



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

CENTRO DE BIOCIÊNCIAS

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

DÉBORA GÊNESIS DA SILVA

**USO DOS NEMATOIDES DO SOLO NA AVALIAÇÃO DA REGENERAÇÃO EM
FLORESTA SECUNDÁRIA DA CAATINGA APÓS AGRICULTURA DE CORTE-E-
QUEIMA**

Recife

2025

DÉBORA GÊNESIS DA SILVA

**USO DOS NEMATOIDES DO SOLO NA AVALIAÇÃO DA REGENERAÇÃO EM
FLORESTA SECUNDÁRIA DA CAATINGA APÓS AGRICULTURA DE CORTE-E-
QUEIMA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito para obtenção do título de mestre em Biologia Animal.

Área de Concentração: Ecologia.

Orientador (a): Prof^o. Dr. André Morgado Esteves

Coorientador (a): Dr^a. Juliane Vanessa Carneiro de Lima da Silva

Recife

2025

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Débora Gênese da Silva.

Uso dos nematoides do solo na avaliação da regeneração em floresta secundária da Caatinga após agricultura de corte-e-queima / Debora Genesis da Silva. - Recife, 2025.

74f.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, 2025.

Orientação: André Morgado Esteves.

Coorientação: Juliane Vanessa Carneiro de Lima da Silva.

Inclui referências e anexos.

1. Regeneração; 2. Nematoides; 3. Bioindicadores; 4. Floresta tropical sazonalmente seca. I. Esteves, André Morgado. II. Silva, Juliane Vanessa Carneiro de Lima da. III. Título.

DÉBORA GÊNESIS DA SILVA

**USO DOS NEMATÓIDES DO SOLO NA AVALIAÇÃO DA REGENERAÇÃO EM
FLORESTA SECUNDÁRIA DA CAATINGA APÓS AGRICULTURA DE CORTE-E-
QUEIMA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito para obtenção do título de mestre em Biologia Animal.

Aprovada em: 31/01/2025.

BANCA EXAMINADORA

Profº. Dr. André Morgado Esteves/ UFPE (Orientador/Suplente)

Profº. Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos/ UFPE (Examinador Interno)

Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira/ UFPE (Examinador Externo)

Profº. Dr. Juvenil Enrique Cares/ UnB (Examinador Externo)

Profº. Dra. Tatiana Fabricio Maria/ UNIRIO (Examinador Externo/Suplente)

Dedico este trabalho à dona Vilma, minha mãe trabalhadora.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que tornaram esta conquista possível. A Deus, à minha família e aos meus amigos e colegas da pós-graduação, assim como aos meus professores: vocês foram essenciais durante esses dois anos de mestrado.

Agradeço à minha família pelo apoio, especialmente aos meus pais e aos meus irmãos, que sempre fizeram tudo ao seu alcance para me ajudar. Minha mãe Vilma, meu pai Paulo e meus irmãos Emanuel e Sara, agradeço e desejo que vocês também sigam em frente com os seus objetivos.

Ítalo, Juliana, Mirella e Maria Clara: vocês têm um lugar especial no meu coração. Apesar de estarmos no mesmo laboratório, só conheci melhor a dona Juliana no mestrado, chegando no lab com sua voz marcante: “*Bom diaaaaa!*” Quando as coisas ficavam tensas, ela vinha com “*A vida não é um morango não*” e, de repente, no fim da tarde de sexta, fazia dupla com o Ítalo: “*Vamos sextar?*” Esta, seu Ítalo e aquela Maria Clara (que também conheci no mestrado), me levaram pra beber (*álcool com ciência, como dizem*), e pronto, foi feito o estrago. Mirella e Ítalo me acompanham desde a graduação, em viagens, provas, testes estatísticos e extração de amostras. A Mirella, sempre carinhosa e destemida, me incentivou em muitas decisões. Já o Ítalo, minha dupla de bancada dos nematoides do solo, foi fundamental para que eu conseguisse finalizar este mestrado. Compartilhamos tantas experiências e emoções, que levariam páginas para descrever. A todos vocês, muito obrigada pela companhia!

Agradeço também a todos que contribuíram para meu aprendizado em estatística aplicada nos softwares, pois trabalhar com ecologia sem compreender números é impossível. Bach. Amanda Luiza Tomaz, minha querida amiga da graduação, me ensinou os fundamentos do R. A MSc. Aliny Barreto, colega de laboratório, ofereceu as primeiras orientações sobre o PRIMER. Agradeço aos meus professores José Roberto, João Lucas e André Esteves, que foram fundamentais para consolidar meu aprendizado posteriormente nestes dois softwares.

No laboratório, tive a sorte de contar com uma equipe incrível, que me apoiou muito nessa jornada. Meus sinceros agradecimentos aos colegas e amigos de longa data, como o doutorando Alex Silva e a Dra. Patrícia Neres, que me orientaram pontualmente em metodologias específicas. Alex e Patrícia são excelentes observadores e revisores, sempre prontos para dar dicas valiosas e compartilhar ideias, não só nos trabalhos acadêmicos, mas também na vida.

Agradeço aos ex-integrantes e amigos do laboratório. Vocês foram muito importantes nesta minha jornada.

Agradeço imensamente aos meus orientadores, Professor André Esteves e Dra. Juliane Carneiro. Com vocês, não aprendi apenas sobre ecologia e nematoides, mas também sobre como trabalhar com maior eficiência nos meus projetos. Sou muito grata pela paciência e pelas observações pontuais que foram essenciais para o desenvolvimento deste trabalho.

Agradeço a instituição, a CAPES e a FACEPE pela oportunidade de aprendizado que tanto o Programa de Pós-Graduação quanto a bolsa concedida me proporcionaram.

Agradeço à banca examinadora pelo aceite do convite.

Ainda há muitos outros que não vão aparecer aqui, mas saibam que estou muito agradecida a vocês também. Que cada um de nós consiga o futuro que desejamos.

“A persistência é o caminho do êxito.”

Charles Chaplin

RESUMO

A recuperação do solo após perturbações é influenciada por diversos fatores, como o tipo de solo, o tempo após a perturbação e o seu histórico. Na Caatinga, uma floresta tropical sazonalmente seca (FTSS), o crescimento populacional e a maior demanda por alimentos tendem a reduzir os períodos de pousio após práticas de corte e queima, intensificando preocupações com a degradação do solo. Este estudo objetivou avaliar a regeneração do solo na Caatinga pós-corte e queima, utilizando nematoides do solo como bioindicadores em uma cronossequência de 4 a 45 anos. As amostras foram coletadas no Parque Nacional do Catimbau - PE, que possui cerca de 607 km² de vegetação nativa da Caatinga. As amostras foram coletadas em floresta secundária (9 áreas pós-perturbação) e em floresta madura (3 áreas não afetadas). As áreas foram categorizadas nos estágios inicial, intermediário, avançado e final de regeneração. Os nematoides foram extraídos de 300 mL de solo por flotação-sedimentação-centrifugação com solução de sacarose, identificados em nível de gênero e classificados segundo grupos tróficos, escala c-p e guildas tróficas. Propriedades do solo também foram analisadas. Ao todo, 37.717 nematoides pertencentes a 36 famílias e 92 gêneros foram identificados. A abundância, composição e diversidade de nematoides variaram ao longo do tempo, com predominância de bacteriófagos nos estágios mais avançados, afetando a biomassa de carbono dos nematoides e as pegadas metabólicas da comunidade. Embora as propriedades gerais do solo não tenham tido diferenças significativas, variações na densidade aparente, conteúdo de areia e umidade influenciaram a composição taxonômica. As interações entre as variáveis ambientais e os estágios da floresta foram significativas apenas para a biomassa de carbono dos bacteriófagos e areia. No geral, os resultados sugerem que o prolongamento dos períodos de pousio até os 45 anos não garante o desenvolvimento de um solo mais estruturado e saudável na Caatinga após o distúrbio. A comunidade de nematoides se recupera rapidamente, no entanto, as cadeias alimentares do solo se tornam enriquecidas ao invés de estruturadas. O processo da regeneração do solo é predominantemente moldado por uma abundância de nematoides bacteriófagos, que desempenham papel central na estruturação e fornecimento dos principais serviços ecossistêmicos da comunidade.

Palavras-chave: Regeneração; Nematoides; Bioindicadores; Floresta tropical sazonalmente seca.

ABSTRACT

Soil recovery after disturbances is influenced by various factors, such as soil type, time since disturbance, and historical land use. In the Caatinga, a seasonally dry tropical forest (SDTF), population growth and increased food demand tend to shorten fallow periods after slash-and-burn practices, intensifying concerns about soil degradation. This study aimed to assess soil regeneration in the Caatinga after slash-and-burn disturbances, using soil nematodes as bioindicators in a chronosequence of 4 to 45 years. Samples were collected in the Catimbau National Park – Pernambuco State, which covers approximately 607 km² of native Caatinga vegetation. The samples were collected in secondary forests (9 post-disturbance areas) and mature forests (3 undisturbed areas). The areas were categorized into initial, intermediate, advanced, and final regeneration stages. Nematodes were extracted from 300 mL of soil using the flotation-sedimentation-centrifugation method with a sucrose solution, identified at the genus level, and classified according to trophic groups, c-p scale, and trophic guilds. Soil properties were also analyzed. A total of 37,717 nematodes belonging to 36 families and 92 genera were identified. Nematode abundance, composition, and diversity varied over time, with a predominance of bacterivores in more advanced stages, affecting nematode carbon biomass and the community's metabolic footprints. Although most soil properties showed no significant differences, variations in bulk density, sand content, and moisture influenced taxonomic composition. The interactions between environmental variables and forest stages were significant only for bacterivore carbon biomass and sand. Overall, the results suggest that extending fallow periods up to 45 years does not ensure the development of a more structured and healthy soil in the Caatinga after disturbance. The nematode community recovers quickly; however, soil food webs become enriched rather than structured. The soil regeneration process is predominantly shaped by an abundance of bacterivore nematodes, which play a central role in structuring and providing key ecosystem services within the community.

Keywords: Regeneration; Nematodes; Bioindicators; Seasonally dry tropical forest.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Diagrama das influências diretas e indiretas das mudanças globais nas comunidades edáficas e sua retroalimentação. Linhas escuras indicam influência direta; linhas cinzas, efeitos das comunidades no ambiente. Linhas sólidas representam efeitos diretos; tracejadas, indiretos.	15
Figura 2 - Diagrama ilustrando as principais formas e tamanhos de nematoides parasitas de planta.	17
Figura 3 - Classificação dos hábitos alimentares de acordo com a morfologia da região anterior dos nematoides. (a) Bacteriófago, (b) Fungívoro, (c) Parasita de planta (d) Predador e (e) Onívoro.	18
Figura 4 - Guildas funcionais classificadas pelo hábito alimentar e pela escala colonizador-persistente (c-p) dos nematoides, com os valores numéricos baseados em biomassa e estratégias de vida. Siglas: Bacteriófagos (Ba), Fungívoros (Fu), Carnívoros/predadores (Ca), Onívoros (Om).	20
Figura 5 - Índices dos nematoides estabelecidos por Ferris (2001) e informações inferidas a partir dos indicadores da cadeia alimentar do solo.	22
Figura 6 - Exemplos de esquemas de amostragem utilizados na análise de nematoides. Cada círculo preenchido representa um ponto de coleta (subamostra). (A) Esquema em formato quadrado, no qual cinco subamostras formam uma amostra composta (Mattos, 1999); (B) Esquema em zigue-zague (Barker, 1985); (C) Esquema de círculos concêntricos, com doze subamostras compondo uma amostra composta (Cares; Huang, 2008).	24
Quadro 1 - Características dos nematoides na classificação colonizador-persistente (c-p).	19

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	13
2. REFERENCIAL TEÓRICO	14
2.1 IMPORTÂNCIA DA BIOTA DO SOLO, SERVIÇOS ECOSSISTÊMICOS E RESPOSTAS À DISTÚRBIOS.....	14
2.2 NEMATOIDES DO SOLO COMO BIOINDICADORES.....	15
2.2.1 Classificação, diversidade, morfologia, grupos tróficos.....	15
2.2.2 Estratégias de vida e índices dos nematoides.....	18
2.2.3 Serviços ecossistêmicos e respostas às mudanças ambientais.....	22
2.2.4 Aspectos de amostragem e identificação dos nematoides.....	23
2.3 MUDANÇAS NO USO DA TERRA NA CAATINGA E SUAS IMPLICAÇÕES SOBRE A SAÚDE DO SOLO.....	25
3. OBJETIVOS.....	26
3.1 OBJETIVO GERAL	26
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	26
4. HIPÓTESES	26
5. METODOLOGIA, RESULTADOS E DISCUSSÃO	26
6. CONCLUSÕES	27
7. REFERÊNCIAS	28
8. ANEXO. BACTERIVORE NEMATODES SHAPE NEMATODE COMMUNITY STRUCTURE IN A DRY FOREST AFTER SLASH-AND-BURN (ARTIGO SUBMETIDO AO PERIÓDICO SOIL SECURITY EM 2024)	34

1. INTRODUÇÃO

A biota do solo é responsável por diversos serviços ecossistêmicos, atuando em processos como a decomposição de matéria orgânica, ciclagem de nutrientes, transferência de energia nos níveis tróficos e formação do solo (Brussard *et al.*, 1997; Lee; Foster, 1991). Os distúrbios antropogênicos podem atuar sobre os ecossistemas alterando o uso da terra, modificando sua estrutura e estabilidade, influenciando diretamente nessa fauna e seus serviços ecossistêmicos (Burton *et al.*, 2022; De Vries *et al.*, 2012).

A forma como o solo e sua fauna respondem e se recuperam de perturbações antrópicas, bem como o tempo envolvido para tal, tem sido um tópico de importante debate em discussões ambientais (Fichtner *et al.*, 2014; Parkhurst *et al.*, 2021). Fatores como o tipo de solo, o tempo após a perturbação e o histórico de perturbação influenciam a restauração da fauna e da saúde do solo (Brown; Lugo, 1990). Para as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) esta questão é particularmente preocupante devido à intensa ocupação humana e exploração do solo, que muitas vezes levam à degradação severa (Araújo *et al.*, 2023). A Caatinga é uma FTSS que possui um histórico de exploração crônica em seu bioma, dentre elas a prática da agricultura do corte-e-queima (Silva *et al.*, 2017) e o pousio reduzido (Kauffman *et al.*, 1993; Sobrinho *et al.*, 2016), constituindo um cenário similar ao de outras florestas secas e levantando preocupações sobre o estado da saúde do solo após essas práticas e as suas respostas ao tempo de regeneração.

Dentre os organismos edáficos, os nematoides se destacam como um excelente modelo de biota para compreender as respostas da cadeia alimentar do solo e inferir sobre os distúrbios aos quais o ambiente foi submetido. Suas características incluem: a abundância, sendo descritos como os metazoários mais abundantes do planeta (Hodda, 2022a); posições-chave em diversos níveis tróficos, desempenhando papéis cruciais na decomposição de matéria orgânica, ciclagem de nutrientes -como o carbono e o nitrogênio- e a transferência de energia; além de ciclo e estratégia de vida diversos, sendo muitos táxons extremamente sensíveis e responsivos a estresses e condições ambientais (Ferris; Bongers; De Goede, 2001; Zhang *et al.*, 2017).

Estudos anteriores já investigaram áreas em regeneração da Caatinga e seu impacto sobre os nematoides em comparação com outros usos do solo (Silva *et al.*, 2020), mas o efeito do tempo sobre as propriedades do solo e a comunidade de nematoides ainda é pouco compreendido. De forma que este estudo busca avaliar como a regeneração pós-corte-e-queima ao longo do tempo influencia a estrutura da comunidade de nematoides e as funções ecossistêmicas que regulam, além de suas implicações para a saúde do solo.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

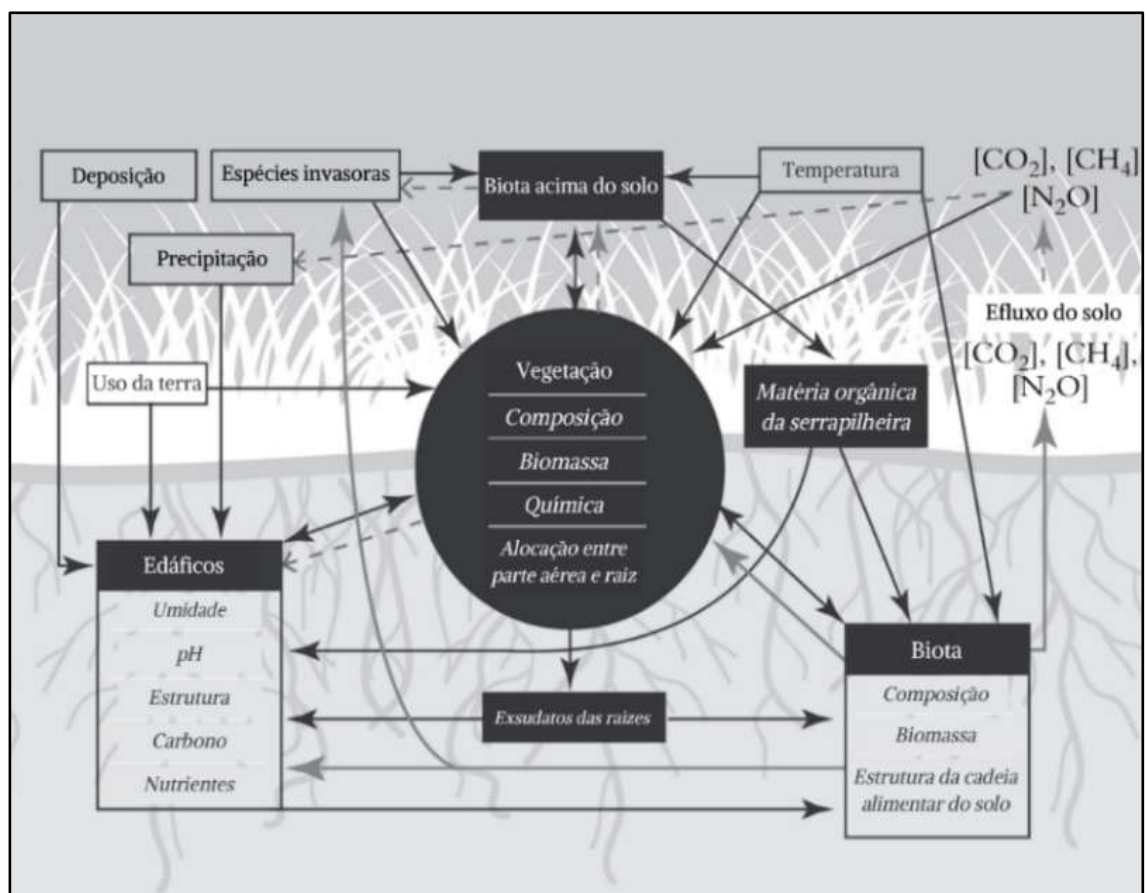
2.1 IMPORTÂNCIA DA BIOTA DO SOLO, SERVIÇOS ECOSISTÊMICOS E RESPOSTAS À DISTÚRBIOS

A biota do solo desempenha um papel crucial no funcionamento dos ecossistemas. Composta por uma diversidade de microrganismos, incluindo bactérias e fungos, além de fauna microscópica e macroscópica como nematoides, colêmbolos e minhocas, a biota do solo participa de funções essenciais como a decomposição de matéria orgânica, ciclagem de nutrientes, transferência de energia, bioturbação, regulação da fertilidade e mitigação dos processos de degradação do solo (Brussard *et al.*, 1997; Lee; Foster, 1991). A interação da biota edáfica com a biodiversidade acima do solo não só contribui para a estrutura e estabilidade dos ecossistemas (Lee; Foster, 1991), mas também influencia as trajetórias de sucessão ecológica, promovendo e direcionando o desenvolvimento das comunidades vegetais por meio das interações solo-biota (Bardgett; van Der Putten, 2014). Em ecossistemas áridos, organismos como microartrópodes, nematoides e ácaros influenciam a decomposição da matéria orgânica e a mineralização do solo através da sucessão temporal de suas comunidades, enquanto cupins e formigas têm um papel significativo na formação do solo (Whitford, 1996), atuando em processos fundamentais para a manutenção da produtividade e resiliência dos ecossistemas (Nielsen; Wall; Six., 2015), especialmente em ambientes sujeitos a estresse hídrico, destacando a importância da biota edáfica na sustentabilidade dos ecossistemas terrestres.

Os diversos serviços ecossistêmicos e suas magnitudes são, em grande parte, determinados pela abundância, diversidade e biomassa da biota do solo (Bakker *et al.*, 2019; van der Hoogen *et al.*, 2019). Estes, por sua vez, são modulados por condições ambientais como o clima, a disponibilidade de água, a estrutura do solo e a presença de matéria orgânica (Burton *et al.*, 2022; De Vries *et al.*, 2012). No entanto, os distúrbios antropogênicos atuam como agentes modificadores que alteram o equilíbrio desses componentes, impactando diretamente as funções ecológicas (Burton *et al.*, 2022; De Vries *et al.*, 2012; Fig.1). A conversão de florestas em pastagens, por exemplo, resulta em mudanças na vegetação e no perfil do solo, o que afeta a composição das comunidades microbianas, reduzindo a biomassa e alterando os perfis metabólicos essenciais para as funções do ecossistema (Nielsen; Wall; Six., 2015). O uso do fogo em práticas agrícolas, além de reduzir a abundância e diversidade da fauna do solo pela queima direta, altera as propriedades do solo, resultando no declínio de populações e comprometendo as taxas de mineralização e a conversão de nutrientes (Arunrat *et al.*, 2024). A

intensidade de distúrbios relacionados à agricultura tem um efeito diferencial sobre os organismos, afetando intensamente os maiores, o que causa uma mudança nas cadeias tróficas do solo, especialmente microbianas, deslocando redes dominadas por fungos para redes bacterianas (Nielsen; Wall; Six., 2015). Transições como esta, impactam diretamente as dinâmicas de nutrientes e os processos de decomposição, resultando em alterações significativas nos ciclos biogeoquímicos do ecossistema.

Figura 1. Diagrama das influências diretas e indiretas das mudanças globais nas comunidades edáficas e sua retroalimentação. Linhas escuras indicam influência direta; linhas cinzas, efeitos das comunidades no ambiente. Linhas sólidas representam efeitos diretos; tracejadas, indiretos.



Fonte: Adaptado de Nielsen (2019).

2.2 NEMATOIDES DO SOLO COMO BIOINDICADORES

2.2.1 Classificação, diversidade, morfologia, grupos tróficos

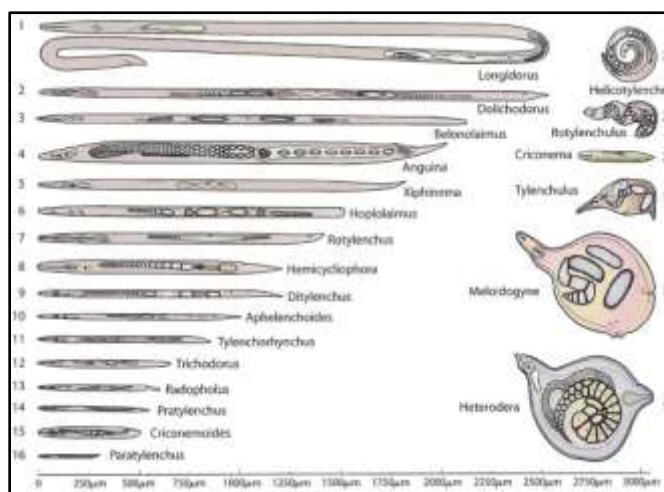
Os nematoides, vermes invertebrados do filo Nematoda Potts, 1932, estão amplamente distribuídos em ambientes marinhos, dulcícolas e terrestres, ocupando quase todos os ecossistemas, com exceção de regiões desprovidas de água líquida, como os polos e os topos de montanhas (Hodda, 2022a). O filo possui alta diversidade, englobando tanto espécies de vida

livre quanto parasitas de plantas e animais de significativa relevância econômica e médica (Moens *et al.*, 2013). Atualmente, aproximadamente cerca de 30.000 espécies estão descritas, mas estimativas indicam que entre 500.000 e 10.000.000 permanecem desconhecidas (Hodda, 2022b). Devido à sua vasta distribuição e alta densidade populacional por metro quadrado (Bardgett; van Der Putten, 2014), os nematoides são considerados o grupo animal mais abundante do planeta (Bardgett; van Der Putten, 2014).

Na classificação dos nematoides, as classes Chromadorea Inglis, 1983 e Enoplea Inglis, 1983, apresentam ampla distribuição, ocorrendo nos três principais habitats: marinho, dulcícola e terrestre. No entanto, a maioria dos nematoides encontrados no solo pertence à classe Chromadorea (De Ley, 2006). Dentro do filo Nematoda destacam-se as ordens Rhabditida Chitwood, 1933 e Dorylaimida Pearse, 1942 (Hodda, 2022a), responsáveis pela maior parte das populações identificadas no solo.

Morfológicamente, a maioria dos nematoides é microscópica com menos de 1 milímetro, com exceção de algumas espécies patogênicas, que são visíveis a olho nu (Moens *et al.*, 2013). Possuem o corpo longo, estreito e cilíndrico, com as extremidades alongadas, afiladas, geralmente mais pronunciado na região posterior em direção à cauda (Decraemer; Coomans; Baldwin, 2013). Algumas exceções ao formato do corpo são encontradas em parasitas de plantas obrigatórios, os endoparasitas sedentários, como o nematoide do cisto (*Heterodera* Schmidt, 1871) e o das galhas radiculares (*Meloidogyne* Goeldi, 1892), onde os corpos das fêmeas dilatados de forma arredondadas, relacionados à sua nutrição durante seu desenvolvimento (Decraemer; Coomans; Baldwin, 2013; Ferraz; Brown, 2016; Fig. 2). A disponibilidade e o período de alimentação exercem influência direta na determinação do tamanho corporal dos nematoides, cujo crescimento não se restringe aos estádios juvenis, mas se estende à fase adulta (Decraemer; Coomans; Baldwin, 2013). Em espécies maiores, como parasitas animais, esse aumento ocorre predominantemente devido à endoreduplicação somática massiva (aumento celular), em vez da proliferação celular contínua (Flemming *et al.*, 2000). Já em espécies do solo, a redução da variabilidade de fontes de alimento relacionadas às propriedades do solo e vegetação, tendem a ter maior efeito sobre o diâmetro e comprimento total destes organismos (Andriuzzi; Wall, 2018).

Figura 2. Diagrama ilustrando as principais formas e tamanhos de nematoides parasitas de planta.

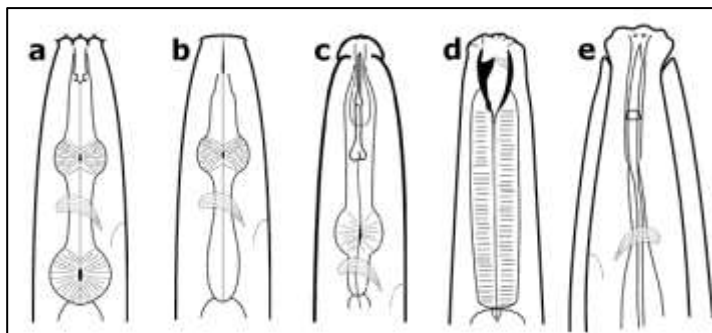


Fonte: Adaptado de Agrios, 2004.

A morfologia da região anterior, da cavidade bucal e do esôfago do nematoide de solo está diretamente relacionada ao seu hábito alimentar (Fig. 3), que permite sua classificação em quatro grupos tróficos principais: Bacteriófagos, Fungívoros, Parasitas de planta e Onívoros-predadores (Bongers; Ferris, 1999). Nos nematoides bacteriófagos a cavidade bucal ou “stoma” é um tubo vazio para ingestão das células bacterianas, onde modificações na região labial permitem diferentes formas de obter sua fonte de alimento, seja por sucção ou raspagem (Hodda, 2022c). Constituem o grupo trófico mais abundante nos solos (van der Hoogen *et al.*, 2019). Os nematoides fungívoros dispõem de um estilete delicado canaliculado, utilizado para perfuração das células fúngicas, secreção de enzimas e alimentação (Ferraz; Brown, 2016). Nos parasitas de plantas, a abertura oral também é dotada de um estilete, robusto, utilizado na perfuração de células vegetais, e secreção de enzimas na alimentação (Ferraz; Brown, 2016). Nematoides ectoparasitas se alimentam na superfície das raízes, enquanto endoparasitas penetram nas raízes para se alimentar internamente (Ferraz; Brown, 2016). Nematoides destes três grupos tróficos se concentram em duas ordens principais: Rhabditida e Dorylaimida (Ferraz; Brown, 2016). Onívoros-predadores reúnem tanto os nematoides com dentes proeminentes (predadores), quanto os que possuem um ondontoestilete (onívoros), um estilete canaliculado robusto para perfuração e ingestão de alimentos (Ferraz; Brown, 2016). As ordens Dorylaimida e Mononchida Jairajpuri, 1969, são as mais representativas deste grupo trófico. Os representantes da ordem Dorylaimida alimentam-se de outros nematoides, organismos de igual tamanho, bem como de bactérias e fungos (Wood, 1973). Em contraste, os da ordem

Mononchida são exclusivamente predadores, mas a maioria das espécies deste grupo (onívoro-predadores) não apresenta seletividade quanto à fonte de alimento (Hodda, 2022c).

Figura 3. Classificação dos hábitos alimentares de nematoides de acordo com a morfologia da região anterior. (a) Bacteriófago, (b) Fungívoro, (c) Parasita de planta (d) Predador e (e) Onívoro.



Fonte: Adaptado de Ugarte e Zaborski (2020).

2.2.2 Estratégias de vida e índices dos nematoides

Os nematoides desempenham uma variedade de papéis no solo, que se refletem em suas diferentes estratégias de vida, reprodução, crescimento e alimentação (Li *et al.*, 2017). Apesar de serem organismos pequenos e simples, eles possuem uma notável capacidade de adaptação a diferentes condições ambientais (Li *et al.*, 2017). Possuem um conjunto complexo de respostas de sobrevivência que lhes permitem completar seus ciclos de vida mesmo diante de condições ambientais adversas, muitas vezes extremas, como aumentos drásticos de temperatura (Wharton, 2002). Podem adotar modos de vida alternativos, como a onivoria, a criptobiose (sobrevivência sem atividade metabólica detectável), a dormência (metabolismo reduzido) ou com a larva *dauer* (estádio de sobrevivência com metabolismo suprimido) (Li *et al.*, 2017; Wharton, 2002). Sua cutícula permeável e a vida em filmes de água tornam os nematoides altamente sensíveis às variações ambientais (Bongers; Ferris, 1999), e como resposta aos estímulos recebidos, podem retardar ou adiar seus ciclos de vida (Wharton, 2002).

Bongers (1990) avaliou as estratégias de vida dos nematoides e atribuiu uma escala de 1 a 5 aos táxons, com base nas características de r-estrategistas e K-estrategistas (Quadro 1). A escala, conhecida como colonizador-persistente (c-p), classifica os nematoides r-estrategistas como aqueles que apresentam rápido aumento populacional em condições favoráveis, ciclo de vida curto, alta capacidade de colonização e maior tolerância a distúrbios, eutrofização e anoxibiose (Bongers, 1990). Por outro lado, os nematoides K-estrategistas são encontrados em menores abundâncias, possuem menor taxa de reprodução, ciclo de vida mais longo, baixa capacidade de colonização e maior sensibilidade a distúrbios ambientais (Goulart, 2009;

Bongers, 1990). Os colonizadores (c-p 1) e persistentes (c-p 2) representam os extremos da escala, enquanto outros táxons possuem características intermediárias, como os da família Cephalobidae Filipjev, 1934, que podem substituir os nematoides da família Rhabditidae Örley, 1880, como colonizadores, caso ocorra um decréscimo na abundância destes últimos (Bongers, 1990; Ferris; Bongers; De Goede, 2001).

Quadro 1. Características dos nematoides na classificação colonizador-persistente (c-p).

c-p	Estratégia de vida
1	Ciclo de vida curto, menor tamanho corporal, ovos pequenos e alta fecundidade. Predominantemente bacteriófagos da família Rhabditidae e Panagrolaimidae Thorne, 1937, alimentam-se em ambientes enriquecidos. Podem formar uma larva <i>dauer</i> quando há redução na disponibilidade de alimento.
2	Ciclo de vida mais longo e menor fecundidade que o grupo c-p1. Bastante tolerante a condições adversas, podem adotar a criptobiose. Tendem a se alimentar de forma mais deliberada à medida que os recursos diminuem. Composto em sua maioria por bacteriófagos e fungívoros, como os das famílias Cephalobidae e Aphelenchidae (Fuchs, 1937) Steiner, 1949.
3	Ciclo de vida mais longo que os do grupo c-p 2. Maior sensibilidade a perturbações ambientais. Composto principalmente por fungívoros, bacteriófagos e predadores.
4	Ciclo de vida mais longo que os do grupo c-p 3. Menor fecundidade e maior sensibilidade à distúrbios. Além dos outros grupos tróficos, este inclui os onívoros menores e parasitas de planta da família Trichodoridae Thorne, 1935.
5	Ciclo de vida mais longo, maior tamanho corporal, menor fecundidade e maior sensibilidade a perturbações que c-p 4. Formado predominantemente por onívoros e predadores das ordens Dorylaimida e Mononchida.

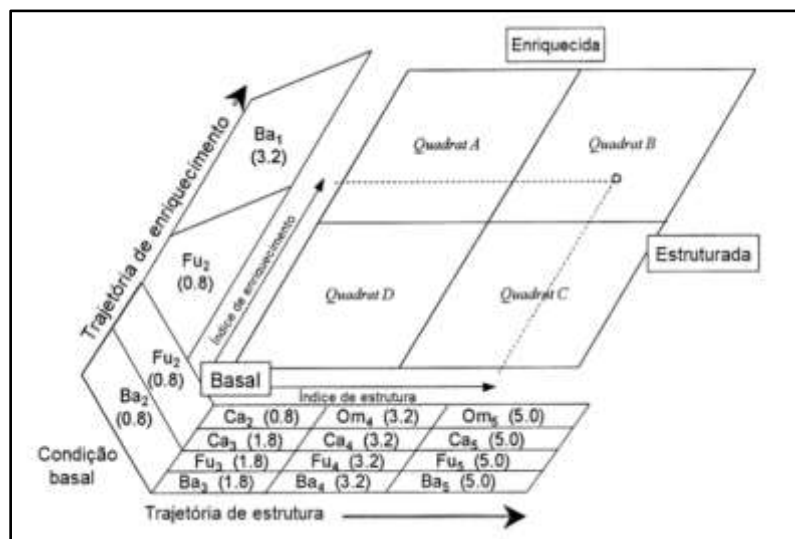
Fonte: Adaptado de Ferris; Bongers; De Goede (2001).

Os estudos sobre índices baseados em nematoides ganharam destaque após a criação do Índice de Maturidade (MI) por Bongers (1990). Esse índice foi desenvolvido para avaliar os níveis de perturbação no ambiente, considerando apenas a abundância e as estratégias de vida de táxons não parasitas (Du Preez *et al.*, 2022). Com o tempo, o MI passou por modificações (Du Preez *et al.*, 2022), e novos aprimoramentos foram feitos por Ferris *et al.* (2001) e Ferris (2010), que ampliaram estas ferramentas para avaliar o estado dos ecossistemas do solo (Du Preez *et al.*, 2022).

Ferris, Bongers e De Goede (2001) expandiram o conceito de estrutura funcional das comunidades, inicialmente proposto por De Goede, Bongers e Ettema (1993). Eles classificaram as cadeias alimentares do solo em três categorias principais: basais, enriquecidas e estruturadas, com base nas estratégias de vida e nos dados de biomassa dos nematoides, considerando o nível de família ou gênero (Du Preez *et al.*, 2022; Fig. 4).

- **Cadeia alimentar basal:** caracterizada pela redução de táxons devido ao estresse ambiental, como limitações de recursos ou condições adversas. Nesses ambientes, predominam nematoides c-p2, como os das famílias Cephalobidae Filipjev, 1934 (Ba2) e Aphelenchidae Fuchs, 1937 (Fu2) (Ferris; Bongers; De Goede, 2001).
- **Cadeia alimentar estruturada:** ocorre em ecossistemas com recursos abundantes ou em regeneração, apresentando maior complexidade na estrutura da comunidade e mais conexões tróficas. Nessa categoria, destacam-se nematoides dos grupos c-p3 a c-p5, incluindo as famílias Prismatolaimidae Micoletzky, 1922 (Ba3), Mononchidae Filipjev, 1934 (Ca4), Dorylaimidae De Man, 1876 (Om4) e Qudsianematidae Jairajpuri, 1965 (Om5) (Ferris, Bongers; De Goede, 2001).
- **Cadeia alimentar enriquecida:** surge logo após um distúrbio, quando há um aumento na disponibilidade de recursos. Esse ambiente é dominado por nematoides bacteriófagos oportunistas (Ba1), pertencentes às famílias Rhabditidae Örley, 1880, Panagrolaimidae Thorne, 1937 e Diplogastridae Micoletzky, 1922 (Ferris; Bongers; De Goede, 2001).

Figura 4. Guildas funcionais classificadas pelo hábito alimentar e pela escala colonizador-persistente (c-p) dos nematoides, com os valores numéricos baseados em biomassa e estratégias de vida. Siglas: Bacteriófagos (Ba), Fungívoros (Fu), Carnívoros/predadores (Ca), Onívoros (Om).



Fonte: Adaptado de Ferris; Bongers; De Goede (2001).

Outros índices diagnósticos derivados dessa categorização (EI, SI, BI, CI) permitiram verificar a disponibilidade e enriquecimento de nutrientes no solo, além de estrutura e complexidade da cadeia alimentar (Fig. 5). Outra contribuição de Ferris foi o desenvolvimento das Pegadas Metabólicas (MFs) (2010), uma abordagem que estima a magnitude das funções ecológicas e dos serviços ecossistêmicos desempenhados pelos nematoides com base em sua abundância, peso corporal médio e consumo de carbono. Essa metodologia combina métricas existentes para o cálculo de biomassa de nematoides baseado em seu formato do corpo (Andrássy, 1956), com informações sobre ciclos de vida (consumo de carbono em diferentes fases da vida) e classificação funcional na escala c-p (Ferris, 2010; Bongers, 1990). São categorizadas em diferentes tipos: a *pegada de composição* (Composite footprint), que considera a totalidade da comunidade de nematoides; a *pegada de enriquecimento* (enrichment footprint), associada a nematoides indicativos de condições enriquecidas (c-p 1-2); a *pegada de estrutura* (structure footprint), vinculada a nematoides indicativos de estabilidade e complexidade estrutural (c-p 3-5); e pegadas específicas relacionadas aos grupos tróficos, como a *herbívora* (ou de parasitas de plantas, herbivory footprint), *bacteriófaga* (bacterial footprint) e *fúngica* (fungal footprint), que são indicadoras de carbono e energia que entram nas teias tróficas através de seus canais de decomposição (Ferris, 2010). A abordagem quantitativa robusta destes índices permite análises detalhadas da estrutura e função dos ecossistemas, destacando o papel essencial dos nematoides nos processos ecológicos e na provisão de serviços ecossistêmicos (Ferris, 2010).

Figura 5. Índices dos nematoides estabelecidos por Ferris (2001) e informações inferidas a partir dos indicadores da cadeia alimentar do solo.

Índice	Abreviação	Amplitude	Indicadores
Índice de enriquecimento	EI	0-30	Comunidade empobrecida de nematoides bacteriófagos. Pouca entrada de matéria orgânica lábil e/ou fertilizantes. Baixa participação das bactérias na mineralização de nutrientes. Baixa fertilidade.
		30-60	Médios a altos aportes de matéria orgânica lábil e/ou fertilizantes. Decomposição da matéria orgânica de moderada a rápida. Fertilidade de média a alta.
		60-100	Decomposição rápida, alta fertilidade. Poucos aportes de matéria orgânica complexa.
Índice de Canal	CI	0-30	Poucos inputs de matéria orgânica complexa. Baixa participação fúngica na mineralização de nutrientes. Baixo sequestro de C em formas complexas de C.
		30-60	Entrada média a alta de matéria orgânica complexa. Participação média a alta dos fungos na decomposição da matéria orgânica.
		60-100	Alta participação fúngica na mineralização de nutrientes. Taxas lentas de decomposição de matéria orgânica.
Índice Basal	BI	0-30	Ausência de perturbação do solo, cadeia alimentar do solo preservada.
		30-60	Presença de alguns indicadores de perturbação do solo. Na faixa superior (BI > 50), a cadeia alimentar do solo está empobrecida.
		60-100	Cadeia alimentar do solo dominada por indicadores de perturbação. A cadeia alimentar do solo foi seriamente danificada.
Índice de estrutura	SI	0-30	Cadeia alimentar do solo altamente perturbada, com desenvolvimento restrito de níveis tróficos superiores e alta sensibilidade a surtos de pragas.
		30-60	Cadeia alimentar do solo moderada a altamente desenvolvida, apresentando boas condições para níveis tróficos superiores e resistência média a alta a surtos de pragas.
		60-100	Cadeia alimentar do solo altamente estruturada, com baixa sensibilidade a surtos de pragas e alta resiliência.

Fonte: Adaptado de Sánchez-Moreno; Ferris, 2018.

2.2.3 Serviços ecossistêmicos e respostas às mudanças ambientais

Os nematoides interagem de diversas maneiras com outros organismos em várias teias tróficas, contribuindo para processos essenciais como a decomposição de material orgânico, ciclagem de nutrientes (carbono e nitrogênio), e a transferência de energia entre os níveis tróficos (Coleman e Wall, 2015; Hodda, 2022c; van den Hoogen *et al.*, 2019; Wall *et al.*, 2012). Sensíveis às alterações em seus habitats, esses organismos respondem rapidamente a perturbações ambientais e antropogênicas, modificando a sua abundância, diversidade, composição, biomassa e atividade metabólica da comunidade de nematoides no ambiente em que estão inseridos (Bongers, 1990; Ferris; Bongers; De Goede, 2001; Yeates; Bongers, 1999; Ferris, 2010; Silva *et al.*, 2021). Especificamente, entre os grupos tróficos, os nematoides

bacteriófagos e fungívoros desempenham papéis cruciais na decomposição da matéria orgânica do solo (Ferris; Bongers; De Goede, 2001). Os bacteriófagos se alimentam de bactérias em decomposição, contribuindo para a diversidade e fertilidade do solo ao liberar nitrogênio na forma de amônia, que é então utilizado pelas plantas (Trap *et al.*, 2015) e os fungívoros liberam nitrogênio ao consumir tecido fúngico (Ugarte; Zaborski, 2020). Os bacteriófagos ainda estimulam a atividade microbiana, regulando a estrutura das comunidades microbianas (Salinas *et al.*, 2007; Trap *et al.*, 2016). Já os onívoros-predadores controlam as populações de outros organismos, como nematoides e protozoários, influenciando a ciclagem de nutrientes e participando do controle biológico (Ferris, Sánchez-Moreno; Brennan, 2012; Goulart, 2009).

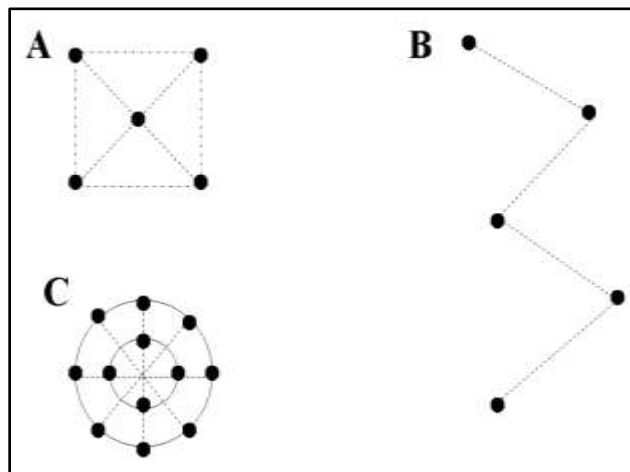
Nematoides são influenciados por fatores ambientais, como o conteúdo de matéria orgânica no solo e o clima (van den Hoogen *et al.*, 2019). Em biomas ricos em matéria orgânica, como florestas boreais e tundras, apresentam densidades elevadas, enquanto em ambientes áridos, como o Saara, suas densidades são significativamente menores (van den Hoogen *et al.*, 2019). Essa densidade afeta diretamente seu papel trófico nos ecossistemas. Globalmente, estima-se que a abundância de nematoides no solo atinja $4,4 \pm 0,64 \times 10^{20}$ indivíduos, o que representa aproximadamente 0,3 gigatoneladas de carbono em biomassa e contribuição de cerca de 0,14 gigatoneladas de carbono emitidas mensalmente por respiração (van den Hoogen *et al.*, 2019). Os padrões de distribuição regional determinam o impacto diferencial dos nematoides no ciclo global de carbono, destacando sua relevância ecológica em escalas variadas (van den Hoogen *et al.*, 2019). Além dos padrões ambientais, modificações no uso da terra e nas propriedades do solo refletem mudanças na estrutura e composição das comunidades de nematoides, influenciando os níveis de enriquecimento e a estrutura da cadeia alimentar do solo (Silva *et al.*, 2021). Na Caatinga, por exemplo, a conversão de florestas nativas em áreas de cultivo tem levado a uma redução na pegada metabólica e uma maior simplificação da cadeia alimentar do solo, enquanto o estabelecimento de florestas secundárias tem promovido a recuperação trófica e o aumento na complexidade da cadeia alimentar, evidenciando a importância da regeneração ambiental para a saúde dos ecossistemas (Silva *et al.*, 2020).

2.2.4 Aspectos de amostragem e identificação dos nematoides

A coleta e a extração de nematoides utilizam métodos relativamente simples e eficazes para atingir os objetivos estipulados. O delineamento amostral é ajustado à distribuição dos nematoides no solo, com as coletas realizadas de forma sistemática ou aleatória, com solo sendo retirado geralmente até 30 cm de profundidade, onde se concentra a maior parte desses organismos (Goulart, 2009). Em geral, realiza-se a coleta de amostras compostas, formadas por

várias subamostras que garantem maior representatividade da área analisada (Goulart, 2009, Fig.6) Para isso, subamostras são coletadas em áreas homogêneas quanto ao tipo de solo, histórico de uso da terra e topografia (com o auxílio de pás, enxadas ou trados) e misturadas em um recipiente grande para compor a amostra representativa (Goulart, 2009). Metodologias simples, como os métodos de separação por diferenças de densidade e centrifugação em laboratório (Flegg; Hooper, 1970; Jenkins, 1964), facilitam a extração dos nematoides do solo. Em procedimentos de identificação, devido à transparência da cutícula dos nematoides, é possível a observação direta de seus órgãos internos, possibilitando, em muitos casos, sua identificação sem a necessidade de análises bioquímicas (Bongers; Ferris, 1999).

Figura 6. Esquemas de amostragem para coleta de nematoides: (A) formato quadrado com cinco subamostras (Mattos, 1999); (B) zigue-zague (Barker, 1985); (C) círculos concêntricos com doze subamostras (Cares; Huang, 2008). Cada círculo preenchido indica um ponto de coleta.



Fonte: Goulart, 2009.

2.3 MUDANÇAS NO USO DA TERRA NA CAATINGA E SUAS IMPLICAÇÕES SOBRE A SAÚDE DO SOLO

A Caatinga é um bioma exclusivamente brasileiro, caracterizada por um mosaico de 13 fisionomias distintas e uma vasta gama de densidades de vegetação lenhosa (Silva *et al.*, 2017). Esta região sofre com perturbações antropogênicas significativas, como a pecuária, extração de madeira e agricultura de subsistência (Rito *et al.*, 2017). Uma das práticas agrícolas comuns é a chamada “corte-e-queima”, que envolve o desmatamento da vegetação nativa seguido pela queima da biomassa vegetal para preparar o solo para cultivo (Silva *et al.*, 2017). Após o esgotamento dos nutrientes do solo e o abandono da terra, inicia-se um período de pousio ou descanso da terra para permitir a recuperação da área degradada até que novos ciclos de produção agrícola se iniciem (Silva *et al.*, 2017). No entanto, os períodos de pousio na Caatinga têm sido relativamente curtos para permitir uma recuperação adequada do solo, geralmente menos de 15-20 anos (Kauffman *et al.*, 1993; Sobrinho *et al.*, 2016) enquanto que o estimado para a recuperação seria 40 a 50 anos em florestas secundárias tropicais (Brown; Lugo, 1990). O crescimento populacional e o aumento da demanda alimentar na região levantam preocupações sobre a redução adicional desses períodos de descanso da terra (Silva; Barbosa, 2017) que influenciariam a degradação do solo. Embora esforços estejam sendo feitos para entender a recuperação de áreas degradadas na Caatinga, a maioria dos estudos ainda se concentra nas comunidades acima do solo, como as de plantas, observando mecanismos de regeneração das florestas e fatores que influenciam nestas trajetórias (Barros *et al.*, 2021; Rito *et al.*, 2017; Sobrinho *et al.*, 2016). Estudos com a biota edáfica no gradiente de regeneração tem se restringido em sua maioria à insetos, como as formigas que se mostram resilientes ao distúrbio (Bombi-Haedo *et al.*, 2025), havendo então lacunas no entendimento da biota do solo, o que dificulta a avaliação do estado do solo e dos serviços ecossistêmicos fornecidos por essa biota após distúrbios antropogênicos. Análises integradas sobre o estado e a qualidade do solo são essenciais para melhorar a compreensão e a preservação dos ecossistemas em regeneração.

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GERAL

- Avaliar o processo de regeneração em áreas de floresta secundária após agricultura de corte-e-queima, com idades 4 a 45 anos, através da comunidade de nematoides em relação à sua estrutura taxonômica, funcional e atividade metabólica.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Avaliar o efeito dos estágios das áreas de floresta secundária sobre a abundância, a diversidade e a composição dos nematoides;
- Avaliar a atividade metabólica e funções ecossistêmicas das diferentes guildas funcionais dos nematoides nas áreas de floresta secundária;
- Avaliar a relação entre as propriedades físicas e químicas do solo e a estrutura taxonômica e funcional da comunidade de nematoides em áreas de floresta secundária.

4. HIPÓTESES

- (1) A abundância e a diversidade dos nematoides irão aumentar com o tempo dos estágios de regeneração;
- (2) A composição taxonômica e as pegadas metabólicas serão afetadas pelo tempo das áreas e as propriedades do solo, se tornando mais estruturadas;
- (3) As propriedades físicas do solo terão impacto mais significativo sobre os nematoides do que as propriedades químicas.

5. METODOLOGIA, RESULTADOS E DISCUSSÃO

As coletas ocorreram no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, em áreas de regeneração após corte-e-queima e floresta nativa. Os resultados revelaram um aumento proporcionalmente maior de nematoides do grupo trófico bacteriófago, influenciando as pegadas metabólicas da comunidade. Esse aumento está relacionado ao estágio de regeneração florestal, à maior arenosidade do solo e ao desenvolvimento da vegetação. Os detalhes da metodologia, assim como, todos os resultados e discussão estão presentes no anexo localizado no final desta dissertação, o qual representa a mesma em formato de artigo já submetido.

6. CONCLUSÕES

Este estudo investigou o efeito do tempo após o distúrbio de corte-e-queima e das propriedades do solo sobre a estrutura da comunidade de nematoides e seus serviços ecossistêmicos na Caatinga. Identificamos que propriedades como teor de areia, densidade aparente e umidade do solo, em conjunto com a sucessão florestal, influenciaram de maneira direta e indireta a estrutura da comunidade de nematoides e suas pegadas metabólicas. Com o tempo, a comunidade se caracterizou por um aumento da abundância de nematoides bacteriófagos e uma redução dos nematoides onívoro-predadores, resultando em uma cadeia alimentar do solo mais enriquecida, porém menos estruturada. No decorrer disso, concluímos que, na cronosequência analisada, a regeneração da Caatinga não resultou em altos níveis de estruturação da cadeia alimentar do solo.

Ressaltamos o papel central dos nematoides bacteriófagos na formação da estrutura da comunidade de nematoides e na oferta de serviços ecossistêmicos, especialmente na contribuição para as pegadas metabólicas de carbono durante o processo de regeneração. Esses nematoides desempenham uma função essencial no ciclo de nutrientes da Caatinga, sendo frequentemente o grupo trófico de maior relevância nesse bioma. Concluímos que o monitoramento contínuo da fauna edáfica é fundamental para compreender as interações entre os organismos do solo e seu ambiente, contribuindo para uma recuperação mais equilibrada e sustentável dos ecossistemas da Caatinga após distúrbios e enfatizamos a importância dos nematoides como bioindicadores cruciais dos processos ecológicos do solo.

7. REFERÊNCIAS

- AGRIOS, G. N. *Plant pathology*. 5th ed. Burlington, MA: Academic Press, 2004. 952 p. ISBN 978-0-12-044565-3 (capa dura); 978-0-08-047378-9 (e-book).
- ANDRÁSSY, I. Die Rauminhalts- und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zoologica*, v. 2, n. 1, p. 1–15, 1956.
- ANDRIUZZI, W. S.; WALL, D. H. Grazing and resource availability control soil nematode body size and abundance-mass relationship in semi-arid grassland. *Journal of Animal Ecology*, v. 87, n. 5, p. 1407–1417, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12858>.
- ARAÚJO, H. F. P. et al. Human disturbance is the major driver of vegetation changes in the Caatinga dry forest region. *Scientific Reports*, v. 13, n. 1, Artigo 18440, 2023. DOI: <https://www.nature.com/articles/s41598-023-45571-9>.
- ARUNRAT, N. et al. Fire impacts on soil properties and implications for sustainability in rotational shifting cultivation: a review. *Agriculture*, v. 14, n. 9, p. 1660, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture14091660>.
- BAKKER, M. et al. Belowground biodiversity relates positively to ecosystem services of European forests. *Frontiers in Forests and Global Change*, v. 2, Artigo 6, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00006>. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature13855>.
- BARKER, K. R. Sampling nematode communities. In: BARKER, K. R.; CARTER, C. C.; SASSER, J. N. (Eds.). *An advanced treatise on Meloidogyne: II. Methodology*. Raleigh: North Carolina State University, 1985. p. 3–17.
- BARROS, M. F. et al. Resprouting drives successional pathways and the resilience of Caatinga dry forest in human-modified landscapes. *Forest Ecology and Management*, v. 482, p. 118881, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118881>.
- BOMBI-HAEDO. et al. Ant community recovery in regenerating Caatinga dry forest following slash-and-burn agriculture. *Journal of Arid Environments*, v. 227, p. 105298, 2025. DOI: [10.1016/j.jaridenv.2024.105298](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2024.105298).
- BONGERS, T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, v. 83, n. 1, p. 14–19, 1990. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf00324627>.
- BONGERS, T.; FERRIS, H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 14, n. 6, p. 224–228, 1999. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01583-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01583-3).
- BROWN, S.; LUGO, A. E. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, v. 6, n. 1, p. 1–32, 1990. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400003989>.
- BRUSSAARD, L. et al. Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio: A Journal of the Human Environment*, v. 26, n. 8, p. 563–570, 1997. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/4314670>. Acesso em: 4 out. 2024.

- BURTON, V. J. et al. Land use and soil characteristics affect soil organisms differently from above-ground assemblages. *BMC Ecology and Evolution*, v. 22, Artigo 135, 2022. DOI: 10.1186/s12862-022-02089-4.
- CARES, J. E.; HUANG, S. P. Soil nematodes. In: MOREIRA, F. M. S.; HUISING, E. J.; BIGNALL, D. E. (Eds.). *A handbook of tropical soil biology: sampling and characterization of below-ground biodiversity*. London: Earthscan, 2008. p. 97–106.
- CHITWOOD, B. G. On some nematodes of the superfamily Rhabditoidea and their status as parasites of reptiles and amphibians. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, v. 23, p. 508-520, 1933.
- COLEMAN, D. C.; WALL, D. H. Soil fauna: occurrence, biodiversity, and roles in ecosystem function. In: PAUL, E. A. (Ed.). *Soil Microbiology, Ecology, and Biochemistry*. [s.l.]: Academic Press, 2015. p. 111–149.
- DE LEY, P. A quick tour of nematode diversity and the backbone of nematode phylogeny. *WormBook*, 2006.
- DE MAN, J. G. Onderzoekingen over vrij in de aarde levende Nematoden. *Tijdschrift Nederlandsche voor de Dierkunde Vereen*, v. 2, p. 78-196, 1876.
- DE VRIES, F. T. et al. Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. *Nature Climate Change*, v. 2, n. 4, p. 276–280, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate1368>.
- DECRAEMER, W.; COOMANS, A.; BALDWIN, J. Morphology of Nematoda. In: HELMCKE, J.-G. et al. (eds.). *Handbook of Zoology: Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera*. Berlin: De Gruyter, 2013.
- DU PREEZ, G. et al. Nematode-based indices in soil ecology: application, utility, and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 169, p. 108640, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108640>.
- FERRAZ, L. C. C. B.; BROWN, D. J. F. *Nematologia de plantas: fundamentos e importância*. Manaus: Norma Editora, 2016. v. 1, p. 251.
- FERRIS, H. Form and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology*, v. 46, n. 2, p. 97–104, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.01.003>.
- FERRIS, H.; BONGERS, T.; DE GOEDE, R. G. M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, v. 18, n. 1, p. 13–29, 2001. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(01\)00152-4](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00152-4).
- FERRIS, H.; SÁNCHEZ-MORENO, S.; BRENNAN, E. B. Structure, functions and interguild relationships of the soil nematode assemblage in organic vegetable production. *Applied Soil Ecology*, v. 61, p. 16–25, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.04.006>.

- FICHTNER, A. et al. Effects of anthropogenic disturbances on soil microbial communities in oak forests persist for more than 100 years. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 70, p. 79–87, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.12.015>.
- FILIPJEV, I. N. The classification of the free-living nematodes and their relation to the parasitic nematodes. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, v. 89, p. 1-63, 1934.
- FLEGG, J. J. M.; HOOPER, D. J. Extraction of free-living stages from soil. In: SOUTHEY, J. F. (Ed.). *Laboratory methods for work with plant and soil nematodes*. London: Her Majesty's Stationery Office, 1970. p. 5–22.
- FLEMMING, A. J. et al. Somatic polyploidization and cellular proliferation drive body size evolution in nematodes. *Biological Sciences*, v. 97, n. 10, p. 5285–5290, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.97.10.5285>.
- FUCHS, A. G. Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkafern und einige andere Nematoden. *Zoologischer Jahrbuch Jena (Systematik)*, v. 70, p. 291-380, 1937.
- GOEDE, R. G. M. de; BONGERS, T.; ETTEMA, C. H. Graphical presentation and interpretation of nematode community structure: C-P triangles. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen*, v. 58, p. 743–750, 1993.
- GOULART, A. M. C. *Coleta de amostras para análise de nematoides: recomendações gerais*. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2009.
- GOELDI, E. A. Relatório sobre a moléstia do cafeeiro na Província do Rio de Janeiro. *Arquivo do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, v. 8, n. 1, p. 7-123, 1892.
- HODDA, M. Phylum Nematoda: a classification, catalogue and index of valid genera, with a census of valid species. *Zootaxa*, v. 5114, n. 1, p. 1–289, 2022a. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5114.1.1>.
- HODDA, M. Phylum Nematoda: trends in species descriptions, the documentation of diversity, systematics, and the species concept. *Zootaxa*, v. 5114, n. 1, p. 290–317, 2022b. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5114.1.2>.
- HODDA, M. Phylum Nematoda: feeding habits for all valid genera using a new, universal scheme encompassing the entire phylum, with descriptions of morphological characteristics of the stoma, a key, and discussion of the evidence for trophic relationships. *Zootaxa*, v. 5114, n. 1, p. 318–451, 2022c. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5114.1.3>.
- INGLIS, W. Grant. An outline classification of the phylum Nematoda. *Australian Journal of Zoology*, v. 31, n. 2, p. 243–255, 1983. DOI: <https://doi.org/10.1071/ZO9830243>.
- JAIRAJPURI, M. S. Studies on Mononchida of India. I. The genera *Hadronchus*, *Iotonchus*, and *Miconchus* and a revised classification of Mononchida, new order. *Nematologica*, v. 15, n. 4, p. 557-581, 1969.
- JAIRAJPURI, M. S. *Qudsianema anabilis* n. gen., n. sp. (Nematoda: Dorylaimoidea) from India. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, v. 31, p. 59-64, 1965.

JENKINS, W. R. A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil. *Plant Disease Reporter*, v. 48, n. 9, p. 692, 1964.

KAUFFMAN, J. B. et al. Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forests. *Ecology*, v. 74, n. 1, p. 140–151, 1993. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939509>.

LEE, K.; FOSTER, R. Soil fauna and soil structure. *Soil Research*, v. 29, n. 6, p. 745, 1991.

LI, Q. et al. Chapter 3 - Nematode genera and species description along the transect. In: LI, Q. et al. *Soil nematodes of grasslands in Northern China*. [s.l.]: Academic Press, 2017. p. 45–228.

MATTOS, J. K. A. Caracterização das comunidades de nematóides em oito sistemas de uso da terra nos cerrados do Brasil Central. 1999. Tese (Doutorado)—Universidade de Brasília.

MICOLETZKY, H. Die freilebenden Erd-Nematoden mit besonderer Berücksichtigung der Steiermark und der Bukowina, zugleich mit einer Revision sämtlicher, nicht mariner, freilebender Nematoden in Form von Genus-Beschreibungen und Bestimmungsschlüsseln. *Archiv für Naturgeschichte Berlin Abteilung A*, v. 87, p. 1-649, 1922.

MOENS, T. et al. Ecology of free-living marine nematodes. In: SCHMIDT-RHAESA, A. (Ed.). *Ecology of free-living marine nematodes*. Handbook of Zoology: Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. [s.l.]: De Gruyter, 2013. v. 2, p. 109–152.

NIELSEN, U. N. Climate change impacts on soil fauna. In: NIELSEN, U. N. *Soil fauna assemblages: global to local scales*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press, 2019. p. 221–245.

NIELSEN, U. N.; WALL, D. H.; SIX, J. Soil biodiversity and the environment. *Annual Review of Environment and Resources*, v. 40, n. 1, p. 63–90, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102014-021257>.

ÖRLEY, L. Az anguillulidák magánrajza. A kir. m. természettudom. társulat által a bugat dijjal jutalmazott pályamű. (*Monographic der Anguillulidcn*). *Természettudományi Füzetek*, v. 4, p. 16–150 (texto em húngaro); p. 154–177 (texto em alemão); pls. 1–7, 1880.

PARKHURST, T. et al. Global meta-analysis reveals incomplete recovery of soil conditions and invertebrate assemblages after ecological restoration in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, v. 59, n. 2, p. 358–372, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13852>.

PEARSE, A. S. *Introduction to parasitology*. Springfield, III: Charles C. Thomas; London: Bailliere, Tindall & Cox, 1942. 357 p.

POTTS, F. A. The phylum Nematoda. In: BORRADAILE, L. A.; POTTS, F. A. (Eds.). *The Invertebrata: a manual for the use of students*. New York: Macmillan, 1932. p. 214–227.

RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*, v. 105, n. 3, p. 828–838, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>.

- SALINAS, K. A. et al. Bacterial preferences of the bacterivorous soil nematode *Cephalobus brevicauda* (Cephalobidae): effect of bacterial type and size. *Pedobiologia*, v. 51, n. 1, p. 55–64, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.12.003>.
- SÁNCHEZ-MORENO, S.; FERRIS, H. Nematode ecology and soil health. In: SIKORA, R. A. et al. (Eds.). *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. Wallingford, UK: CAB International, 2018. p. 62–86.
- SCHMIDT, A. Über den Rüben-Nematoden (*Heterodera schachtii* A. S.). *Zeitschrift des Vereines für die Rübenzucker-Industrie im Zollverein*, v. 21, p. 1-19, 1871.
- SILVA, J. M. C.; BARBOSA, L. C. F. Impact of human activities on the Caatinga. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (eds.). *Caatinga*. Cham: Springer, 2017. p. 359-368. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_13.
- SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (eds.). *Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America*. Cham: Springer International Publishing, 2017. XXI, 482 p. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3>.
- SILVA, J. V. C. DE L. DA et al. Effect of land use and seasonality on nematode faunal structure and ecosystem functions in the Caatinga dry forest. *European Journal of Soil Biology*, v. 103, p. 103296, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2021.103296>.
- SILVA, J. V. C. L. et al. Land use, soil properties and climate variables influence the nematode communities in the Caatinga dry forest. *Applied Soil Ecology*, v. 150, p. 103474, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103474>.
- SOBRINHO, M. S. et al. Land use, fallow period and the recovery of a Caatinga forest. *Biotropica*, v. 48, n. 5, p. 586–597, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12334>.
- STEINER, G. Plant nematodes the grower should know. *Proceedings Soil Science Society of Florida*, v. 4B, p. 72-117, 1949.
- TRAP, J. et al. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, v. 398, n. 1–2, p. 1–24, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2671-6>.
- THORNE, G. A revision of the nematode family Cephalobidae Chitwood and Chitwood, 1934. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, v. 4, p. 1-16, 1937.
- THORNE, G. Notes on free-living and plant-parasitic nematodes. II. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, v. 2, p. 96-98, 1935.
- UGARTE, C.; ZABORSKI, E. Soil nematodes in organic farming systems. *eOrganic*. Disponível em: <https://eorganic.org/node/4495>. Acesso em: 14 nov. 2024.
- VAN DEN HOOGEN, J. et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, v. 572, n. 7768, p. 194–198, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6>.
- WALL, D. H. et al. (eds.). *Soil Ecology and Ecosystem Services*. 1st ed. Oxford: Oxford University Press, 2012. 424 p. ISBN 978-0-19-957592-3. DOI: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199575923.001.0001>.

WHARTON, D. A. Survival strategies. In: LEE, D. L. (Ed.). *The biology of nematodes*. Londres: CRC Press, 2002. p. 648.

WHITFORD, W. G. The importance of the biodiversity of soil biota in arid ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, v. 5, n. 2, p. 185–195, 1996. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00055829>.

WOOD, F. H. Nematode feeding relationships. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 5, n. 5, p. 593–601, set. 1973.

YEATES, G. W. et al. Feeding habits in soil nematode families and genera—an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, v. 25, n. 3, p. 315–331, 1993.

YEATES, G. W.; BONGERS, T. Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, v. 74, n. 1–3, p. 113–135, 1999. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00033-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00033-X).

ZHANG, X. et al. Ecosystem services of the soil food web after long-term application of agricultural management practices. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 111, p. 36–43, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.03.017>.

8. Anexo. Bacterivore nematodes shape nematode community structure in a dry forest after slash-and-burn (Artigo submetido ao periódico Soil Security em 2024)

Débora Gênesis da Silva^a, Ítalo Ian Monteiro da Silva^a, Juliane Vanessa Carneiro de Lima da Silva^{b*}, André Morgado Esteves.^c ^a*Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego s/no, Recife, PE 50670-901, Brazil.*

^b*Corteva Agriscience do Brasil Ltda, Mogi Mirim, SP 13801-540, Brazil.*

^c*Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego, s/no, Recife, 50670-901, Brazil.*

*Corresponding author: carneirosjuliane@gmail.com

ABSTRACT

Soil recovery after disturbance depends on various factors such as disturbance intensity, time since disturbance, and soil properties. In dry forests, population growth and increasing food demand can lead to shorter fallow periods following slash-and-burn practices, raising concerns about soil degradation. In this context, the aim of this study was to assess the regeneration of Caatinga dry forest soils following slash-and-burn agriculture, using soil nematodes as a *proxy* of soil biota across a 4-45-year chronosequence. We analyzed changes in secondary forest (post-disturbance, 9 areas) and native Caatinga (unaffected, 3 areas) from samples collected in the Catimbau National Park, Pernambuco, northeastern Brazil. We recorded 37717 nematodes in 92 genera from 36 families. Nematode abundance, composition, and genera dominance varied over time, with bacterivores nematodes prevailing in later stages, influencing carbon biomass and nematode metabolic footprints. Soil properties remain unchanged, but variations in bulk density, sand, and soil moisture still influence nematode taxonomic composition. Overall, our findings indicated that longer fallow periods do not necessarily lead to soil recovery in this dry forest. In the Caatinga, soil nematode communities recover quickly after disturbances; however, the soil food webs become more enriched rather than structured. The regeneration process is primarily shaped by an abundance of bacterivorous nematodes, which play a key role in providing most ecosystem services.

Keywords

Soil regeneration; Fallow; Bioindicators; Dry environments.

1. Introduction

The recovery of soil services and soil fauna following anthropogenic disturbance in secondary forests has become a persistent focal point in environmental discussions (Fichtner et al., 2014; Parkhurst et al., 2021), highlighting concerns about the required recovery time for previously disturbed ecosystems and the resurgence of new disturbed environments (Moreno-Mateos et al., 2017). Soil recovery is influenced by various factors, including fallow period, climate, soil type, and disturbance history (Brown and Lugo, 1990). This issue is particularly concerning for Seasonally Dry Tropical Forests (SDTFs) due to intense human occupation and soil exploitation, which often lead to severe degradation (Araujo et al., 2023). The pressure for land agriculture and other activities frequently results in incomplete recovery of these areas (Eaton and Lawrence, 2009), compromising ecosystem's health. Additionally, areas that were previously left fallow for longer periods are now being reused in shorter intervals (Eaton and Lawrence, 2009; Delang et al., 2016), not allowing the soil to adequately recover (Eaton and Lawrence, 2009). This practice can reduce the soil's ability to sustain biodiversity and agricultural productivity in the long term (Eaton and Lawrence, 2009).

The Caatinga forest is a mosaic of 13 different physiognomies spanning a broad range of woody plant densities found exclusively in northeastern Brazil (Silva et al., 2017). Similar to other SDTFs, Caatinga experiences significant anthropogenic disturbance from activities such as livestock farming, timber harvesting, and subsistence farming (Rito et al., 2017). Slash-and-burn agriculture practice, which involves clearing native forests and burning plant biomass to use its residues for crop cultivation, is well documented in the region (Silva et al., 2017). As soil nutrient content declines and the land is abandoned, a fallow period begins to recover the degraded area until new cycles of crop production initiate (Silva et al., 2017). However, fallow periods in the Caatinga have been relatively short for the necessary soil recovery, less than 15-20 years (Kauffman et al., 1993; Sobrinho et al., 2016), and growing population and increased food demand in the region (Silva and Barbosa, 2017) raise concerns about the further reduction of these fallow periods. Efforts have been made to understand how degraded areas recover from disturbance; however, most studies focus on aboveground communities, such as plant communities, showing mechanisms driving succession regeneration trajectories and the factors that influence them (Sobrinho et al., 2016; Rito et al., 2017; Barros et al., 2021). Studies focusing on belowground biota in the Caatinga have been less frequent, mostly done with

insects. Some patterns observed in ants were resilience and rapid recovery from disturbance (Bombi-Haedo et al., 2025), and dung beetles were shown to have relatively impoverished assemblages being dominated by a few generalist taxa (Filgueiras et al., 2021).

However, while insect-based studies have been insightful, soil nematodes can be considered a better model of underground soil biota, providing valuable insights into the disturbances experienced by soil ecosystems due to their roles in the soil food web. They are highly responsive to environmental changes, which makes them excellent indicators for assessing the impact of disturbances on soil ecosystems (Ferris et al., 2001). Their characteristics include their abundance, being described as the most abundant metazoans on the planet (Hodda, 2022); their key positions in most trophic levels, contributing to organic matter decomposition, nutrient cycling, and energy transfer (Neher, 2010). In addition to diverse life cycles and strategies, many taxa are highly sensitive and responsive to environmental stresses and conditions, allowing them to adjust their abundance, body biomass, selectivity, and metabolic processes (Ferris et al., 2001; Ruess and Ferris, 2004; Zhang et al., 2017). Changes in forest cover and soil properties can influence nematode abundance, composition, and metabolic footprints (Yeates, 2007; Silva et al., 2020; Silva et al., 2021). Extreme practices, such as the use of machinery or burning, along with the removal of plant biomass, can change soil properties, lead to declines in nematode abundance and diversity, as well as shifts in their composition (Yeates, 2007; Silva et al., 2020), which may reflect in their metabolic footprints (Silva et al., 2021). Grasslands and dry forests, which already exhibit a higher proportion of bacterivore nematodes, can have a greater increase due to human management, which induces changes in soil dynamics (Silva et al., 2021; Li et al., 2022). Time after disturbance also acts as a filter for soil nematode community structure, often changing the status of previously stressed environments to show signs of recovery as the nematode community becomes more complex over time (Ferris et al., 2001; Silva et al., 2020; Huang et al., 2023). As such, for Caatinga's previously disturbed areas, a soil nematode community analysis could significantly enhance our understanding of soil fauna and soil health dynamics, especially during the fallow periods in this biome.

In this study, we aim to assess the impact of regeneration in secondary forest stages and soil properties on the abundance, diversity, composition, and metabolic footprints of nematode communities in a chronosequence of dry secondary Caatinga forest areas following slash-and-burn disturbances. We hypothesize that: (1) Nematode abundance and diversity will increase along the chronosequence; (2) The taxonomic composition of nematodes and metabolic footprints will be influenced by the stage and soil properties; (3) The physical properties of the soil will have a more significant impact on nematodes than the chemical properties.

2. Material and methods

2.1. Study area

The study was conducted in the Catimbau National Park (8°24'00" and 8°36'35" S; 37°0'30" and 37°1'40" W), in Pernambuco state, northeastern Brazil. The park is part of the Caatinga domain, covering an area of 607 km² of the native dry tropical forest. The climate in the region is semiarid with a mean annual temperature of 23°C (Rito et al., 2017). The annual rainfall ranges from 1100 mm in the southeast to 480 mm in the northwest (Rito et al., 2017). The park is mainly composed of sandy quartzolic soils (about 70%) (Rito et al., 2017), and the vegetation includes shrubs and small trees (Rito et al., 2017), with the most representative are the vascular plant families Leguminosae and Euphorbiaceae and herbaceous families Poaceae, Asteraceae, and Cyperaceae (Athiê-Souza et al., 2019; Oliveira et al., 2023).

The park is still in the process of government acquisition (Specth et al., 2019), so the original residents remain and practice their economic activities such as raising livestock, extracting forest products, and “slash-and-burn” subsistence agriculture (Rito et al., 2017; Specth et al., 2019), a practice that involves the removal of native vegetation followed by burning to prepare the soil for cultivation (Silva et al., 2017). After the depletion of soil nutrients and the abandonment of the land, a fallow period begins to allow the recovery of the degraded area until new agricultural production cycles begin (Silva et al., 2017).

2.2. Soil sampling and nematode inventory

Soil samples were collected in May 2016, during the rainy season, from 12 plots, each measuring 50 x 20 meters and separated by at least 2 km. These plots were selected based on different land use types and histories: nine plots of secondary forest regenerating after abandonment of slash-and-burn agriculture, with successional ages ranging from 4 to 45 years, and three plots of native forest with no history of agriculture. Both areas were combined to create a chronosequence, with stages divided into SF1/initial (4-7 years), SF2/intermediary (17-20 years), SF3/advanced (37-45 years), and SF4/final (native forest). In each plot, three soil samples for fauna analysis and one sample for soil properties analysis were collected. Each sample was a composite from five randomly located sampling points, spaced 10 meters apart. Sub-samples were collected with a cylindrical collector at a depth of 0-30 cm, mixed, and a 1000 ml aliquot was packed in a polyethylene bag labeled with sample information.

Nematodes were extracted from soil samples using a mix of flotation, sedimentation, sieving, and centrifugal sucrose flotation techniques (Flegg and Hooper, 1970; Jenkins, 1964). Nematodes were initially preserved in a 3% formalin solution diluted in distilled water. They were then dehydrated using the glycerine-ethanol method (Seinhorst, 1959), which allows the

gradual infiltration of glycerine to prevent shrinkage. This process clarifies internal structures, making organs like gonads more visible. Finally, the nematodes were mounted on permanent glass slides with a paraffin ring for long-term preservation and analysis.

The abundance was measured as individuals per 100 mL of soil. About 100 nematodes per sample were identified to the genus level using an inverted microscope at 40x and 100x magnification. They were categorized into functional groups based on their trophic roles, such as bacterivores, fungivores, plant parasites, and omnivore-predators (Yeates et al., 1993; Ferris, 2023). Additionally, they were classified according to their life-course strategies on the colonizer-persister scale (c-p 1-5), with groups 1-2 referred to as "enrichment opportunists", with short generation times, high fecundity, tolerance to disturbances- resembling r-strategists, and groups 3-5 resembling K-strategists due to their longer life cycles, larger bodies, lower reproduction rates, and sensitivity to environmental disturbances (Bongers, 1990; Bongers and Bongers, 1998).

After identification, the length and maximum body diameter of all identified adult nematodes in each soil sample were measured using an ocular micrometer. Nematode fresh weight was calculated using the formula:

$$W = (L^3 * D^2) / (1.6 * 10^6) \quad (1)$$

where W is the fresh weight (μg) of a nematode, and L and D are its body length (μm) and greatest body diameter (μm), respectively (Andrássy, 1956; Ferris, 2010). Assuming the dry weight of a nematode is 20% of its fresh weight and that carbon (C) constitutes 52% of the dry weight (Ferris, 2010), the total nematode biomass C was calculated as

$$52 \% \times 20 \% \text{ Wt}/100 (\mu\text{g ml}^{-1}) \quad (2)$$

where Wt is the fresh body weight (Ferris, 2010). To evaluate the magnitude of ecosystem functions provided by nematodes of the soil food web across different forest stages, the nematode metabolic footprint (NMF) was calculated using the following formula:

$$NMF = \Sigma(Nt(0.1 \frac{Wt}{mt} + 0.273(W^{0.75}))) \quad (3)$$

where Nt is the number of taxa in each trophic group of interest, Wt represents the body weight and mt is the cp values of genus t, respectively (Ferris, 2010). The NMF was divided into: enrichment footprint (efootprint), representing the metabolic footprint of nematodes that respond rapidly to resource enrichment (c-p 1-2); structure footprint (sfootprint), representing the metabolic footprint of higher trophic levels (c-p 3-5) that regulate the food web, indicative of similar function organisms in the non-nematode community; bacterial footprints (BF footprint), fungal footprints (FF footprint), and plant parasite footprints (PP footprint), which

indicate the C and energy entering the soil food web through their respective channels (Ferris, 2010).

2.3. Environmental variables

Soil samples were sent to the Instituto Agrônômico de Pernambuco (IPA) laboratory for analysis of chemical and physical properties, following the methods outlined by EMBRAPA (2011). After statistical analysis, the selected variables were bulk density, sand, silt, clay, pH, soil moisture, and cation-exchange capacity (CEC), as these are key soil components, correlate with nematode communities (Silva et al., 2020), and exhibit minimal or no multicollinearity. Bulk density was measured using the compliant cavity method. Soil texture classes were determined using the densimeter method. Soil moisture was assessed gravimetrically by drying samples at 105°C for 24 hours. Soil pH was measured in a 1:2.5 soil-water suspension (using water, KCl, or CaCl²) with a combined electrode potentiometer. The cation-exchange capacity (CEC) was determined using the 1 mol L⁻¹ KCl method.

2.4. Data analyses

We assessed multicollinearity among soil variables using the "cor()" function in R to generate a correlation table and the "vif" function from the "car" package to calculate the Variance Inflation Factor. Differences in soil properties along the chronosequence were analyzed using univariate analysis of variance (ANOVA) or the Kruskal-Wallis test, depending on the fulfillment of normality and homogeneity assumptions, in R version 4.1.1 (R Core Team, 2021). We calculated the total abundance (individuals/100 ml⁻¹ of soil), carbon biomass (µg/ml⁻¹), and total metabolic footprints (µg C/ml⁻¹) of nematodes and their functional groups from the study plots. Diversity was measured using Hill numbers ($q = 0, 1, 2$), which integrate both species richness and evenness (Chao et al., 2014). Specifically, q_0 represents species richness, q_1 corresponds to the exponential of Shannon entropy, weighting common species more heavily, and q_2 is the inverse of the Simpson index, emphasizing the most dominant species.

We applied one-way ANOVA and Kruskal-Wallis tests to evaluate differences in abundance, carbon biomass, metabolic footprints, and diversity across study areas, following normality and homogeneity assessments in R version 4.1.1 (R Core Team, 2021). Post-hoc tests were conducted after observing differences, to determine which groups differed significantly.

To examine potential differences in the taxonomic composition of nematode communities across experimental forest areas, we performed Non-Metric Multidimensional Scaling (nMDS) based on the Bray-Curtis similarity matrix (individuals/100 ml⁻¹ of soil), followed by PERMANOVA. Additionally, PERMANOVA was used to assess similarity between areas in R version 4.1.1 (R Core Team, 2021).

To investigate the influence of soil properties on the nematode community, we conducted multivariate analyses in PRIMER v6 (Clarke and Gorley, 2006), including a Canonical Analysis of Principal Coordinates (CAP) with a 9999-permutation test to identify environmental gradients. Additionally, we applied Generalized Linear Models (GLMs) with a Gamma error distribution and a log link function to evaluate the effects of temporal changes and soil properties on nematode carbon biomass and metabolic footprints ($\mu\text{g C/ml}^{-1}$), including efootprint, sfootprint, BF footprint, FF footprint, and PP footprint. Each response variable was modeled separately using GLMs in R version 4.1.1, with overdispersion diagnostics performed for all models. Finally, to further explore significant model results, we conducted pairwise comparisons of factors and their interactions using the "emmeans" package with the Tukey method.

3. Results

3.1. Chronosequence effect on soil properties

Only the sand percentage varied significantly among the areas ($P < 0.05$), while bulk density, clay content, residual soil moisture, pH, and cation-exchange capacity (CEC) showed no significant differences ($P > 0.05$, Table 1). Sand levels were highest in SF3, followed by SF4, SF2, and SF1. These results indicate an impoverished sandy soil across forest stages.

3.2. Structure and composition of nematode community

A total of 37,717 soil nematodes were counted across 92 different genera (Table S1). The predominant families were Cephalobidae (22 genera), Aporcelaimidae (6 genera), Qudsianematidae (6 genera), and Rhabditidae (6 genera). Throughout all stages of regeneration, 23 genera were consistently present, and SF1, SF2, SF3, and SF4 harbored 56, 46, 60, and 50 genera, respectively. Notably, *Acrobeles* and *Xiphinema* were the dominant genera across all regeneration stages, contributing significantly to the feeding composition (under 'Trophic group', bacterial and omnivore, Table S1) with percentages of approximately 9% and 20% in SF1, to 33% and 13% in SF2, 21% and 21.6% in SF3, and 13.3% and 23.8% in SF4.

The total abundance of nematodes differed among the stages of forest regeneration ($X^2=17.700$, $df=3$, $p=0.0005$). The highest nematode abundance was recorded in SF2, with 13,105 nematodes, whereas the lowest abundance was found in SF4, with 6,556 soil nematodes (Fig. 1). The nematode trophic groups also differed in all stages (Bacterivores: $X^2=13.656$, $df=3$, $p=0.003$; Fungivores: $X^2=14.044$, $df=3$, $p=0.002$; Omnivore-predators: $X^2=9.958$, $df=3$, $p=0.018$), except for plant parasites ($X^2=2.943$, $df=3$, $p=0.400$). The distribution of trophic groups also shifted across the stages of forest regeneration. Bacterivores were predominant in

SF2 (52.91%), followed by SF4 (55.81%), SF3 (44.68%), and SF1 (22.39%). Omnivores were higher in SF1 (48.68%), followed by SF3 (26.62%), SF2 (19.09%), and SF4 (16.79%). Fungivores were higher in SF1 (3.25%), followed by SF3 (2.57%), SF2 (1.78%), and SF4 (0.18%). Plant parasites were higher in SF4 (27.16%), followed by SF3 (26.17%), SF2 (26.13%), and SF1 (25.72%).

Nematode mean diversity for the Hill's numbers did not differ among secondary forests, except for the order 2D ($X^2=8.845$, $df=3$, $p=0.031$). Mean diversity in this order was higher in the first three stages of the secondary forest (SF1, SF2, and SF3) than in the mature stage – SF4 ($P<0.05$; Fig. 2. Table S2).

3.3. Effect of soil properties on nematode taxonomic composition

The taxonomic composition of the nematode community varied significantly across different types of secondary forests (NMDS, PERMANOVA: all, $P=0.001^{***}$, Fig. 3). The PERMANOVA pairwise tests indicated that the taxonomic stages of the stages SF1, SF2, and SF3 were more similar to each other compared to the mature stage of the secondary forest, SF4 ($P<0.05$. Table S3).

CAP analysis showed that the set of variables that most influenced the community over the years was bulk density, sand, and soil moisture, indicating a clear separation of the nematode community in the chronosequence (Permutation test=0.0001, Fig. 4). SF1 showed a varied dynamic around bulk density vector, part of the community in SF2 was associated with moisture, and another part with CEC and sand. SF3 was mainly concentrated around sand and SF4 around sand and CEC. Sand was the vector with the most clustered areas, from communities in SF2, SF3, and SF4.

3.4. Effect of soil properties and forest stage on nematode carbon biomass and metabolic footprints

The total carbon biomass and trophic groups of nematodes did not differ among the areas, except for bacterivores, higher in SF2 and SF4 ($P<0.05$, Fig. 5, Table 2). Among the metabolic footprints, only efootprint and BFfootprint were significant, higher in SF2 and SF4 ($P<0.05$, Table 2), while sfootprint, FFfootprint, and PPfootprint did not show differences ($P>0.05$, Table 2).

The effect of environmental variables on nematode carbon biomass was significant only for bacterivores, influenced by sand ($P<0.05$, Table S5.). There was no effect between soil variables and regeneration stages on the nematode metabolic footprints ($P>0.05$, Table S5).

4. Discussion

4.1. Chronosequence effects on soil properties

Our results showed that most soil variables did not change during secondary dry forest regeneration in the Caatinga. Among the variables studied, only the sand percentage exhibited significant changes. This increase in sand content over the years may be linked to the initial exposure of the soil after the slash-and-burn processes that favored erosion processes and loss of smaller particles (Fachin et al., 2021), as well as the low amount of organic matter input in Caatinga regenerating dry forests (Kulka et al., 2024; Menezes et al., 2024) that does not allow soil aggregates to form (Huang and Hartemink, 2020). Corroborating with previous research, bulk density, residual moisture, clay, silt, pH, and CEC, did not change and remained low and consistent across study areas, likely due to the inherent properties of sandy soils (Huang, Hartemink., 2020), as well as Caatinga's biome characteristics - season, precipitation- that influence soil profile development (Barros et al., 2021; Kulka et al., 2024; Menezes et al., 2024).

4.2. Chronosequence effect on soil nematode abundance and community structure

Changes in soil nematode abundance and community composition linked to the regeneration process in secondary forests after land abandonment have been studied in various scenarios (Silva et al., 2020; Zhang et al., 2023). The most common pattern observed is an increase in soil nematode abundance from the initial to mid-forest regeneration stages, followed by a decrease in the later stages, correlated to soil physical characteristics and vegetation growth (Zhang et al., 2023). Similar findings were observed in this study, where total soil nematode abundance was highest in SF2 and lowest in SF4, with both plant-parasitic and bacterivorous nematodes showing a decreasing pattern toward the later stages of forest regeneration, partially agreeing with our first hypothesis. Nematode trophic composition also changed along the forest stages, with SF1 being dominated by omnivore-predator nematodes and shifting to primarily bacterial nematodes in SF2, SF3, and SF4.

Concerning trophic groups, our results are consistent with previous reports that suggest, that depending on the nature of the disturbance, as long as soil fauna is not completely eliminated, bacterivore nematodes, especially cp2, may become dominant in secondary succession (Bongers and Bongers, 1998; Hanel, 2003). Changes in soil nutrient status and microbial activity resulting from plant reorganization and alterations in soil properties lead to an increase in the abundance of nematode groups, particularly general opportunistic r-strategist nematodes, which become dominant in the process (Bongers and Bongers, 1998; Silva et al, 2020). Variations in the abundance of fungivorous and plant-parasitic nematodes along with forest

regeneration may be related to the quality of organic input, such as plant litter and root exudates over the years (Ferris and Matute, 2003; Van Eekeren et al., 2009). Fungivorous nematodes rely on more complex organic resources (Ruess and Ferris, 2004), and the dominance of shrubs and small trees during Caatinga's regeneration (Barros et al., 2021) may have affected their abundance. Previous findings have reported that plant-parasitic nematodes are positively correlated with the fine root mass of shrubs, changing their abundance according to the availability of food resources (Van Eekeren et al., 2009). Omnivore-predator abundance, however, receives limited influence from plant roots and exudates (Viketoft et al., 2009), being mainly influenced by the lower abundance of their prey and alterations in soil properties. Due to their sessile habit and permeable cuticle, omnivore-predators are relatively sensitive to soil composition (Bongers and Bongers, 1998). In our study, which covers a 0-30 cm layer of soil profile, the increase in sand content and reduction in moisture may have negatively affected their abundance over the years.

Contrary to our expectations, soil nematode diversity did not increase with the regeneration, except order 2D in Hill numbers for the early to advanced stages. Implying that more abundant genera are similar in these forest stages. This might be explained by the significant changes in resource availability for soil nematodes during forest succession in the Caatinga. For example, Barros et al. (2021) reported that even though plant diversity changed with forest age, the presence of many genera from Fabaceae and Euphorbiaceae families distributed across all environments, regardless of regeneration time or the level of chronic anthropogenic disturbance, resulted in a certain degree of phylogenetic homogenization of plant assemblages throughout the regeneration process. Another important fact is that nematodes tend to recover quickly from disturbance (Holtkamp et al., 2008), having only observed significant changes in diversity when exposed to extreme treatments, such as slash-and-burn with a lack of plant biomass (Bloemers et al., 1997), which is not the case of our research.

As we expected, soil nematode taxonomic composition did change over the years, resulting in distinct clusters for each stage. The difference observed among the study areas may be related to variations in the abundance or absence of certain nematode genera. These primarily included the abundance of the generalist bacterivores from the family Cephalobidae and the generalist plant parasite *Xiphinema*; and the absence of omnivore-predators from the family Aporcelaimidae (Yeates et al., 1993; Bongers and Bongers, 1998). The adaptability of the Cephalobidae family to dry regions and dry forests has been well documented (Papatheodorou et al., 2004; Nielsen et al., 2014; Silva et al., 2020). *Acrobeles*'s high abundance specifically has been reported by Silva et al. (2020) in the Caatinga secondary forest, related to its tolerance

to dry semi-arid environments, dispersal and colonial ability, and reproductive response. As for plant parasites, specifically *Xiphinema*, the high abundance in our study was related to the native vegetation. The spread of the genus and its polyphagous range has been well documented in Brazil, not only in agricultural areas but also related to shrubs and small trees of Cerrado and Caatinga (Oliveira et al., 2003; Caixeta et al., 2023). As for omnivorous-predators presence in this forest succession, it may be related to the soil water status (Háněl, 2010) across stages, relatively more present in SF1. Generally, the nematode composition indicated a highly unstable soil nematode structure along forest regeneration, as observed in previous studies, related to soil properties and resource availability (Francini et al., 2018; Wang et al., 2021). However, pairwise tests revealed that despite high alpha diversity, beta diversity was lower, with few genera changing between stages. This differs from the final stage, where a significant turnover of genera was observed. As such, other environmental variables might influence nematode composition, such as litter accumulation, root exudates, and soil properties (Zhang et al., 2023), placing a different taxonomic composition at the final stage of the dry forest.

4.3. Correlation between soil properties and nematode community taxonomic composition

Nematode community structure can be influenced not only by the plant biomass but also by soil properties (Goede and Bongers, 1994; Háněl, 2010), as they directly and indirectly influence above and below-ground soil biota (Šalamún et al., 2017). Similarly, our results revealed an environmental gradient influencing the taxonomic structure of soil nematodes during regeneration, with physical properties playing the predominant role, which supports our third hypothesis. CAP analysis indicated that the soil properties that most contributed to shaping the nematode community were lower bulk density (BD), sand content, and soil moisture, acting as a filter for soil nematode genera. SF1 for example showed a varied dynamic around the BD vector. However, for this area we registered the lower values of BD, meaning that for this community, these lowered values influenced their composition. Reduction of bulk density generally can be associated with an increase in organic matter content and higher soil moisture levels which may improve movement and reproduction of nematodes (Yeates and Bongers, 1999). Similar can be deduced from SF2, which had a separate effect from soil moisture, sand and also CEC. This stage had the highest abundance in our study. Soil opportunists' nematodes reacted to these environmental variables (e.g. bacterivore and plant-parasitic nematodes), and multiplied rapidly. From SF3 to SF4 sand content restricted more soil nematode composition, lowering the abundance of some genera and favoring more bacterivores and plant parasitic nematodes, such as *Hemicycliophora* (Olabiya et al., 2009) in SF4. But soil nematode

composition also received a separate effect from other soil properties, with BD in SF3, and CEC and pH in SF4, which may have influenced other less abundant nematode taxa.

4.4. Effects of soil properties and forest stage on nematode carbon biomass and metabolic footprints

In our study, we found that only the biomass C of bacterivores, BFfootprint, and efootprint were affected by forest regeneration, while other nematode footprints did not differ among areas. The stages SF2 and SF4 exhibited the highest biomass C values for bacterivores, which positively correlated with the increasing pattern of sand content compared to the other trophic groups in the same stages. The non-significance of the other groups may be also correlated to the changes in environmental variables, whereas not only the reduction in moisture and sand content but also the food resources may restrict genera of fungivore, plant-parasite, and omnivore-nematodes (Bongers and Bongers, 1998). The BFfootprint indicated that resource assimilation in the nematode faunal web occurred primarily through the bacterial channel. Similar findings were reported by Silva et al. (2021), where the predominance of the nematode bacterial family Cephalobidae, due to their adaptative ability in this dry forest, influenced decomposition by regulating the population density and metabolic activity of bacteria. As we observed the same abundance and composition in this study, we can also conclude that this family is dominant and correlated to this metabolic footprint. As for the values of efootprint and sfootprint, we can conclude that Caatinga regeneration did not lead to higher levels of structure as expected but maintained a relatively highly unstable enrichment environment and lower structure levels, mainly related to the input of soil food resources into soil food web (Ferris et al., 2001). The efootprint varied along forest succession, being higher in SF2 and SF4. This fluctuation may be correlated to the changes in environmental conditions (e.g., organism mortality from reduced abundance, turnover in SF3 to SF4, and environmental shifts related to the environmental variables) (Ferris et al., 2001). The resulting surge in microbial activity from these changes may influence bacterial-feeding enrichment opportunists (Ba1), such as the families Rhabditidae, Panagrolaimidae, and Diplogasteridae, leading to higher levels of energy assimilation (Ferris et al., 2001). In general, environmental variables did not have a direct effect on soil nematode metabolic footprints but indirectly interacted with them in the soil food web.

5. Conclusions

This study accentuated soil nematodes' importance as bioindicators of soil health in the forest Caatinga regeneration. Soil properties such as sand, bulk density, and soil moisture along with forest succession, directly and indirectly played an important role in shaping the soil nematode

community structure and metabolic footprints. We conclude that Caatinga's regeneration in a chronosequence of 4-45 years did not show high levels of structure. The nematode faunal web is *enriched*, with inputs of soil food resources and changes in environmental variables during regeneration driving changes in nematode composition and its role in nutrient cycling. Soil bacterivore nematodes contributed the most to the changes in the soil nematode community, shaping its structure and its contribution to ecosystem services through their metabolic footprints.

CRedit authorship contribution statement

Silva D.G: Writing – review & editing, Writing – original draft, Methodology, Conceptualization, Analysis. **Silva, I.I.M:** Writing – review & editing, Conceptualization. **Silva J.V.C.L:** Sampling, Writing – review & editing, Conceptualization. **Esteves, A.M:** Writing – review & editing, Conceptualization, Supervision.

Declaration of competing interest

The authors declare there is no potential conflict of interest regarding this article.

Funding

This work was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001, and by the Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE). Silva D.G has a scholarship from FACEPE Graduate Scholarship: IBPG-1924-2.04/22.

References

- Andrássy, I., 1956. Die Rauminhalts- und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zoologica Hungarica* 2, 1–15.
- Araujo, H.F.P., Canassa, N.F., Machado, C.C.C., Tabarelli, M., 2023. Human disturbance is the major driver of vegetation changes in the Caatinga dry forest region. *Scientific Reports* 13, 18440. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-45571-9>.
- Athiê-Souza, S.M., Melo, J.I.M. de, Silva, L.P. da, Santos, L.L. dos, Santos, J.S. dos, Oliveira, L. dos S.D. de, Sales, M.F. de, 2018. Phanerogamic flora of the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. *Biota Neotrop.* 19. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2018-0622>.
- Barros, M.F., Ribeiro, E.M.S., Vanderlei, R.S., de Paula, A.S., Silva, A.B., Wirth, R., Cianciaruso, M.V., Tabarelli, M., 2021. Resprouting drives successional pathways and

- the resilience of Caatinga dry forest in human-modified landscapes. *For. Ecol. Manag.* 482, 118881. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118881>.
- Bloemers, G.F., Hodda, M., Lamshead, P.J.D., Lawton, J.H., Wanless, F.R., 1997. The effects of forest disturbance on diversity of tropical soil nematodes. *Oecologia* 111, 575–582. <https://doi.org/10.1007/s004420050274>.
- Bombi-Haedo, K., Oliveira, F.M.P., Arnan, X., Ribeiro-Neto, J.D., Leal, I.R. 2025. Ant community recovery in regenerating Caatinga dry forest following slash-and-burn agriculture. *J. Arid Environ.*, 227, 105298. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2024.105298>.
- Bongers, T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14–19. <https://doi.org/10.1007/bf00324627>.
- Bongers, T., Bongers, M., 1998. Functional diversity of nematodes. *Appl. Soil Ecol.* 10, 239–251. [https://doi.org/10.1016/s0929-1393\(98\)00123-1](https://doi.org/10.1016/s0929-1393(98)00123-1).
- Brown, S., Lugo, A.E., 1990. Tropical secondary forests. *J. Trop. Ecol.* 6, 1–32. <https://doi.org/10.1017/S0266467400003989>.
- Caixeta, L.B., Silva, J.V.C.L., Castañeda, N.E.N., Castro, J.M.C., Cares, J., 2023. Nematodes as bioindicators of soil health in different land uses in the São Francisco River Valley, Brazil. *Nematology* 26, 211–225. <https://doi.org/10.1163/15685411-bja10303>.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M., 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84, 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, 192 p.
- Delang, C.O., Weiyi, X., Brooke, B., Chun, K.P., 2016. The Effect of Fallow Period Length on the Abundance and Diversity of Usable Plant Assemblages in Shifting Cultivation System (Swidden Agriculture) in Northern Laos. *Pol. J. Ecol.* 64, 350–356. <https://doi.org/10.3161/15052249pje2016.64.3.005>.
- Eaton, J.M., Lawrence, D., 2009. Loss of carbon sequestration potential after several decades of shifting cultivation in the Southern Yucatán. *For. Ecol. Manag.* 258, 949–958. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.019>.
- EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 2011. *Manual de Métodos de Análise de Solo*, 2nd ed. Rio de Janeiro, RJ.

- 472 Fachin, P.A., Costa, Y.T., Thomaz, E.L., 2021. Evolution of the soil chemical properties in
473 slash-and-burn agriculture along several years of fallow. *Sci. Total Environ.* 764,
474 142823. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142823>.
- 475 Ferris, H., 2010. Form and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web.
476 *Eur. J. Soil Biol.* 46, 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.01.003>.
- 477 Ferris, H., 2023. NEMAPLEX: The Nematode-Plant Expert Information System. URL
478 <http://nemaplex.ucdavis.edu/> (accessed 4.29.23).
- 479 Ferris, H., Bongers, T., de Goede, R.G.M., 2001. A framework for soil food web diagnostics:
480 extension of the nematode faunal analysis concept. *Appl. Soil Ecol.* 18, 13–29.
481 [https://doi.org/10.1016/s0929-1393\(01\)00152-4](https://doi.org/10.1016/s0929-1393(01)00152-4).
- 482 Ferris, H., Matute, M.M., 2003. Structural and functional succession in the nematode fauna of
483 a soil food web. *Appl. Soil Ecol.* 23, 93–110. [https://doi.org/10.1016/s0929-](https://doi.org/10.1016/s0929-1393(03)00044-1)
484 [1393\(03\)00044-1](https://doi.org/10.1016/s0929-1393(03)00044-1).
- 485 Fichtner, A., von Oheimb, G., Härdtle, W., Wilken, C., Gutknecht, J.L.M., 2014. Effects of
486 anthropogenic disturbances on soil microbial communities in oak forests persist for
487 more than 100 years. *Soil Biol. Biochem.* 70, 79–87.
488 <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.12.015>.
- 489 Filgueiras, B.K.C., Peres, C.A., Iannuzzi, L., Tabarelli, M., Leal, I.R. (2021). Recovery of
490 dung beetle assemblages in regenerating Caatinga dry forests following slash-and-burn
491 agriculture. *For. Ecol. Manag.*, 496, 119423.
492 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119423>.
- 493 Flegg, J.J.M., Hooper, D.J., 1970. Extraction of free-living stages from soil, in: Southey, J.F.
494 (Ed.), *Laboratory Methods for Work with Plant and Soil Nematodes*. Her Majesty's
495 Stationery Office, London, pp. 5–22.
- 496 Francini, G., Hui, N., Jumpponen, A., Kotze, D.J., Romantschuk, M., Allen, J.A., Setälä, H.,
497 2018. Soil biota in boreal urban greenspace: Responses to plant type and age. *Soil*
498 *Biol. Biochem.* 118, 145–155. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.11.019>.
- 499 Goede, R.G.M. de, Bongers, T., 1994. Nematode community structure in relation to soil and
500 vegetation characteristics. *Appl. Soil Ecol.* 1, 29–44. [https://doi.org/10.1016/0929-](https://doi.org/10.1016/0929-1393(94)90021-3)
501 [1393\(94\)90021-3](https://doi.org/10.1016/0929-1393(94)90021-3).
- 502 Háněl, L., 2003. Recovery of soil nematode populations from cropping stress by natural
503 secondary succession to meadow land. *Appl. Soil Ecol.* 22, 255–270.
504 [https://doi.org/10.1016/s0929-1393\(02\)00152-x](https://doi.org/10.1016/s0929-1393(02)00152-x).

- Háněl, L., 2010. An outline of soil nematode succession on abandoned fields in South Bohemia. *Appl. Soil Ecol.* 46, 355–371. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.10.005>
- Hodda, M., 2022. Phylum Nematoda: a classification, catalogue and index of valid genera, with a census of valid species. *Zootaxa* 5114, 1–289. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5114.1.1>
- Holtkamp, R., Kardol, P., van der Wal, A., Dekker, S.C., van der Putten, W.H., de Ruiter, P.C., 2008. Soil food web structure during ecosystem development after land abandonment. *Appl. Soil Ecol.* 39, 23–34. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.11.002>
- Huang, J., Hartemink, A.E., 2020. Soil and environmental issues in sandy soils. *Earth-Sci. Rev.* 208, 103295. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103295>.
- Huang, J., Huang, T., Chen, J., Li, G., Wang, Z., Huo, N., 2023. Nematode Community Characteristics Indicate Soil Restoration under Different Revegetation Approaches in the Semiarid Area of the Chinese Loess Plateau. *Forests* 14, 1886–1886. <https://doi.org/10.3390/f14091886>.
- Jenkins, W.R., 1964. A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil. *Plant Dis. Rep.* 48, 692.
- Kauffman, J.B., Sanford, R.L., Cummings, D.L., Salcedo, I.H., Sampaio, E.V.S.B., 1993. Biomass and Nutrient Dynamics Associated with Slash Fires in Neotropical Dry Forests. *Ecology* 74, 140–151. <https://doi.org/10.2307/1939509>.
- Kulka, D.D., Santos, C.A., França, J., Machado, R., Tabarelli, M., 2024. Increased aridity and chronic anthropogenic disturbance reduce litter productivity in a Caatinga dry forest. *For. Ecol. Manag.* 553, 121640–121640. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121640>.
- Li, X., Liu, T., Li, H., Geisen, S., Hu, F., Liu, M., 2022. Management effects on soil nematode abundance differ among functional groups and land-use types at a global scale. *J. Anim. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13744>.
- Menezes, A.G.S., Lins, S.R.M., Silva, C.S.G., Tabarelli, M., Filgueiras, B.K.C., 2024. Negative effects of human disturbance and increased aridity on root biomass and nutrients along the regeneration of a tropical dry forest in the context of slash-and-burn agriculture. *Sci. Total Environ.* 934, 172955–172955. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.172955>.
- Moreno-Mateos, D., Barbier, E.B., Jones, P.C., Jones, H.P., Aronson, J., López-López, J.A., McCrackin, M.L., Meli, P., Montoya, D., Rey Benayas, J.M., 2017. Anthropogenic ecosystem disturbance and the recovery debt. *Nat. Commun.* 8, 14163. <https://doi.org/10.1038/ncomms14163>.

- Neher, D.A., 2010. Ecology of Plant and Free-Living Nematodes in Natural and Agricultural Soil. *Annu. Rev. Phytopathol.* 48, 371–394. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114439>.
- Nielsen, U.N., Ayres, E., Wall, D.H., Li, G., Bardgett, R.D., Wu, T., Garey, J.R., 2014. Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 968–978. <https://doi.org/10.1111/geb.12177>.
- Olabiya, T.I., Olayiwola, A.O., Oyediran, G.O., 2009. Influence of Soil Textures on Distribution of Phytonematodes in the South Western Nigeria. *World J. Agric. Sci.* 5 (5), 557–560.
- Oliveira, C.M.G., Brown, D.J.F., Neilson, R., Monteiro, A.R., Ferraz, L., Lamberti, F., 2003. The occurrence and geographic distribution of *Xiphinema* and *Xiphidorus* species (Nematoda: Longidoridae) in Brazil. *Helminthologia* 40, 41–54.
- Oliveira, F.R., Centeno-Alvarado, D., Oliveira, F.M.P., Wirth, R., Lopes, A.V., Leal, I.R., 2023. Divergent effects of leaf-cutting ant herbivory and soil engineering on the reproductive success of plants in a Caatinga dry forest. *Ecol. Entomol.* 49. <https://doi.org/10.1111/een.13289>.
- Papatheodorou, E.M., Argyropoulou, M.D., Stamou, G.P., 2004. The effects of large- and small-scale differences in soil temperature and moisture on bacterial functional diversity and the community of bacterivorous nematodes. *Appl. Soil Ecol.* 25, 37–49. [https://doi.org/10.1016/s0929-1393\(03\)00100-8](https://doi.org/10.1016/s0929-1393(03)00100-8).
- Parkhurst, T., Prober, S.M., Hobbs, R.J., Standish, R.J., 2021. Global meta-analysis reveals incomplete recovery of soil conditions and invertebrate assemblages after ecological restoration in agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* 59, 358–372. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13852>.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rito, K.F., Arroyo-Rodríguez, V., Queiroz, R.T. de, Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *J. Ecol.* 105, 828–838. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>.
- Ruess, L., Ferris, H., 2004. Decomposition pathways and successional changes, in: Cook, R., Hunt, D. (Eds.), *Proceedings of the Fourth International Congress of Nematology*, 8–13 June 2002, Tenerife, Spain. Brill, pp. 547–556. https://doi.org/10.1163/9789004475236_054.

- 573 Šalamún, P., Hanzelová, V., Miklisová, D., Šestínová, O., Findoráková, L., Kováčik, P., 2017.
 574 The effects of vegetation cover on soil nematode communities in various biotopes
 575 disturbed by industrial emissions. *Sci. Total Environ.* 592, 106–114.
 576 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.02.238>.
- 577 Seinhorst, J.W., 1959. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to
 578 anhydrous glycerin. *Nematologica* 4, 67–69.
- 579 Silva, J.M.C. da, Leal, I.R., Tabarelli, M. (Eds.), 2017. *Caatinga: The Largest Tropical Dry*
 580 *Forest Region in South America*, 1st ed. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3)
 581 [3-319-68339-3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3).
- 582 Silva, J.V.C.L., Ferris, H., Cares, J.E., Esteves, A.M., 2021. Effect of land use and seasonality
 583 on nematode faunal structure and ecosystem functions in the Caatinga dry forest. *Eur.*
 584 *J. Soil Biol.* 103, 103296. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2021.103296>.
- 585 Silva, J.V.C.L., Hirschfeld, M.N.C., Cares, J.E., Esteves, A.M., 2020. Land use, soil
 586 properties and climate variables influence the nematode communities in the Caatinga
 587 dry forest. *Appl. Soil Ecol.* 150, 103474. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103474>.
- 588 Sobrinho, M.S., Tabarelli, M., Machado, I.C., Sfair, J.C., Bruna, E.M., Lopes, A.V., 2016.
 589 Land use, fallow period and the recovery of a Caatinga forest. *Biotropica* 48, 586–597.
 590 <https://doi.org/10.1111/btp.12334>.
- 591 Specht, M.J., Santos, B.A., Marshall, N., Melo, F.P.L., Leal, I.R., Tabarelli, M., Baldauf, C.,
 592 2019. Socioeconomic differences among resident, users and neighbour populations of
 593 a protected area in the Brazilian dry forest. *J. Environ. Manag.* 232, 607–614.
 594 <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.101>.
- 595 Van Eekeren, N., Van Liere, D., De Vries, F., Rutgers, M., De Goede, R., Brussaard, L.,
 596 2009. A mixture of grass and clover combines the positive effects of both plant species
 597 on selected soil biota. *Appl. Soil Ecol.* 42, 254–263.
 598 <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.04.006>.
- 599 Vikićtoft, M., Bengtsson, J., Söhlenius, B., Berg, M.P., Petchey, O., Palmborg, C., Huss-
 600 Danell, K., 2009. Long-term effects of plant diversity and composition on soil
 601 nematode communities in model grasslands. *Ecology* 90, 90–99.
 602 <https://doi.org/10.1890/08-0382.1>.
- 603 Wang, J., Zheng, Y., Shi, X., Lam, S.K., Lucas-Borja, M.E., Huang, Z., 2021. Nature
 604 restoration shifts the abundance and structure of soil nematode communities in
 605 subtropical forests. *Plant Soil* 471, 315–327. [https://doi.org/10.1007/s11104-021-](https://doi.org/10.1007/s11104-021-05229-9)
 606 [05229-9](https://doi.org/10.1007/s11104-021-05229-9).

- 607 Yeates, G.W., 2007. Abundance, diversity, and resilience of nematode assemblages in forest
608 soils. *Can. J. For. Res.* 37, 216–225. <https://doi.org/10.1139/x06-172>.
- 609 Yeates, G.W., Bongers, T., 1999. Nematode diversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst.*
610 *Environ.* 74, 113–135. [https://doi.org/10.1016/s0167-8809\(99\)00033-x](https://doi.org/10.1016/s0167-8809(99)00033-x).
- 611 Yeates, G.W., Bongers, T., De Goede, R.G.M., Freckman, D.W., Georgieva, S.S., 1993.
612 Feeding Habits in Soil Nematode Families and Genera—An Outline for Soil
613 Ecologists. *J. Nematol.* 25, 315–331.
- 614 Zhang, X., Ferris, H., Mitchell, J., Liang, W., 2017. Ecosystem services of the soil food web
615 after long-term application of agricultural management practices. *Soil Biol. Biochem.*
616 111, 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.03.017>.
- 617 Zhang, X., Huang, J., Chen, J., Li, G., He, H., Huang, T., Ding, J., 2023. Changes in diversity
618 patterns and assembly processes of soil nematode communities during forest
619 secondary succession on the Loess Plateau. *For. Ecol. Manag.* 529, 120734–120734.
620 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120734>.

Tables:**Table 1.** Mean values ($\pm$ SD) of soil physical and chemical properties in the secondary forest stages, in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil.

Soil properties	Variables	Secondary forest stages				<i>p</i> -Value	Test
		SF1	SF2	SF3	SF4		
Physical	Bulk density (g/cm ³)	1.59 $\pm$ 0.01	1.64 $\pm$ 0.04	1.65 $\pm$ 0.07	1.61 $\pm$ 0.02	0.419	Kruskall-Wallis
	Clay (%)	4.0 $\pm$ 0.0	4.0 $\pm$ 0.0	4.0 $\pm$ 0.0	4.0 $\pm$ 0.0	---	---
	Sand (%)	47.6 $\pm$ 11.7	59.3 $\pm$ 0.02	73.6 $\pm$ 3.51	69.3 $\pm$ 3.51	0.009	ANOVA
	Silt (%)	2 $\pm$ 0.80	3.3 $\pm$ 2.17	2.6 $\pm$ 1.80	3 $\pm$ 1.50	0.862	Kruskall-Wallis
Chemical	Residual soil moisture (%)	0.73 $\pm$ 0.06	0.61 $\pm$ 0.10	0.35 $\pm$ 0.18	0.68 $\pm$ 0.21	0.117	ANOVA
	pH	5.3 $\pm$ 0.0	5.8 $\pm$ 0.40	5.6 $\pm$ 0.20	5.5 $\pm$ 0.10	0.295	ANOVA
	Cation-exchange capacity (cmolc/dm ³)	4.6 $\pm$ 0.45	3.8 $\pm$ 0.31	5.43 $\pm$ 2.20	3.23 $\pm$ 0.78	0.305	ANOVA

Data were presented as a means of the replicate $\pm$ standard deviation (SD). Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final). Significant result in bold.

Table 2. Mean values of soil nematode biomass carbon ($\mu\text{g ml}^{-1}$) and metabolic footprints ($\mu\text{ml}^{-1}\text{soil}$) in secondary forest stages in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil.

Biomass C and metabolic footprints	<i>Secondary forest stage</i>				<i>P-value</i>	Test
	SF1	SF2	SF3	SF4		
Biomass C of total nematode	32.22	52.47	28.64	33.12	0.076	Kruskal-Wallis
Biomass C of bacterivores	15.00	23.88	14.35	17.58	0.008	ANOVA
Biomass C of fungivores	1.04	0.96	0.30	0.25	0.238	ANOVA
Biomass C of plant parasites	2.69	31.83	2.97	1.02	0.337	ANOVA
Biomass C of omnivore-predators	13.48	17.02	11.02	14.24	0.561	ANOVA
efootprint	48.14	77.22	37.23	53.66	0.011	ANOVA
sfootprint	35.07	19.11	20.64	29.30	0.811	ANOVA
BFfootprint	44.19	74.26	36.17	53.07	0.019	ANOVA
FFfootprint	3.95	2.96	1.18	0.86	0.092	Kruskal-Wallis
PPfootprint	7.54	10.22	8.35	2.88	0.725	ANOVA

Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final). Significant results are in bold.

Figures caption

Fig.1. Soil nematode abundance per 100 ml⁻¹ of soil across Caatinga secondary forest stages in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Trophic group: (A) Bacterivores, (B) Fungivores, (C) Omnivore-predators, (D) Plant parasites, and (E) Total nematodes. Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final). Different letters in the boxplots indicate statistically significant differences at $P < 0.05$.

Fig. 2. Boxplot of diversity in Hill numbers across forest stages in Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final). Different letters in the boxplots indicate statistically significant differences at $P < 0.05$.

Fig. 3. Non-metric multidimensional scaling ordination (NMDS), based on the Bray-Curtis similarity index, showing nematode community taxonomic composition in a chronosequence in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Each shape represents replicates. Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final).

Fig. 4. Canonical analysis of principal coordinates (CAP) ordination plot illustrating the canonical axes that best discriminate the nematode taxonomic community across environmental variables in the study area. Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final).

Fig.5. Total carbon biomass for total nematode and each trophic group ($\mu\text{g ml}^{-1}$) across forest stages in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final). Different letters in the boxplots indicate statistically significant differences at $P < 0.05$.

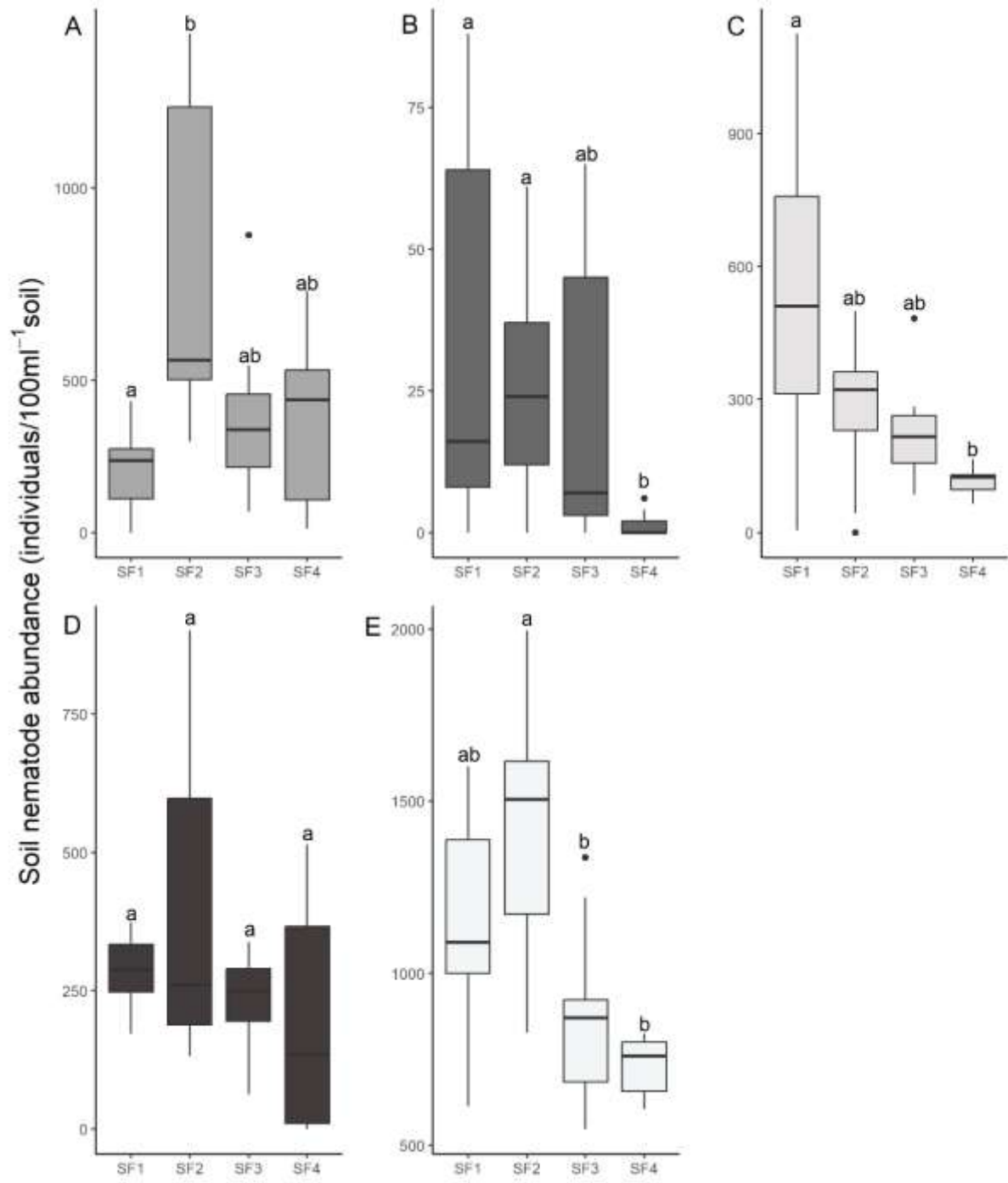


Figure 1.

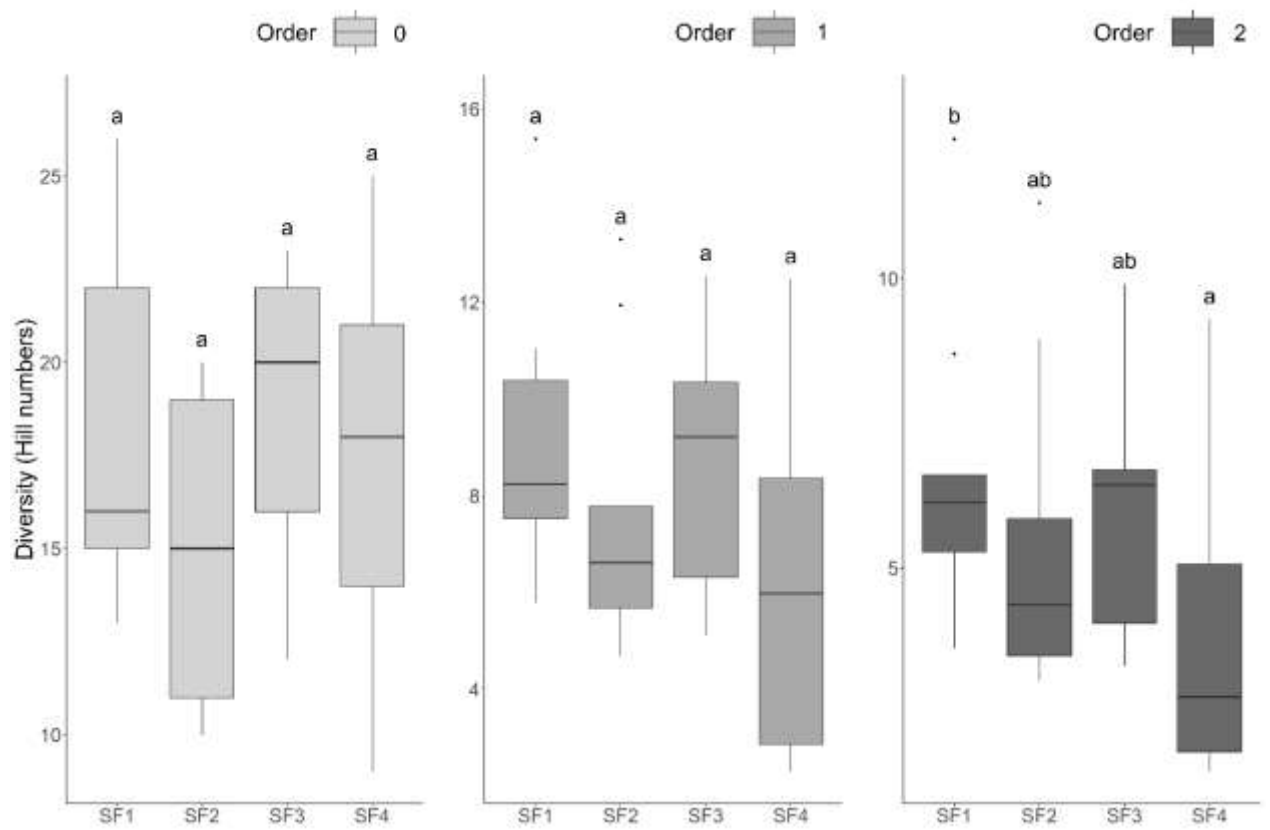


Figure 2.

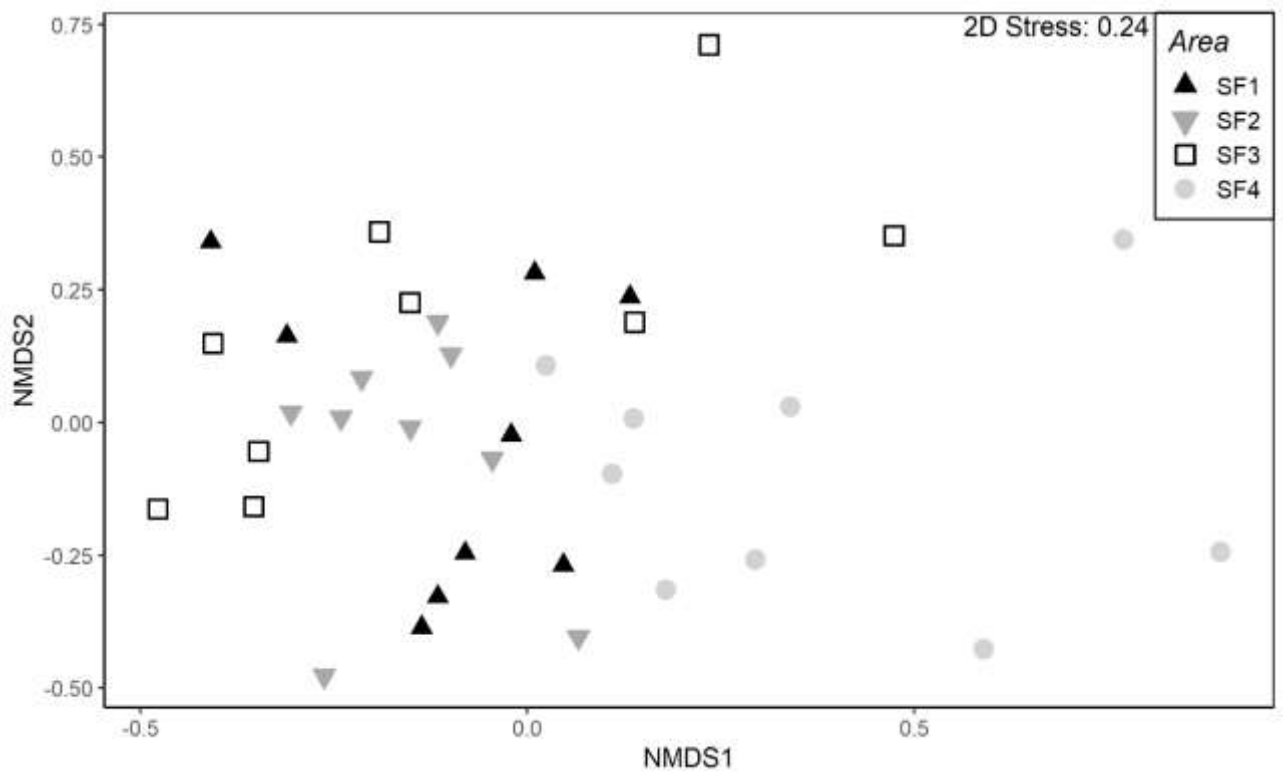


Figure 3.

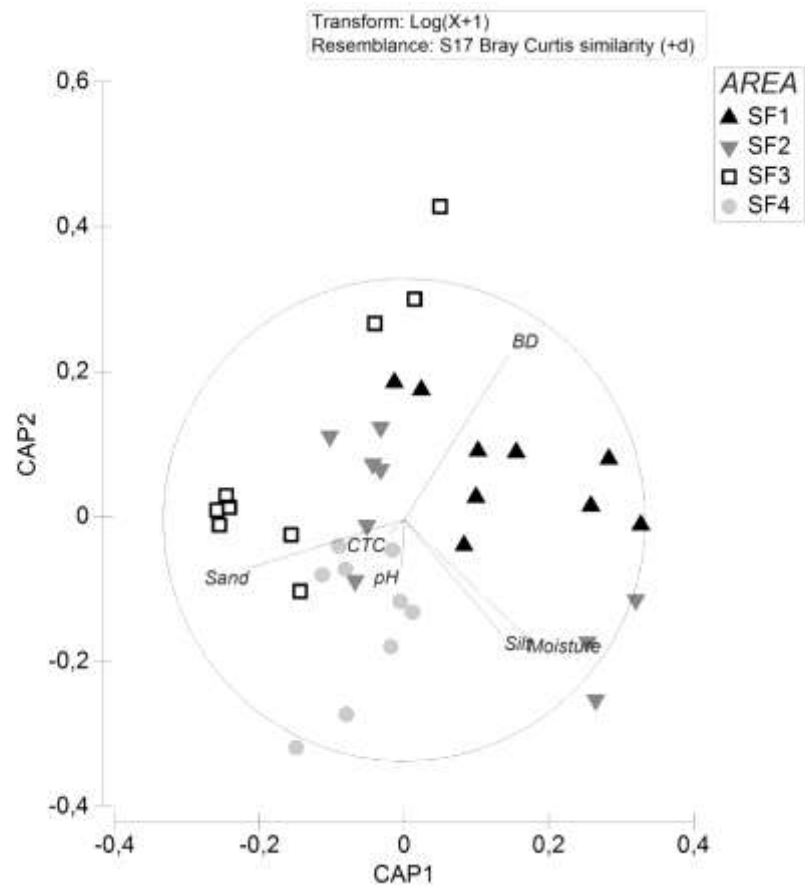


Figure 4.

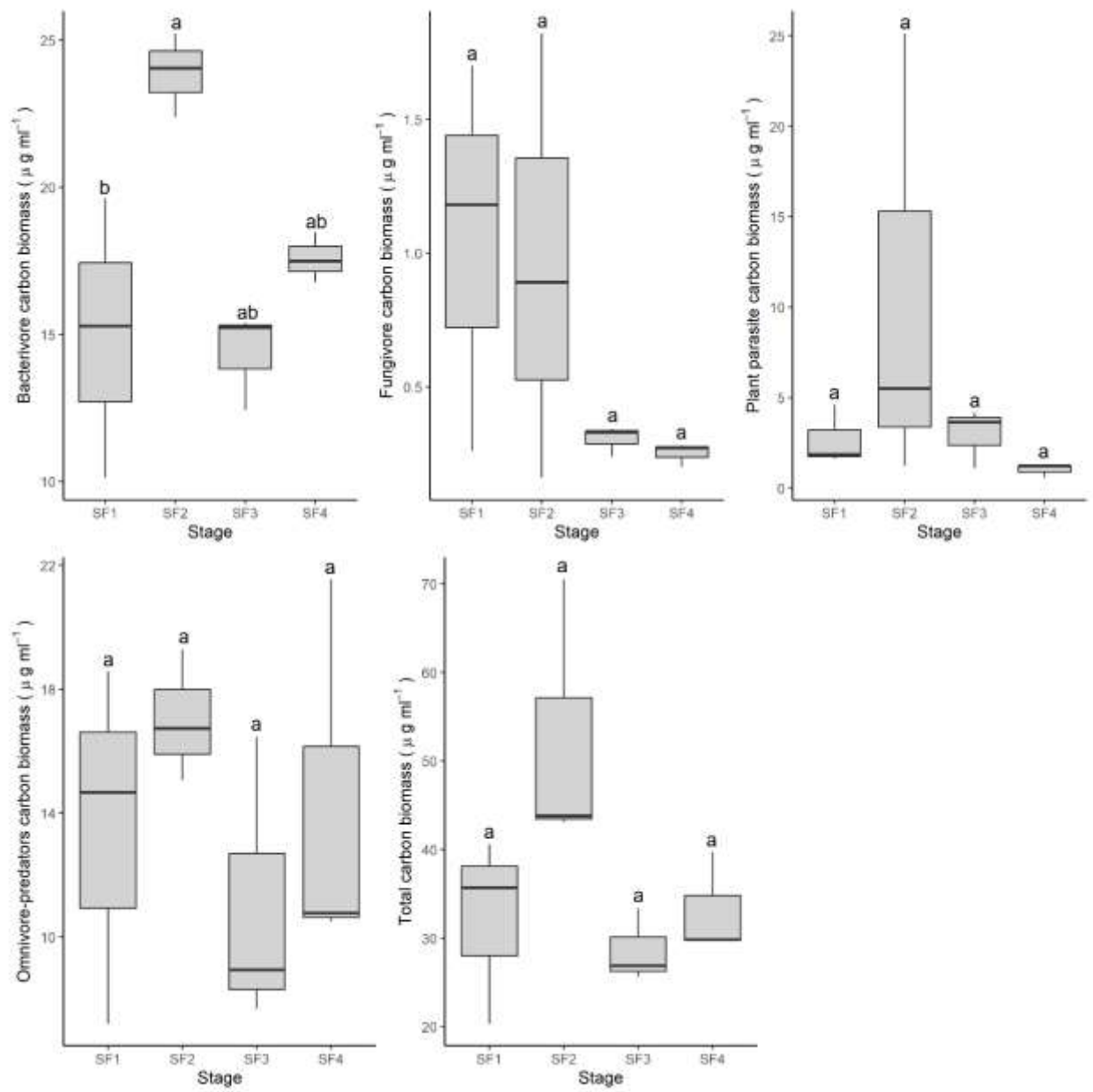


Figure 5.

Supplementary materials

Table S1. Secondary forest stages ages and location samples in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Areas: SF1 (4–7 years/Initial), SF2 (17–20 years/ Intermediate, SF3 (37–45 years/Advanced), and SF4 (Native forest/ Final).

Areas	Forest stage age	Stage	Coordinates	
			Lat (°)	Long (°)
SF1A	4	Initial	8°33'14.83"S	37°15'23.33"O
SF1B	6	Initial	8°30'32.90"S	37°15'36.23"O
SF1C	7	Initial	8°33'41.25"S	37°14'10.65"O
SF2A	17	Intermediary	8°33'44.22"S	37°15'27.04"O
SF2B	18	Intermediary	8°31'7.82"S	37°14'20.38"O
SF2C	20	Intermediary	8°30'18.83"S	37°16'36.44"O
SF3A	37	Advanced	8°33'19.90"S	37°13'58.52"O
SF3B	40	Advanced	8°30'27.53"S	37°18'51.40"O
SF3C	45	Advanced	8°29'7.58"N	37°19'15.56"O
SF4A	more than 45	Final	8°28'23.74"N	37°19'55.16"O
SF4B	more than 45	Final	8°29'40.99"N	37°20'43.94"O
SF4C	more than 45	Final	8°30'22.36"N	37°21'14.65"O

Table S2. Relative abundance of nematode genera across secondary forest stages in Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Trophic groups: BA – Bacterivores, FU – Fungivores, PP – Plant parasites, OM-PR – Omnivore-predators. Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final).

Family	Genus	Trophic group	c-p value	Secondary forest stage			
				SF1	SF2	SF3	SF4
Cephalobidae	<i>Acrobeles</i>	BA	2	9.01	32.96	20.91	13.29
Cephalobidae	<i>Acrobeloides</i>	BA	2	3.70	6.18	2.75	1.91
Cephalobidae	<i>Acrolobus</i>	BA	2	0.04	0.00	0.00	0.03
Cephalobidae	<i>Cephalobus</i>	BA	2	1.20	2.77	0.79	27.18
Cephalobidae	<i>Cervidellus</i>	BA	2	0.00	0.00	0.26	0.09
Cephalobidae	<i>Chiloplacus</i>	BA	2	0.00	0.37	0.00	0.00
Cephalobidae	<i>Crassolabium</i>	BA	1	1.34	0.00	0.73	0.99
Cephalobidae	<i>Cribronema</i>	BA	2	0.06	0.00	0.33	0.14
Cephalobidae	<i>Deficephalobus</i>	BA	2	0.00	0.00	0.00	0.09
Chambersiellidae	<i>Diastolaimus</i>	BA	2	0.00	0.00	0.00	0.03
Diplogasteridae	<i>Diplogasteriana</i>	BA	1	0.00	0.00	0.30	0.00
Rhabditidae	<i>Diploscapter</i>	BA	1	0.00	0.05	0.00	0.00
Cephalobidae	<i>Drilocephalobus</i>	BA	2	2.00	4.40	1.76	4.18
Cephalobidae	<i>Elaphonema</i>	BA	2	0.06	0.00	0.00	0.00
Plectidae	<i>Ereptonema</i>	BA	2	0.37	0.34	0.05	0.00
Cephalobidae	<i>Eucephalobus</i>	BA	2	0.29	0.18	0.46	0.03
Cephalobidae	<i>Heterocephalobellus</i>	BA	2	1.54	1.09	1.99	0.82
Chambersiellidae	<i>Macrolaimus</i>	BA	2	0.00	0.00	0.00	0.15
Panagrolaimidae	<i>Medibulla</i>	BA	1	0.00	0.05	0.83	0.32
Rhabditidae	<i>Mesorhabditis</i>	BA	1	0.29	0.95	3.11	2.81
Cephalobidae	<i>Metacrobeles</i>	BA	2	0.00	0.00	0.63	0.31
Monhysteridae	<i>Monhystera</i>	BA	1	0.57	0.00	0.00	0.00

Rhabditidae	<i>Osccheius</i>	BA	1	0.00	0.00	0.00	0.11
Panagrolaimidae	<i>Panagrellus</i>	BA	1	0.00	0.00	0.06	0.00
Panagrolaimidae	<i>Panagrolaimus</i>	BA	1	0.08	1.21	0.70	0.46
Cephalobidae	<i>Panagrolobus</i>	BA	2	0.00	0.09	0.49	0.00
Cephalobidae	<i>Paracrobeles</i>	BA	2	0.00	0.00	0.03	0.00
Rhabditidae	<i>Pellioditis</i>	BA	1	0.04	0.32	3.04	0.23
Rhabditidae	<i>Pelodera</i>	BA	1	0.07	0.00	0.70	0.00
Cephalobidae	<i>Placodira</i>	BA	2	0.00	0.00	0.34	0.00
Plectidae	<i>Plectus</i>	BA	2	0.07	0.00	0.00	0.47
Prismatolaimidae	<i>Prismatolaimus</i>	BA	3	0.00	0.09	0.80	0.00
Cephalobidae	<i>Pseudacrobeles</i>	BA	2	0.00	0.00	0.00	0.08
Rhabditidae	<i>Rhabditoides</i>	BA	1	0.00	0.09	0.00	0.00
Cephalobidae	<i>Scottinema</i>	BA	2	0.17	0.07	0.00	0.00
Cephalobidae	<i>Stegelleta</i>	BA	2	0.00	0.00	0.10	0.00
Cephalobidae	<i>Teratolobus</i>	BA	2	2.61	1.02	0.33	1.34
Bicirronematidae	<i>Tricirronema</i>	BA	2	0.07	0.00	1.14	0.38
Plectidae	<i>Tylocephalus</i>	BA	2	0.08	0.68	0.16	0.46
Plectidae	<i>Wilsonema</i>	BA	2	0.07	0.00	0.14	0.93
Cephalobidae	<i>Zeldia</i>	BA	2	0.00	0.00	2.48	0.00
Aphelenchoididae	<i>Aphelenchoides</i>	FU	2	0.29	0.22	0.20	0.09
Aphelenchidae	<i>Aphelenchus</i>	FU	2	2.68	1.26	1.04	0.06
Anguinidae	<i>Ditylenchus</i>	FU	2	0.29	0.33	1.34	0.03
Tylenchidae	<i>Tylenchus</i>	FU	2	0.49	0.00	0.00	0.00
Criconematidae	<i>Criconemoides</i>	PP	3	0.07	0.00	0.14	0.06
Dorylaimellidae	<i>Dorylaimellus</i>	PP	5	0.23	0.00	0.10	0.00
Hoplolaimidae	<i>Helicotylenchus</i>	PP	3	0.35	9.82	1.63	0.00
Hemicycliophoridae	<i>Hemicycliophora</i>	PP	3	0.00	0.00	0.09	0.23
Hoplolaimidae	<i>Hoplolaimus</i>	PP	3	2.07	0.13	0.05	0.00

Longidoridae	<i>Longidoroides</i>	PP	5	0.00	0.08	0.00	0.00
Longidoridae	<i>Longidorus</i>	PP	5	0.10	0.46	0.00	0.00
Dolichodoridae	<i>Merlinius</i>	PP	3	0.24	0.26	0.56	1.13
Criconematidae	<i>Mesocriconema</i>	PP	3	0.00	0.00	0.00	0.03
Hoplolaimidae	<i>Aorolaimus</i>	PP	3	0.04	0.15	0.11	0.00
Pratylenchidae	<i>Pratylenchus</i>	PP	3	0.04	0.00	0.00	0.61
Hoplolaimidae	<i>Rotylenchulus</i>	PP	3	1.42	2.18	1.75	1.36
Dolichodoridae	<i>Tylenchorhynchus</i>	PP	3	0.71	0.00	0.14	0.00
Longidoridae	<i>Xiphinema</i>	PP	5	19.96	13.08	21.60	23.76
Actinolaimidae	<i>Actinca</i>	OM-PR	5	0.00	0.00	0.00	0.26
Aetholaimidae	<i>Aetholaimus</i>	OM-PR	5	0.04	0.00	0.00	0.00
Mydonomidae	<i>Agmodorus</i>	OM-PR	4	1.21	1.43	2.58	0.98
Aporcelaimidae	<i>Akrotonus</i>	OM-PR	5	7.95	0.08	3.10	2.30
Aporcelaimidae	<i>Aporcelaimellus</i>	OM-PR	5	0.87	0.00	0.58	0.00
Aporcelaimidae	<i>Aporcelaimium</i>	OM-PR	5	0.00	0.00	0.00	0.29
Aporcelaimidae	<i>Aporcelaimus</i>	OM-PR	5	6.30	1.43	2.03	2.88
Belondiridae	<i>Axonchium</i>	OM-PR	5	0.06	0.00	0.15	0.00
Belondiridae	<i>Belaxellus</i>	OM-PR	5	0.00	0.05	0.00	0.00
Leptonchidae	<i>Caveonchus</i>	OM-PR	4	0.00	0.00	1.99	0.00
Nygolaimidae	<i>Clavicaudoides</i>	OM-PR	5	0.00	0.00	0.81	0.00
Qudsianematidae	<i>Discolaimus</i>	OM-PR	4	2.29	2.38	2.88	1.22
Mydonomidae	<i>Dorylaimoides</i>	OM-PR	4	0.00	0.00	0.24	0.00
Dorylaimidae	<i>Dorylaimus</i>	OM-PR	4	0.25	0.00	0.49	0.00
Qudsianematidae	<i>Ecumenicus</i>	OM-PR	4	0.57	0.00	0.00	0.00
Nordiidae	<i>Enchodelus</i>	OM-PR	4	0.00	0.00	0.00	1.43
Qudsianematidae	<i>Eudorylaimus</i>	OM-PR	4	0.00	2.75	0.00	0.64
Tylencholaimellidae	<i>Goferus</i>	OM-PR	4	0.00	0.80	0.00	0.00
Leptonchidae	<i>Gymnotyleptus</i>	OM-PR	4	0.00	0.00	0.36	0.00

Qudsianematidae	<i>Labronema</i>	OM-PR	4	0.38	0.00	0.00	0.75
Qudsianematidae	<i>Latocephalus</i>	OM-PR	4	1.57	0.00	0.00	0.00
Aporcelaimidae	<i>Makatinus</i>	OM-PR	5	12.98	3.69	2.83	1.76
Mononchidae	<i>Mononchus</i>	OM-PR	4	0.04	0.00	0.00	0.00
Actinolaimidae	<i>Paractinolaimus</i>	OM-PR	5	0.24	0.19	0.00	0.12
Paraxonchiidae	<i>Paraxonchium</i>	OM-PR	5	6.12	0.00	0.00	0.08
Crateronematidae	<i>Poronemella</i>	OM-PR	4	0.00	0.81	0.00	0.58
Mononchidae	<i>Prionchulus</i>	OM-PR	4	0.00	0.00	0.46	0.00
Qudsianematidae	<i>Qudsianema</i>	OM-PR	4	1.30	1.57	1.98	0.00
Nordiidae	<i>Oriverutus</i>	OM-PR	4	3.52	1.81	1.45	0.00
Dorylaimidae	<i>Torumanawa</i>	OM-PR	4	0.00	0.49	0.00	0.00
Tripylidae	<i>Tripyla</i>	OM-PR	3	0.00	0.00	3.34	0.78
Aporcelaimidae	<i>Tubixaba</i>	OM-PR	5	1.64	0.18	0.35	0.00
Tylencholaimellidae	<i>Tylencholaimellus</i>	OM-PR	4	0.00	1.45	0.29	1.72

Table S3. Hill numbers for each replicate of secondary forest stages (SF) in Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil: 0 (q0, species richness), 1 (q1, exponential entropy of Shannon), and 2 (q2, inverse Simpson concentration). Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final).

Areas	q0	q1	q2
SF1A1	13	6.33	5.01
SF1A2	16	7.58	5.69
SF1A3	18	8.24	6.13
SF1B1	15	7.52	5.28
SF1B2	16	5.79	3.61
SF1B3	23	10.04	6.61
SF1C1	22	11.04	6.48
SF1C2	15	10.38	8.7
SF1C3	26	15.38	12.42
SF2A1	19	13.3	11.31
SF2A2	20	11.94	8.96
SF2A3	19	7.22	4.37
SF2B1	14	7.78	5.86
SF2B2	10	5.49	4.51
SF2B3	16	6.62	3.85
SF2C1	11	5.68	3.49
SF2C2	11	4.68	3.05
SF2C3	15	5.83	3.47
SF3A1	23	9.97	7
SF3A2	21	12.54	9.91
SF3A3	17	9.22	6.46
SF3B1	22	10.35	6.69
SF3B2	16	8.55	6.01

SF3B3	13	5.12	4.05
SF3C1	12	5.17	3.56
SF3C2	23	10.81	6.44
SF3C3	20	6.31	3.32
SF4A1	9	2.84	1.83
SF4A2	14	2.86	1.75
SF4A3	14	2.29	1.48
SF4B1	22	5.98	2.95
SF4B2	25	6.07	2.77
SF4B3	11	4.33	2.77
SF4C1	21	12.48	9.3
SF4C2	18	8.36	5.74
SF4C3	19	8.99	5.07

Table S4. Pair-wise comparison of permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) in secondary forest areas in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final). Significant results in bold.

Permanova			
Pairwise Comparisons	<i>t-value</i>	P (perm)	Permutations
SF1 vs SF2	1.141	0.232	977
SF1 vs SF3	1.234	0.059	982
SF1 vs SF4	1.678	0.002	973
SF2 vs SF3	1.015	0.413	976
SF2 vs SF4	1.768	0.001	981
SF3 vs SF4	1.402	0.011	974

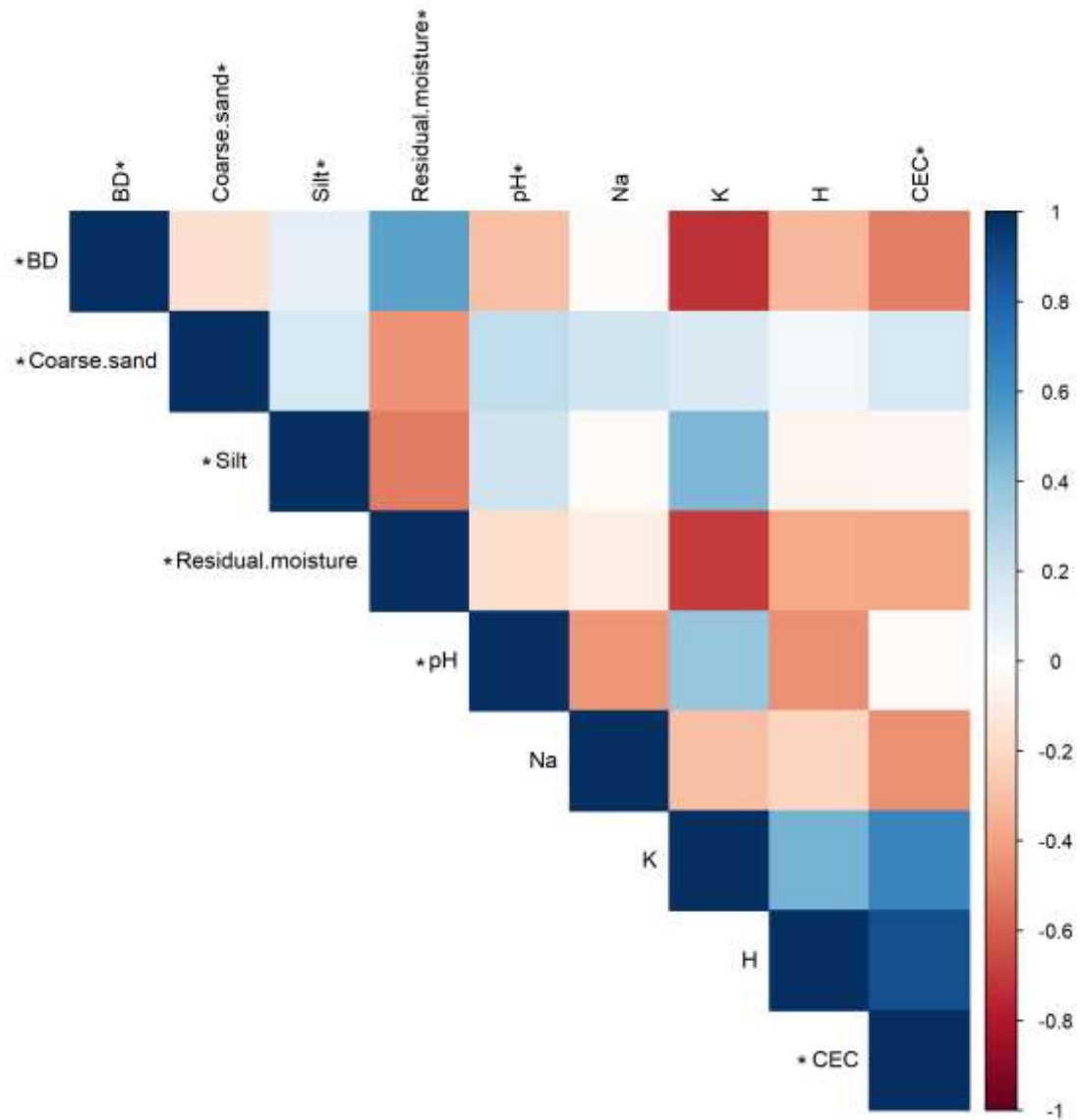


Figure S1. Heatmap displaying the correlation between soil variables after removing highly correlated ones. Asterisks indicate the selected variables based on the Variance Inflation Factor (VIF) analysis.

Table S5. Summary of Gaussian GLM to model the nematode bacterivore carbon biomass response to sand variable across secondary forest stages in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil.

Model parameter	Estimate	SE	<i>t value</i>	<i>P</i>
Intercept	1.511127	0.356862	4.234	0.0133*
STAGESF2	2.157202	0.812588	2.655	0.0567
STAGESF3	-1.183337	1.840663	-0.643	0.5553
STAGESF4	1.834356	1.736742	1.056	0.3504
Sand	0.024539	0.007340	3.343	0.0288 *
STAGESF2:Sand	-0.032903	0.014278	-2.304	0.0825
STAGESF3:Sand	0.007117	0.025570	0.278	0.7946
STAGESF4:Sand	-0.031447	0.025570	-1.230	0.2862

Significance levels: $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***).

Table S6. The *emmeans* difference table for pairwise comparison between secondary forest stages in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil for GLM model in Table S4. The results indicate no significant effects of sand and stage on nematode carbon bacterivore biomass. Values are given on the log (not the response) scale.

Comparison	Contrast estimate	SE	t ratio	P-value
SF1 - SF2	-0.101	0.152	-0.661	0.9066
SF1 - SF3	0.739	0.311	2.377	0.2237
SF1 - SF4	0.131	0.223	0.588	0.9308
SF2 - SF3	0.839	0.294	2.859	0.1417
SF2 - SF4	0.232	0.198	1.168	0.6743
SF3 - SF4	-0.607	0.336	-1.810	0.3861
SF1 Sand62.5- SF2 Sand62.5	-0.101	0.152	-0.661	0.9066
SF1 Sand62.5- SF3 Sand62.5	0.739	0.311	2.377	0.2237

SF1 Sand62.5- SF4 Sand62.5	0.131	0.223	0.588	0.9308
SF2 Sand62.5- SF3 Sand62.5	0.839	0.294	2.859	0.1417
SF2 Sand62.5- SF4 Sand62.5	0.232	0.198	1.168	0.6743
SF3 Sand62.5- SF4 Sand62.5	-0.607	0.336	-1.810	0.3861

Table S7. Post-hoc Tukey test results for comparisons of sand across secondary forest stages in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final).

Comparison	Difference	Lower	Upper	p adj.	p.adj. significance
SF2-SF1	11.67	-7.34	30.67	0.276	ns
SF3-SF1	26.00	6.99	45.01	0.010	*
SF4-SF1	21.67	2.66	40.67	0.027	*
SF3-SF2	14.33	-4.67	33.34	0.151	ns
SF4-SF2	10.00	-9.01	29.01	0.390	ns
SF4-SF3	-4.33	-23.34	14.67	0.882	ns

Significance levels: $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***).

Table S8. Dunn's pos-hoc results for nematode abundance in secondary forest areas in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Areas: SF1 (4–7 years / Initial), SF2 (17–20 years / Intermediate), SF3 (37–45 years / Advanced), and SF4 (Native forest / Final).

Trophic group	Comparison	Z score	P. unadj.	P.adj.	P.adj.significance
Bacterivores	SF1-SF2	-3.6692	0.0002	0.0015	**
	SF1-SF3	-1.4655	0.1428	0.8568	ns
	SF1-SF4	2.2038	0.0275	0.1652	ns
	SF2-SF3	-1.6221	0.1048	0.6287	ns
	SF2-SF4	2.0472	0.0406	0.2439	ns
	SF3-SF4	-0.1566	0.8755	1.0000	ns
Fungivores	SF1-SF2	0.2256	0.8215	1.0000	ns
	SF1-SF3	0.9022	0.3669	1.0000	ns
	SF1-SF4	3.3382	0.0008	0.0051	**
	SF2-SF3	0.6767	0.4986	1.0000	ns
	SF2-SF4	3.1127	0.0019	0.0111	*
	SF3-SF4	2.436	0.0149	0.0891	ns
Omnivore-predators	SF1-SF2	0.9844	0.3249	1.0000	ns
	SF1-SF3	1.4319	0.1522	0.913	ns
	SF1-SF4	3.0875	0.002	0.0121	*
	SF2-SF3	0.4475	0.6545	1.0000	ns
	SF2-SF4	2.1031	0.0355	0.2127	ns
	SF3-SF4	1.6556	0.0978	0.5868	ns
Plant parasites	SF1-SF2	0.1902	0.8491	1.0000	ns
	SF1-SF3	0.9287	0.353	1.0000	ns
	SF1-SF4	1.5218	0.1281	0.7684	ns
	SF2-SF3	0.7385	0.4602	1.0000	ns
	SF2-SF4	1.3316	0.183	1.0000	ns
	SF3-SF4	0.593	0.5532	1.0000	ns
Total nematodes	SF1-SF2	-1.5213	0.1282	0.7691	ns

SF1-SF3	1.2081	0.227	1.0000	ns
SF1-SF4	2.5056	0.0122	0.0733	ns
SF2-SF3	2.7294	0.0063	0.0381	*
SF2-SF4	4.0269	0.0001	0.0003	***
SF3-SF4	1.2976	0.1944	1.0000	ns

Significance levels: $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***).

Table S9. Post-hoc results for nematode diversity in secondary forest areas in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Areas: SF1 (4–7 years / Initial), SF2 (17–20 years / Intermediate), SF3 (37–45 years / Advanced), SF4 (Native / Final).

Test type	Hill number	Comparison	P.adj.	P.adj.significance
Tukey	0	SF1-SF2	0.4342	ns
		SF1-SF3	0.9986	ns
		SF1-SF4	0.9377	ns
		SF2-SF3	0.3484	ns
		SF2-SF4	0.7797	ns
		SF3-SF4	0.8815	ns
Dunn	1	SF1-SF2	1.0000	ns
		SF1-SF3	1.0000	ns
		SF1-SF4	0.2374	ns
		SF2-SF3	1.0000	ns
		SF2-SF4	1.0000	ns
		SF3-SF4	0.4630	ns
Dunn	2	SF1-SF2	1.0000	ns
		SF1-SF3	1.0000	ns
		SF1-SF4	0.0407	*
		SF2-SF3	1.0000	ns
		SF2-SF4	0.8388	ns
		SF3-SF4	0.1001	ns

Significance levels: $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***).

Table S10. Pos-hoc results for nematode carbon biomass in secondary forest areas in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final).

Test type	Trophic group	Comparison	P.adj	P.adj.significance
Tukey	Bacterivores	SF1-SF2	0.0144	*
		SF1-SF3	0.9897	ns
		SF1-SF4	0.6483	ns
		SF2-SF3	0.0097	**
		SF2-SF4	0.0750	ns
		SF3-SF4	0.4832	ns
Tukey	Fungivores	SF1-SF2	0.9970	ns
		SF1-SF3	0.4096	ns
		SF1-SF4	0.3564	ns
		SF2-SF3	0.5096	ns
		SF2-SF4	0.4489	ns
		SF3-SF4	0.9994	ns
Tukey	Plant parasites	SF1-SF2	0.4809	ns
		SF1-SF3	0.9999	ns
		SF1-SF4	0.9883	ns
		SF2-SF3	0.5086	ns
		SF2-SF4	0.3341	ns
		SF3-SF4	0.9818	ns
Tukey	Omnivore-predators	SF1-SF2	0.8214	ns
		SF1-SF3	0.9288	ns
		SF1-SF4	0.9973	ns
		SF2-SF3	0.4964	ns
		SF2-SF4	0.9038	ns
		SF3-SF4	0.8554	ns
Dunn	Total nematodes	SF1-SF2	0.4200	ns
		SF1-SF3	1.0000	ns
		SF1-SF4	1.0000	ns
		SF2-SF3	0.0764	ns
		SF2-SF4	0.4200	ns

SF3-SF4	1.0000	ns
---------	--------	----

Significance levels: $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***).

Table S11. Pos-hoc results for nematode metabolic footprint and indices in secondary forest areas in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Forest stages: SF1 (4–7 years, Initial), SF2 (17–20 years, Intermediate), SF3 (37–45 years, Advanced), SF4 (Native forest, Final).

Test type	Group	Comparison	P.adj.	P.adj.significance
Tukey	Efootprint	SF1-SF2	0.0448	*
		SF1-SF3	0.6266	ns
		SF1-SF4	0.9218	ns
		SF2-SF3	0.0085	**
		SF2-SF4	0.1078	ns
		SF3-SF4	0.3180	ns
Tukey	Sfootprint	SF1-SF2	0.8301	ns
		SF1-SF3	0.8669	ns
		SF1-SF4	0.9892	ns
		SF2-SF3	0.9997	ns
		SF2-SF4	0.9460	ns
		SF3-SF4	0.9656	ns
Tukey	BFfootprint	SF1-SF2	0.0531	ns
		SF1-SF3	0.8330	ns
		SF1-SF4	0.7889	ns
		SF2-SF3	0.0166	*
		SF2-SF4	0.1958	ns
		SF3-SF4	0.3500	ns
Dunn	FFfootprint	SF1-SF2	1.0000	ns
		SF1-SF3	1.0000	ns
		SF1-SF4	0.0764	ns
		SF2-SF3	1.0000	ns
		SF2-SF4	0.6780	ns
		SF3-SF4	1.0000	ns
Dunn	PPfootprint	SF1-SF2	0.9757	ns

SF1-SF3	0.9992	ns
SF1-SF4	0.8909	ns
SF2-SF3	0.9913	ns
SF2-SF4	0.6910	ns
SF3-SF4	0.8385	ns

Significance levels: $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***)