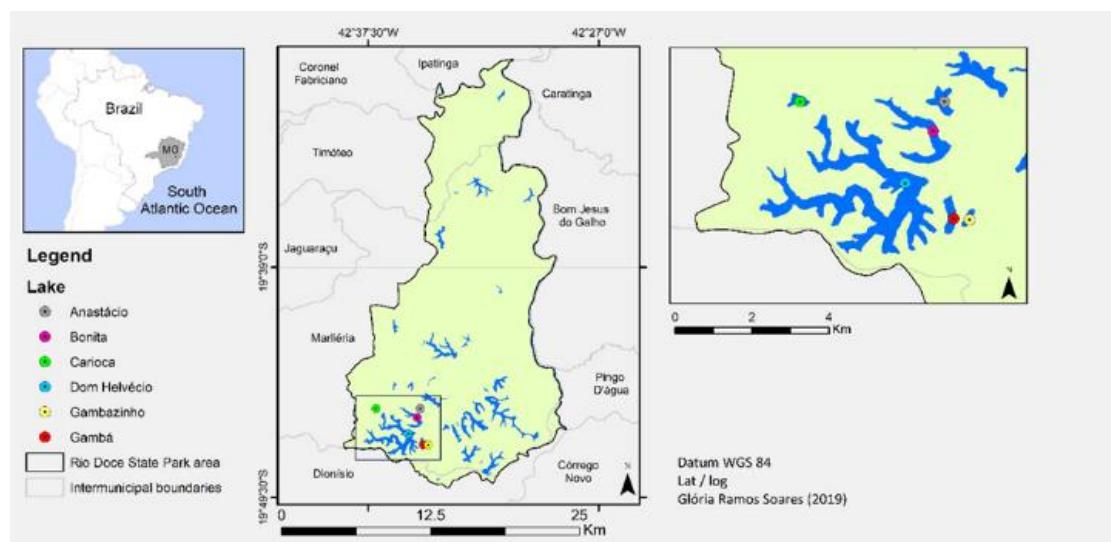


Figure 1: Rio Doce State Park area, evidencing the six studied lakes located at the Atlantic Forest, Southeastern, Brazil.

The predominant vegetation is semideciduous seasonal forest, composed mainly by secondary vegetation surrounded by small portions of primary forest, varying from dense forests to dense savannas (Silva 2001). The palynomorphs encompass five distinct vegetation structure (i.e., swamp, cerrado, Atlantic Forest, gallery forest and altitudinal forest), that experienced continuous historical changes from fluvial to lake ecosystems (Fonseca-Silva and others 2019). The native Atlantic Forest in this region is mainly composed by typical families of seasonal semideciduous forests, with the predominance

of Fabaceae, Myrtaceae, Lauraceae and Rubiaceae species (França and Stehmann 2013). The local climate is hot tropical and semi-humid, with well-defined rainy season that goes from October to April, and dry season between May and September (Alvares and others 2013). The region has approximately 300 lakes, of which 42 are within the Park limits (Latini and Petrere 2004; Maillard and others 2012). Stratigraphic analyzes performed in PERD lakes characterized a significant event of alluvial and colluvial sedimentation dated from the Holocene (~ 10 thousand years ago), which was responsible for headwaters and river valleys embedding (Mello and others 2003).

The present study is part of a long-term ecological research, linked to the International LTER Network (Barbosa and others 2004). We selected six lakes - Anastácio, Bonita, Carioca, Dom Helvécio, Gambá, and Gambazinho. The selected lakes differ in many physical-chemical characteristics, including their shape, area and perimeter (Table 1). A severe rainfall reduction in 2012-2014 caused an extensive reduction in water volume in these lakes (Gagliardi and others 2019). By accessing the region climatologic normal data (IMENP) we were able to compare the average annual rainfall during the last years (2010-2018) to provide inferences on the effect of climate on lakes configuration (S1).

Lake	Area (m <sup>2</sup> )	Perimeter (m)
Anastácio	225,775	2,684
Bonita	678,600	8,253
Carioca	116,040	1,623
Dom Helvécio	4,078,166	36,172
Gamba	191,983	2,414
Gambazinho	74,531	1,266

*Table 1: Main characteristic of studied lakes in Rio Doce State Park, southeastern Brazil.*

### *Terrestrial invertebrates sampling*

To verify the effect of forest-lake distance on terrestrial invertebrates that input into lakes, we chose three sampling points per lake, that differed in terms of lake-forest distance near, intermediate and far from forest border. We used floating Pane traps, to capture arthropods inputs into the lakes. Each sampling point consisted of three floating Pane traps, formed by three attached white rectangular plastic pans (53.2 cm length x 37.3 cm weight x 8.6 cm height) (S2), containing a small amount of water and a commercial soap as a surfactant to aid in trapping organisms. These triple traps were anchored close to the lake border and recycling plastic bottles were attached to each trap, to keep them floating with the aid of cable ties.

We performed three samplings campaigns throughout the year of 2018 (March, July and December) in order to capture the maximum diversity and abundance of invertebrates. In each sampling campaign, we selected three different sampling points per lake in order to fully represent lake margin; points were far way by at least 50 meters. We arbitrarily selected the points in order to represent the ecotones heterogeneity all over lake perimeter, wherein we measured the horizontal distance between forest border (i.e., nearest canopy) to the lake margin. At the end of the study, we achieved 54 independent sampled units (6 lakes x 3 points per lake x 3 sampling campaigns).

All traps remained in the field for 48 hours. After this period, each trap content was sieved through a mesh filter and stored in 90% ethanol. Invertebrate samples were taken to the laboratory and processed. We performed their identification up to the lowest taxonomical level, with the aid of specific identification keys, i.e., for Formicidae we used Baccaro and others (2015) and for the other groups, we used Triplehorn and Johnson (2011). We excluded from analyses aquatic stages of macroinvertebrate species occasionally registered, as our focus was on terrestrial allochthonous invertebrate prey.

After selecting invertebrates' taxa, we dried the arthropods in lab oven at 70 °C for 24 h.

Due to great taxa diversity found in our study we were just able to classify the invertebrates down to order for Diptera and family to the others. We measured the biomass index of each group / pan trap content in a Semi-micro balance Marte AUW220D (Precision balance => 0.00001 g), and then the dry weight of each taxon individually.

#### *Lake measurements*

To access lake P/A ratio we measured the perimeter and area of the six studied lakes with the aid of Google Earth Pro (Version 7.3.2.5776, 64-bit).

#### *Statistical Analyses*

To test the influence of forest-lake distance and perimeter-to-area ratio (predictor variables) on invertebrate richness and biomass (response variables) falling into the lakes we performed Generalized Linear Models (GLM) with negative binomial distribution (Crawley 2013). Likewise, to test if forest-lake distance (predictor variable) influenced invertebrates' order and family richness (response variables) we also performed GLM with negative binomial distribution.

We achieved alpha (diversity at lake points), beta (dissimilarity of communities among lakes) and gamma (total diversity of studied lakes) diversity measurements using the multiplicative partitioning approach, following the formula  $\beta = \gamma / \alpha$  (Whittaker, 1960). To assess which mechanisms explain species dissimilarities across ecotones we decomposed the beta-diversity into turnover (which represents species replacement across space) and nestedness (i.e., when species from one place represent a subset of distinct communities) components, using Sørensen ( $\beta_{SOR}$ ) and Simpson ( $\beta_{SIM}$ ) indices proposed by Baselga (2010). To understand which scale better contributes for the global diversity, we decomposed the beta-diversity into alpha component, which is the richness in each point inside a lake; beta-1 that represents the dissimilarity within each lake; and

beta-2, which indicates the dissimilarity among lakes. Alfa and beta-diversity analysis and beta-diversity decomposition were performed for invertebrates' order and family separately.

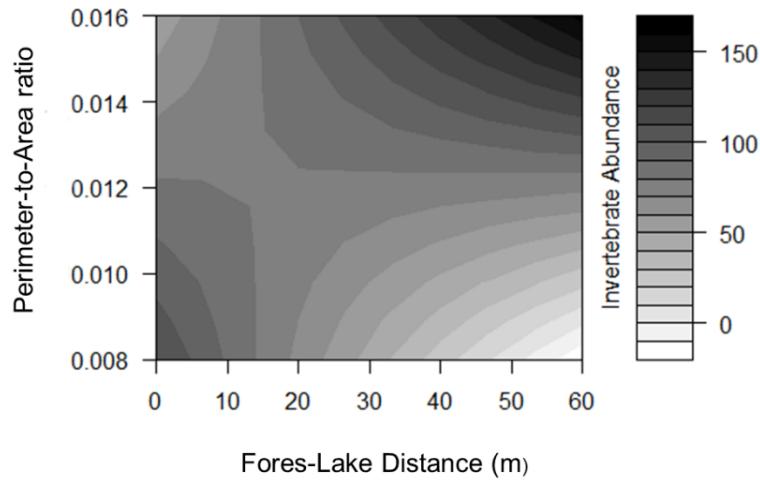
## RESULTS

We collected a total of 4,241 terrestrial invertebrates, grouped in 11 orders and 60 families. The most abundant groups were Diptera (n=3,292), Arachnida (n=455), and Hymenoptera (n=210), respectively. The higher taxa biomass was represented by Arachnida (1.199,  $0.0249 \pm 0.0408$ ; mean  $\pm$  SD), Orthoptera (0.440,  $0.0163 \pm 0.0208$ ; mean  $\pm$  SD), and Hymenoptera (0.405,  $0.0048 \pm 0.0069$ ; mean  $\pm$  SD), respectively (Table 2).

TAXON	ABUNDANCE	BIOMASS (g)
Arachnida	455 ( $9,510 \pm 7,823$ )	1.199 ( $0,0249 \pm 0,0408$ )
Blattaria	11 ( $1 \pm 0$ )	0.003 ( $0,0008 \pm 0,0008$ )
Coleoptera	37 ( $2,466 \pm 1,505$ )	0.125 ( $0,0083 \pm 0,0146$ )
Diptera	3292 ( $55.8 \pm 55,784$ )	0.391 ( $0,0091 \pm 0,0124$ )
Embioptera	22 ( $1,692 \pm 2,213$ )	0.005 ( $0,0004 \pm 0,0008$ )
Hemiptera	108 ( $5,902 \pm 7,020$ )	0.088 ( $0,0021 \pm 0,0024$ )
Hymenoptera	210 ( $4,465 \pm 3,607$ )	0.405 ( $0,0048 \pm 0,0069$ )
Isoptera	9 ( $2,25 \pm 1,892$ )	0.004 ( $0,001 \pm 0,0006$ )
Lepidoptera	12 ( $1,090 \pm 0,301$ )	0.394 ( $0,0358 \pm 0,0242$ )
Odonata	29 ( $1,308 \pm 0,804$ )	0.538 ( $0,0256 \pm 0,0369$ )
Orthoptera	32 ( $3.269 \pm 5,119$ )	0.440 ( $0,0163 \pm 0,0208$ )

*Table 2: Arthropods' abundance and biomass sampled in the studies lakes southeaster Brazil. Abundance and Biomass (mean  $\pm$  SD).*

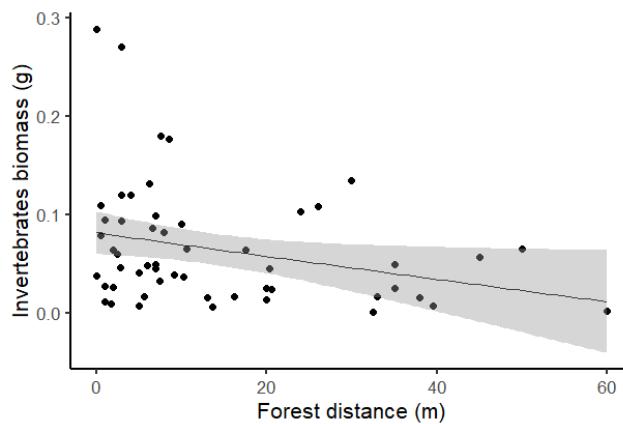
Forest-lake distance and P/A ratio did not influence invertebrate abundance, but the interaction between them affected invertebrates' abundance (Table 3). This synergistic effect likely indicates that the effect of distance will depend on lake shape and size. It seems that higher abundances are expected to occur in two types of landscape configuration: lakes with shorter ecotones and lower P/A ratio (i.e., more elongated ones), or in lakes with larger ecotones, but narrow shaped (Fig. 2). Furthermore, invertebrates' biomass decreased with forest-lake distance, as expected (Fig. 3). Nonetheless, P/A ratio and the interaction between distance and P/A ratio had no effect on biomass (Table 3).



*Figure 2: The synergistic effect of perimeter-to-area ratio and forest lake distance on invertebrate abundance.*

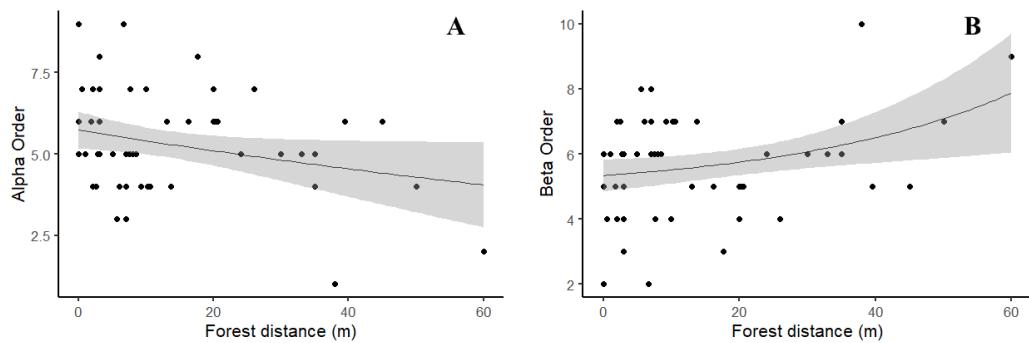
<b>Response Variable</b>	<b>Explanatory Variable</b>	<b>d.f.</b>	<b>Deviance</b>	<b>Residual d.f.</b>	<b>Residual Deviance</b>	<b>P(&gt;Chi)</b>
<b>Abundance</b>	Distance	1	0.0382	51	61.383	0.845
	P/A ratio	1	0.0757	50	61.307	0.783
	Distance*P/A ratio	<b>1</b>	<b>3.6887</b>	<b>49</b>	<b>57.619</b>	<b>0.054</b>
<b>Biomass</b>	Distance	<b>1</b>	<b>0.0154</b>	<b>52</b>	<b>0.1803</b>	<b>0.043</b>
	P/A ratio	1	0.0001	51	0.1802	0.830
	Distance*P/A ratio	1	0.001	50	0.1791	0.582
Alpha <i>Order</i>	Distance	<b>1</b>	<b>25.12</b>	<b>52</b>	<b>4.3802</b>	<b>0.041</b>
Alpha <i>Order</i>	P/A ratio	1	0.0098	51	25.11	0.884
Alpha <i>Family</i>	Distance	1	0.00605	51	67.24	0.805
Alpha <i>Family</i>	P/A ratio	1	0.5284	50	66.712	0.467
Beta <i>Order</i>	Distance	<b>1</b>	<b>9.7667</b>	<b>51</b>	<b>115.78</b>	<b>0.045</b>
Beta <i>Order</i>	P/A ratio	1	0.0981	50	115.68	0.837
Beta <i>Family</i>	Distance	1	51.426	51	3335.8	0.383
Beta <i>Family</i>	P/A ratio	1	10.518	50	0.1582	0.692

*Table 3: Deviance analyses of the complete GLM models with negative binomial distribution evaluating the effect of lake-forest distance (Distance), the suited lake, and perimeter-to-area ratio (P/A ratio) on the response variables. Numbers in bold represent significant differences.*

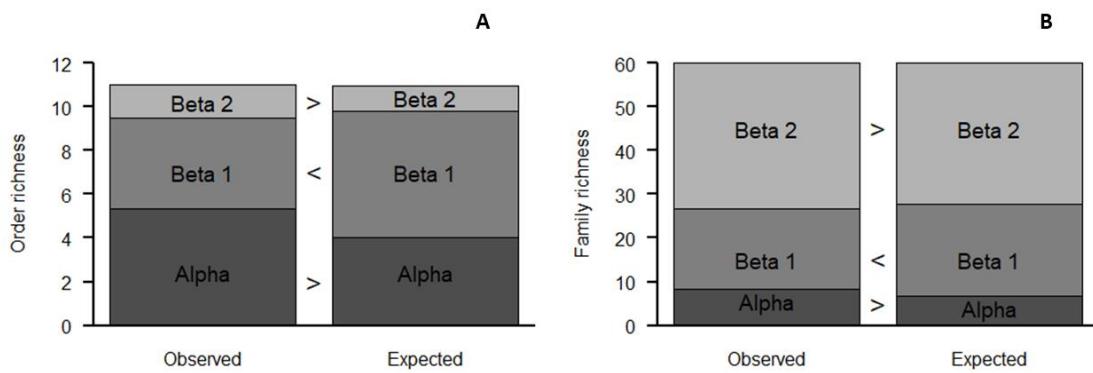


*Figure 3: The negative effect of forest-lake distance on Invertebrates biomass (g).*

The alpha-diversity of invertebrate order was negatively affected by forest-lake distance (Fig. 4A), but suffered no effect of P/A ratio. As expected, the beta-diversity (order) increased with forest-lake distance (Fig. 4B), but was not influenced by P/A ratio. In addition, forest-lake distance and P/A ratio have no effect either on invertebrates' family alpha-diversity, nor beta-diversity (Table 3).



*Figure 4: The negative effect of forest-lake distance on alpha-diversity of invertebrates' order (A) and the positive effect of forest-lake distance on the beta-diversity of invertebrates' order (B).*



*Figure 5: Differences between observed and expected alpha (local/lake richness), beta 1-diversity (differences among points within the same lake) and beta 2 (differences among distinct lakes).*

By decomposing the beta-diversity of invertebrates' order ( $\text{Beta}_{\text{So}}$ ), we recorded that the turnover of orders ( $\text{Beta}_{\text{Sim}}$ ) was responsible for 89% of the spatial dissimilarity across the ecotones, while nestedness ( $\text{Beta}_{\text{SNE}}$ ) explained only 11% of it. Likewise, the dissimilarity of families across the ecotones was mainly explained by turnover (93%), rather than by nestedness (3%). Furthermore, we observed that the greater dissimilarity of invertebrates' order and family occurred among points inside the same lake ( $\text{Beta1}$ ), followed by among lakes ( $\text{Beta2}$ ) (Fig. 5A-B).

## DISCUSSION

Our findings provide relevant insights on the flux of organisms between terrestrial and aquatic ecosystems. As expected, the forest proximity shows to be an important driver for invertebrates' biomass inputs into lake. Invertebrates richness also show greater values were forest are next to lake. Further, invertebrates' community composition shows

high differentiation comparing points where forest is far or nearby the lake. Together these results reinforce the degree of connectivity between cross-boundaries ecosystems.

Our results indicate that invertebrates' biomass inputs into the lakes is as great as forest proximity. Although invertebrates size may suggest insignificant biomass values, they play central role on carbon nutrient cycling (Yang and Gratton 2014) representing important food subside to aquatic fauna (Gratton and others 2008; Dreyer and others 2012). A previous study performed in the same studied lacustrine system indicates ants (Hymenoptera) as a major subside (around 93% of all terrestrial invertebrates), consumed by *Astyanax intermedius*, an insectivorous native fish (Lucas 2015). Although in our study, ants represented only 13% of terrestrial invertebrate captured, we expect that it might be compromised with drought aggravation, since the lake shore has been progressively moving away from the forest border. There are a significant abundance of ants on tree crows of the brough-low canopies, present in the ecotone (Campos and others 2006b) that nowadays might be falling on dry ground and no longer on water as it used to (see Lucas 2015).

Invertebrates abundance is not influenced by forest-lake proximity. Greene and collaborators (2008) found a significant effect of forest developmental stage on invertebrates' abundance, with lower abundance in late-successional forest when compared to earlier-successional one. However, some lakes ecotones are characterized by late succession vegetation, where the lake dried the adjacent system enters in an early herbaceous successional process, which may affect directly the abundance of some invertebrates' taxa close to the water. Arachnida represented the greater biomass and the second most abundant recorded in this study, its abundance have been recognized in many studies to be related to aquatic-terrestrial ecotones (Juen and Traugott 2004; Iwata 2007; Muff and others 2009). As predators, they are considered an important element shaping

invertebrate communities, since they are linked to many food webs, which qualify them as good predictors of invertebrate diversity (Štokmane and Spungis 2016).

Our study points out that forest distance will affect differently invertebrates' falling into lakes depending on lake morphometry. The degree of connectivity in a habitat boundaries depend on several factors (e.g. habitat geometry and area, organism mobility) that mediate the trophic connectivity (Huxel and Polis 2013). A major determinant to inputs into a recipient is the ratio of "edge to interior" (Polis and others 1997). Greater P/A ratio in ours study is represented by small, elongated lakes, that seems to be more affected by forest-lake distance in terms of invertebrates' inputs into lake.

We observed that lakes with higher amount of exposed soil supported lower alpha diversity (order), showing however no effect on family alpha diversity. It seems that at order level invertebrates encompass greater differences (e.g. ability to fly, which allow some invertebrate groups to explore extensive areas) when comparing distinct families within the same order, which may explain why families do not change over the ecotone space. As follows, it is likely that some environment attributes (e.g. soil exposure, sun radiance) have greater effect constraining different orders occurrence, but not families. Organisms dispersal through forest-lake ecotones also depends on several landscape attributes, such as the degree of connection between adjacent habitats, and even organisms mobility (Polis and others 1997). In this matter, ours findings are in concordance with other studies that found greater invertebrates richness in more forested areas, when compared to exposed ones (Antoniazzi and others 2019; Macedo-Reis and others 2019).

The invertebrate community composition in our study, present greater dissimilarities in areas where the forest is more distant from a lake when compared with the close ones. We think that those areas represent different spatial mosaic with different

patches (e.g. vegetation cover and relative temperature) that may prevent some invertebrate taxa establishment. For example, some studies have reported a decrease in beetle diversity accordingly to forest type, and maximum temperature (Littlefair and others 2018). Since these new ecotone formations soil are regularly exposed to intense solar irradiation it is expected to have higher maximum temperature compared to forest interior, which may have further effect on invertebrates' community settlement. Since it is widely recognized that plant species and forest type influence terrestrial invertebrate communities (Allan and others 2003a; Greene and others 2008; Little and Altermatt 2018) our results lead us to think that in long term this increased spatial dissimilarity according to ecotones development might have sharply effect on lake-forest connections.

We have found that the regional diversity of order is mainly due to the turnover of orders among points within the same lake (i.e., beta-1), than among lakes (beta-2). This local spatial effect probably reflects the strong heterogeneity in ecotones extension within the same lake. Differences among lakes are mainly promoted by lake area and perimeter, forest slope height, margin development index and vegetation structure. Thus, the extension of ecotone seems to be determinant for invertebrate order, which reflects the importance of forest proximity to the lake to the exchanges across habitats. Similarly, turnover also seems to be the driver of regional diversity for invertebrates' family, being however, greater among lakes (beta-2) than among points in the same lake (beta-1) (Fig 5).

Our findings add evidence on the importance of terrestrial invertebrates linking cross-boundaries ecosystems, representing a great resource available for the aquatic trophic web and ecosystem functioning. Indeed, per year we have an average of 21.25 tons of invertebrate falling per lake in the studied site (S3). The observed evidence on how ecotone extension affects the flux of organisms between forests and lakes, lead us to

pay attention on the possible natural and/or human-made disturbance alter this landscape configuration. In fact, the studied lakes lost 12% of surface area in the last 10 years (S4), an incredibly high number. Studies showing cross-boundary disturbances echoing through aquatic-terrestrial environments and its effects on the continuous flux of energy are overlooked, in any system. As far as we acknowledge, our study is the first to define a dimension to this connection, indicating the central role of terrestrial invertebrates in linking contrasting ecosystems. Therefore, we accomplish that anthropogenic impacts that directly and/or indirectly may lead to disconnection of adjacent ecosystems may compromise the whole trophic-web dynamics and ecosystem functioning.

### **Acknowledgments**

Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG), and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for financial support; Instituto Estadual de Florestas (IEF) and Parque Estadual do Rio Doce (PERD) staff for logistical provision. The authors also thank the project Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD-CNPq/UFMG) for the support. SPR, BMD thanks CNPq for scholarship funding, as well FVC and VDP thank CAPES. All authors are grateful to Ralph G. Thomé, Ludmilla Brighenti, and Paulo Pompeu for their valuable theoretical contribution to this manuscript.

## REFERENCES

- Albacete S, Mac Nally R, Carles-Tolrá M, Domènec M, Vives E, Espadaler X, Pujadé-Villar J, Serra A, Maceda-Veiga A. 2020. Stream distance and vegetation structure are among the major factors affecting various groups of arthropods in non-riparian chestnut forests. *For Ecol Manage* 460:117860.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117860>
- Allan JD, Wipfli MS, Caouette JP, Prussian A, Rodgers J. 2003a. Influence of streamside vegetation on inputs of terrestrial invertebrates to salmonid food webs. *Can J Fish Aquat Sci* 60:309–20.
- Allan JD, Wipfli MS, Caouette JP, Prussian A, Rodgers J. 2003b. Influence of streamside vegetation on inputs of terrestrial invertebrates to salmonid food webs. *Can J Fish Aquat Sci* 60:309–20.  
<http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/f03-019>
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, De Moraes Gonçalves JL, Sparovek G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–28.
- Antoniazzi R, Garro RNSL, Dátilo W, Ribeiro SP, Neves FS. 2019. Ant species richness and interactions in canopies of two distinct successional stages in a tropical dry forest. *Sci Nat* 106.
- Baccaro FB, Feitosa RM, Fernandez F, Fernandes IO, Izzo ThJ, Souza JLP de, Solar R. 2015. Formiga:guia para gênero dos Brasil.
- Barbosa FAR, Scarano FR, Sabará MG, Esteves FA. 2004. Brazilian LTER: Ecosystem and biodiversity information in support of decision-making. *Environ Monit Assess* 90:121–33.

Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob Ecol Biogeogr* 19:134–43.

Baxter C V., Fausch KD, Murakami M, Chapman PL. 2004. Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology* 85:2656–63.

Baxter C V., Fausch KD, Saunders WC. 2005. Tangled webs: Reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshw Biol* 50:201–20.

Brasil J, Attayde JL, Vasconcelos FR, Dantas DDF, Huszar VLM. 2016. Drought-induced water-level reduction favors cyanobacteria blooms in tropical shallow lakes. *Hydrobiologia* 770:145–64.

Brooks RT, Nislow KH, Lowe WH, Wilson MK, King DI. 2012. Forest succession and terrestrial-aquatic biodiversity in small forested watersheds: A review of principles, relationships and implications for management. *Forestry* 85:315–27.

Campos RI, Scares JP, Martins RP, Ribeiro SP. 2006a. Effect of habitat structure on ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) associated to two pioneer tree species. *Sociobiology* 47:721–38.

Campos RI, Vasconcelos HL, Ribeiro SP, Neves FS, Soares JP. 2006b. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography (Cop)* 29:442–50.

Carvalho RL. 2013. Efeito de habitat e planta hospedeira na fauna de insetos de vida livre em espécies arbóreas florestais, com ênfase em insetos herbívoros.

Coelho IR, Ribeiro SP. 2006. Environment Heterogeneity and Seasonal Effects in Ground-Dwelling Ant (Hymenoptera: Formicidae) Assemblages in the Parque

Estadual do Rio Doce, MG, Brazil. *Neotrop Entomol* 35:19–29.

Crawley MJ. 2013. *The R book*. Second Edi. (Crawley MJ, editor.). United Kingdom: Wiley

Dreyer J, Hoekman D, Gratton C. 2012. Lake-derived midges increase abundance of shoreline terrestrial arthropods via multiple trophic pathways. *Oikos* 121:252–8.

Fonseca-Silva FM, Carvalho M de A, Ribeiro SP. 2019. Palynological evidence of vegetation change during the last 10,000 years in the mid-valley of the Rio Doce, Brazil. *Acta Bot Brasilica* 33:29–38.

França GS, Stehmann JR. 2013. Florística e estrutura do componente arbóreo de remanescentes de Mata Atlântica do médio rio Doce, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguesia* 64:607–24.

Gagliardi LM, Brightenti LS, Staehr PA, Barbosa FAR, Bezerra-Neto JF. 2019. Reduced Rainfall Increases Metabolic Rates in Upper Mixed Layers of Tropical Lakes. *Ecosystems* 22:1406–23.

Gratton C, Donaldson J, Zanden MJ Vander. 2008. Ecosystem Linkages Between Lakes and the Surrounding Terrestrial Landscape in Northeast Iceland. *Ecosystems* 11:764–74. <http://link.springer.com/10.1007/s10021-008-9158-8>

Greene BT, Lowe WH, Likens GE. 2008. Forest succession and prey availability influence the strength and scale of terrestrial-aquatic linkages in a headwater salamander system. *Freshw Biol* 53:2234–43.

Gregory S V., Swanson FJ, McKee WA, Cummins KW. 2006. An Ecosystem Perspective of Riparian Zones. *Bioscience* 41:540–51.

Hoekman D, Bartrons M, Gratton C. 2012. Ecosystem linkages revealed by

experimental lake-derived isotope signal in heathland food webs. *Oecologia* 170:735–43.

Huxel GR, Polis GA. 2013. Food Webs. *Encycl Biodivers* Second Ed:497–510.

Iwata T. 2007. Linking stream habitats and spider distribution: Spatial variations in trophic transfer across a forest-stream boundary. *Ecol Res* 22:619–28.

Juen A, Traugott M. 2004. Spatial distribution of epigaeic predators in a small field in relation to season and surrounding crops. *Agric Ecosyst Environ* 103:613–20.

Kolasa J, Zalewski M. 1995. Notes on ectone attributes and functions. *Hydrobiologia* 303:1–7.

Latini AO, Petrere M. 2004. Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fish Manag Ecol* 11:71–9.  
<http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2400.2003.00372.x>

Little CJ, Altermatt F. 2018. Landscape configuration alters spatial arrangement of terrestrial-aquatic subsidies in headwater streams. *Landsc Ecol* 33:1519–31.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-018-0678-0>

Littlefair JE, Sing K, Lee Y, Gan H, Clare EL, Wilson J. 2018. Temporal changes in arthropod activity in tropical anthropogenic forests. :1–8.

Lourenço GM, Soares GR, Santos TP, Dátillo W, Freitas AVL, Ribeiro SP. 2019. Equal but different: Natural ecotones are dissimilar to anthropic edges. *PLoS One* 14:1–18.

Lucas CCT. 2015. Dieta De Peixes Nativos E Não Nativos Na Região Litorânea De Duas Lagoas Do Médio Rio Doce – Mg.

Macedo-Reis LE, Quesada M, de Siqueira Neves F. 2019. Forest cover drives insect guild diversity at different landscape scales in tropical dry forests. *For Ecol Manage* 443:36–42. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.007>

Maillard P, Otvio M, Pires Luis CH. 2012. Remote Sensing for Mapping and Monitoring Wetlands and Small Lakes in Southeast Brazil. *Remote Sens Planet Earth.*

Marengo JA, Ambrizzi T, da Rocha RP, Alves LM, Cuadra S V., Valverde MC, Torres RR, Santos DC, Ferraz SET. 2010. Future change of climate in South America in the late twenty-first century: Intercomparison of scenarios from three regional climate models. *Clim Dyn* 35:1089–113.

Mello CL, Suguio K, Sarges RR. 2003. Idade De Formação Do Sistema De Lagos Do Médio Vale Do Rio Doce (Holoceno, Mi- Nas Gerais, Sudeste Do Brasil). II Congr sobre Planeam e Gestão das Zo Costeiras dos Países Expressão Port.

Menezes RF, Attayde JL, Kosten S, Lacerot G, e Souza LC, Costa LS, da S. L. Sternberg L, dos Santos AC, de Medeiros Rodrigues M, Jeppesen E. 2019. Differences in food webs and trophic states of Brazilian tropical humid and semi-arid shallow lakes: implications of climate change. *Hydrobiologia* 829:95–111.

Muff P, Kropf C, Frick H, Nentwig W, Schmidt-Entling MH. 2009. Co-existence of divergent communities at natural boundaries: Spider (Arachnida: Araneae) diversity across an alpine timberline. *Insect Conserv Divers* 2:36–44.

Nakano S, Miyasaka H, Kuhara N. 1999. Terrestrial - Aquatic Linkages: Riparian Arthropod Inputs Alter Trophic Cascades in a Stream Food Web. *Ecology* 80:2435–41.

- Nakano S, Murakami M. 2002. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proc Natl Acad Sci* 98:166–70.
- Polis GA, Anderson WB, Holt RD. 1997. TOWARD AN INTEGRATION OF LANDSCAPE AND FOOD WEB ECOLOGY: The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annu Rev Ecol Syst* 28:289–316.  
<http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>
- Polis GA, Hurd SD. 1996. Linking marine and terrestrial food webs: Allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *Am Nat* 147:396–423.
- R. H. Whittaker. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr* 30:279–338.
- Risser PG. 1995. The status of the science examining ecotones. *Bioscience* 45:318–25.  
<http://www.jstor.org/stable/10.2307/1312492>
- Roon DA, Wipfli MS, Kruse JJ. 2018. Riparian defoliation by the invasive green alder sawfly influences terrestrial prey subsidies to salmon streams. *Ecol Freshw Fish* 27:963–75.
- Silva LV da C e. 2001. Plano de Manejo Parque Estadual do Rio Doce - Diagnóstico da cobertura vegetal Contribuição ao Plano de Manejo. Proj Doces Matas Leonardo.
- Štokmane M, Spuņģis V. 2016. The influence of vegetation structure on spider species richness, diversity and community organization in the apšuciems calcareous fen, Latvia. *Anim Biodivers Conserv* 39:221–36.
- Takimoto, G., Iwata, T., and Murakami M. 2002. Seasonal subsidy stabilizes food web dynamics : Balance. *Ecol Monogr*.

Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F.

2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr* 31:79–92.

<https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>

Triplehorn, C.A. & Johnson, N.F. 2011. Estudo dos insetos: tradução da 7<sup>a</sup> edição de Borror and DeLong's introduction to the study of insects. São Paulo, Cengage Learning, 809p.

Wallace JB. 1997. Multiple Trophic Levels of a Forest Stream Linked to Terrestrial Litter Inputs. *Science* (80- ) 277:102–4.

<http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.277.5322.102>

Wipfli MS. 1997. Terrestrial invertebrates as salmonid prey and nitrogen sources in streams: contrasting old-growth and young-growth riparian forests in southeastern Alaska, U.S.A. *Can J Fish Aquat Sci* 54:1259–69.

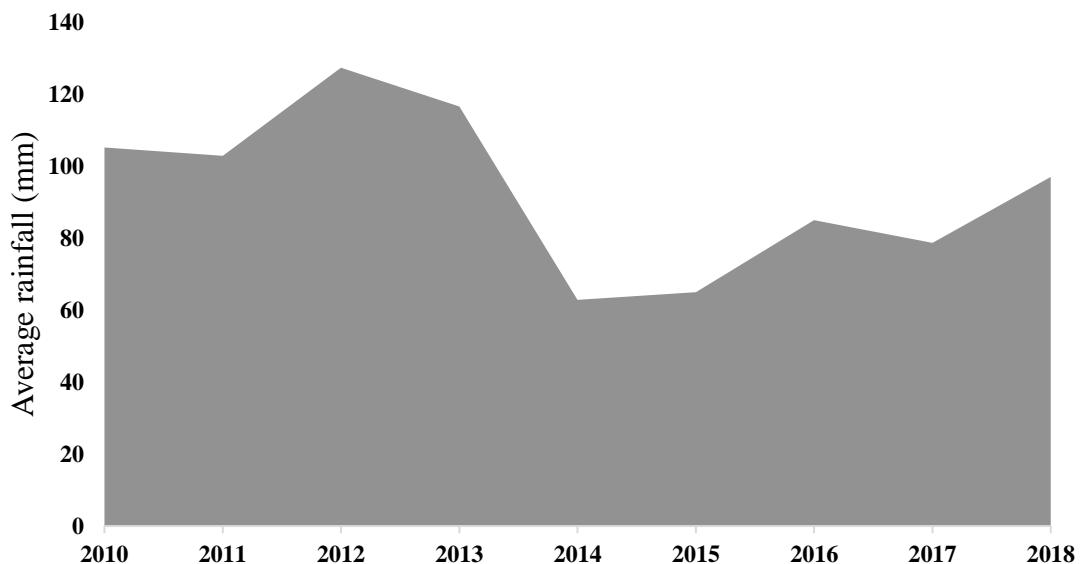
<http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/f97-034>

Yang LH, Gratton C. 2014. Insects as drivers of ecosystem processes. *Curr Opin Insect Sci* 2:26–32. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cois.2014.06.004>

Yarrow MM, Marín VH. 2007. Toward conceptual cohesiveness: A historical analysis of the theory and utility of ecological boundaries and transition zones. *Ecosystems* 10:462–76.

## Supplementary Material

### S1: Average annual rainfall at Caratinga station Southeastern Brazil.



S1: Average annual rainfall (mm) collected from a local weather station (Caratinga City, Minas Gerais, Brazil -  $19^{\circ} 73' S$ ,  $-42^{\circ} 13' O$ ), evidencing the reduction on rainfall regime during 2012 – 2014 years (BDMEP – INMET).

### S2 Triple-pan trap



S2: Scheme of a triple pane trap placed in Gambazinho lake margin in Rio Doce State Park, Southeaster, Brazil.

### **S3 Invertebrates annual biomass budget into PERD lakes.**

<b>Lake</b>	<b>Invertebrates' annual biomass</b>
Anastácio	2.6 tons
Bonita	14 tons
Carioca	24 tons
Dom Helvécio	83 tons
Gamba	2.6 tons
Gambazinho	1.3 tons

S3: Estimated annual invertebrates' biomass budget in lakes in tons. we were able to estimate the annual contribution of terrestrial invertebrates by the formula: (Annual biomass of lake X) = ((Captured biomass) x (Lake area m<sup>2</sup>) x (365 days)) / ((number of days sampled per year) x (total area sampled per collection)).

### **S4 Lake surface area loss**

<b>LAKE</b>	<b>LOST AREA 2009 -2019</b>
Anastácio	12%
Bonita	23%
Carioca	9%
Dom Helvécio	11%
Gamba	14%
Gambazinho	15%

Table 4: By returning to a past version of the map view by Google Earth Pro we able to achieve the shore development over 10 years (2009-2019), evidencing that lakes experienced an average lost area of  $171.863 \pm 207.781 \pm \text{SD}$ . Bonita was the lake with

greater area loss and the six lakes loss an average area of 14% of the prior area (2009), Rio Doce State Park, Brazil.

## S5 Invertebrates' taxa captured in PERD

---

TAXON	FAMILY	ABUNDANCE
Diptera	Chironomidae	2378
	Not Identified	914
	Anyphaenidae	1
	Araneidae	9
	Ixodidae	5
	Linyphiidae	191
Arachnida	Lycosidae	20
	Philodromidae	1
	Pisauridae	108
	Salticidae	3
	Tetragnathidae	91
	Theridiidae	26
	Aradidae	3
	Belastomatidae	6
	Cicadelidae	6
	Coreidae	1
	Corizidae	2
	Delphacidae	7
	Elotrichidae	1
Hemiptera	Gelastocoridae	1
	Gerridae	20
	Helotrichidae	7
	Membracidae	3
	Pleidae	2
	Ploiairiidae	2
	Scutelleridae	1
	Veliidae	46
	Anthribidae	2
	Buprestidae	3
	Carabidae	1
Coleoptera	Cleridae	1
	Crysomelidae	14
	Curculionidae	5
	Dermestidae	1

---

	Dysticidae	2
	Erotylidae	1
	Gyrinidae	1
	Hydrophilidae	1
	Noteridae	2
	Tenebridae	3
<hr/>		
	Acredidae	4
	Gryllidae	23
Orthoptera	Gryllotalpidae	30
	Ommexechidae	1
	Tettigoniidae	1
<hr/>		
Lepidoptera	Nymphalidae	11
	Blaberidae	5
Blattaria	Polyphagidae	6
<hr/>		
Isoptera	Rhinotemnitidae	6
	Termitidae	3
<hr/>		
	Aeshnidae	2
	Cordulegastridae	1
Odonata	Corduliidae	1
	Libellulidae	4
	Plastysticidae	13
<hr/>		
Ixiodida	Ixodidae	36
<hr/>		
Hymenoptera	Formicidae	195
	Vespidae	15

S5: Invretebrates Order and Family captured in PERD lakes.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

Nesse estudo foi possível constatar o dinamismo entre os ecótonos floresta-lago.

A redução de área/volume dos lagos do PERD está criando um ecótono com uma

diferente composição vegetal que pode alterar as condições bióticas e abióticas do local, agindo como um filtro ambiental que impede o estabelecimento e dispersão de certos táxons de invertebrados terrestres. De fato, tivemos maior riqueza de ordem de invertebrados terrestres em ecótonos onde a floresta estava mais próxima dos lagos. Constatamos ainda que existe uma maior dissimilaridade da comunidade de invertebrados terrestres entre ecótonos quando a floresta está mais distante dos lagos se comparados aos mais próximos.

Além disso, conseguimos mostrar a partir de imagens de satélite a grande perda de área de superfície de lago ao longo de 10 anos. Essa alteração da área/volume dos lagos nos últimos anos tende a se agravar cada vez mais com as crescentes secas e alterações dos ciclos fluviais, devido às alterações na pluviosidade regional dadas pelas mudanças climáticas.

O próximo passo é tentar entender qual a influência da redução de área/volume dos lagos na comunidade aquática já impactada com a introdução de espécies exóticas de peixes (piranha vermelha e tucunaré). Uma vez que a distância entre floresta e lago está cada vez maior, nos perguntamos qual a influência desse afastamento para a ictiofauna, onde temos como consequência direta a mudança na comunidade de invertebrados terrestres, tida como importante fonte de alimentação para a comunidade de peixes. Qual a influência dessas introduções na comunidade nativa e qual o papel dos invertebrados terrestres aportados para comunidade aquática em lagos que sofrem esse impacto? Para tal, já temos coletas de quatro campanhas de estômagos de peixes, onde já concluímos as análises preliminares de itens alimentares de estômagos de traíra (*Hoplias sp.*) em lagos com e sem a introdução de espécies exóticas. Com isso, buscamos delimitar as conexões

entre os ambientes, mostrando a importância do estudo abordando conectividade de ambientes terrestres e aquáticos.

Portanto, essa dissertação traz duas principais contribuições: (1) traz uma nova perspectiva para conectividade entre ecossistemas terrestres e aquáticos, tendo como principais agentes os invertebrados terrestres; (2) e mostra como a redução do volume/área de lagos tropicais afeta a composição da comunidade de invertebrados terrestres de ecótonos floresta-lago.