

USO DO SOLO E VARIAÇÕES CLIMÁTICAS NA CAATINGA E SEUS EFEITOS SOBRE A COMUNIDADE DE NEMATÓIDES

JULIANE VANESSA CARNEIRO DE LIMA DA SILVA¹
JUVENIL ENRIQUE CARES²
ANDRÉ MORGADO ESTEVES³

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego s/no, Recife, PE 50670-901, Brasil.

² Departamento de Fitopatologia, Universidade de Brasília, Campus Darcy Ribeiro, Brasília, DF 70910-900, Brasil.

³ Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego s/no, Recife, PE 50670-901, Brasil.

Autor para correspondência: carneirosjuliane@gmail.com

Resumo: A biodiversidade do solo enfrenta pressões crescentes das ações humanas, incluindo a conversão, degradação e fragmentação de habitats. O efeito desses fatores somado às mudanças climáticas não reduz apenas a diversidade e abundância da biota do solo, mas também suas funções e serviços ecossistêmicos. Os nematoides constituem um importante modelo de biota para compreender as respostas da biodiversidade do solo aos efeitos dos distúrbios antrópicos e mudanças climáticas, uma vez que eles ocupam uma posição central na cadeia alimentar e apresentam uma diversidade taxonômica e funcional. A Caatinga, um mosaico de florestas tropicais sazonalmente secas que ocorre somente no Brasil, tem enfrentado forte influência de distúrbios antrópicos, como a agropecuária e exploração de diversos recursos naturais. Além disso, mudanças climáticas também ameaçam a Caatinga e podem até agravar os efeitos de distúrbios antrópicos. As funções e serviços ecossistêmicos fornecidos pelos nematoides em florestas tropicais são afetados principalmente por distúrbios físicos no solo, fatores edáficos, temperatura e precipitação.

Palavras-chave: agricultura, cadeia alimentar do solo, estrutura de comunidade, florestas tropicais sazonalmente secas.

LAND USE AND CLIMATIC VARIATIONS IN THE CAATINGA AND THEIR EFFECTS ON THE NEMATODES COMMUNITY

Abstract: Soil biodiversity faces increasing pressures from human actions, including conversion, degradation and fragmentation of habitats. The effect of these factors added to climate change not only reduces the diversity and abundance of soil biota, but also its ecosystem functions and services. Nematodes are an important biota model for understanding the responses of soil biodiversity to the effects of anthropogenic disturbances and climate change, since they occupy a central position in the food chain and have a taxonomic and functional

diversity. The Caatinga, a mosaic of seasonally dry tropical forests that occurs only in Brazil, has faced a strong impact from anthropic disturbances, such as agriculture and the exploitation of diverse natural resources. In addition, climate change also threatens the Caatinga and may even aggravate the effects of anthropic disturbances. The ecosystem functions and services provided by nematodes in tropical forests are mainly affected by physical disturbances in the soil, edaphic factors, temperature and precipitation.

Keywords: agriculture, community structure, seasonally dry tropical forests, soil food web.

EFEITO DO USO DO SOLO E MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE A BIODIVERSIDADE DO SOLO

O solo apresenta uma importância central para a prestação de serviços ecossistêmicos que beneficiam ao homem. Eles não apenas fornecem nutrientes para o crescimento das plantas, mas também armazenam quantidades significativas de carbono (C) e nitrogênio (N) no solo, o que contribui para o equilíbrio do clima e a produção sustentável de alimentos (EISENHAUER et al., 2012; DE VRIES et al., 2012; WAGG et al., 2018). Contudo, o resultado de um bom funcionamento do ecossistema depende da magnitude do serviço ecossistêmico fornecido não apenas por um organismo, mas sim por toda a biota que compõe a cadeia alimentar do solo (FERRIS; TUOMISTO, 2015; HAYGARTH; RITZ, 2009). Os microrganismos e seus consumidores também são importantes decompositores de nutrientes, e as mudanças na comunidade microbiana podem reduzir as taxas de ciclagem e decomposição, afetando o fornecimento de alimentos, fibras e água, bem como a capacidade do solo de reduzir as concentrações de poluentes (BARDGETT; VAN DER PUTTEN, 2014). As taxas e magnitudes dessas funções e serviços ecossistêmicos são determinadas, portanto, pela abundância, biomassa corporal e diversidade da biota (DE VRIES et al., 2013; FERRIS; TUOMISTO, 2015; VAZQUEZ et al., 2019).

Entre as ameaças à biodiversidade do solo e à sua contribuição ao ecossistema,

a mudança no uso do solo devido à intensificação agrícola e subsequente perda de matéria orgânica, como também mudanças climáticas estão entre os principais fatores (LI et al., 2016). A transformação de um ecossistema natural para o uso intensivo do solo resulta em uma redução da biomassa (atividade metabólica), abundância e diversidade da microbiota (bactérias, fungos e seus consumidores) em função das ações diretas sobre as propriedades físico-químicas do solo (ADAMCZYK; KITUNEN; SMOLANDER, 2013; LIU et al., 2016). Por exemplo, a remoção da vegetação nativa e em seguida atividade agrícola reduzem a disponibilidade de recursos (matéria orgânica) que são necessários para o sucesso da atividade e desenvolvimento da microbiota do solo (BARNES et al., 2017; MBUTHIA et al., 2015). Como consequência disso, o acúmulo de carbono orgânico e nitrogênio do solo diminuem, afetando negativamente a ciclagem de nutrientes (ITO et al., 2015; MANN et al., 2019).

Por sua vez, as mudanças climáticas, tais como a redução da precipitação e aumento da temperatura, afetam a biodiversidade do solo (DARBY et al., 2011; FREY; ELLIOTT; PAUSTIAN, 1999), agindo, principalmente a interação consumidor-recurso, com consequências na estrutura da rede alimentar e o fluxo de energia e matéria através dos ecossistemas (EISENHAUER et al., 2012;

PAPATHEODOROU; ARGYROPOULOU; STAMOU, 2004; SCHWARZ et al., 2017). A precipitação, por exemplo, interfere enormemente no crescimento das plantas, no teor de matéria orgânica e nitrogênio do solo, na mineralização, bem como, na atividade microbiana (SONG et al., 2017; STRICKLAND; ROUSK, 2010). Quanto à

temperatura, esta desempenha um fator importante na regulação do ciclo biogeoquímico nos ecossistemas terrestres. A decomposição da serapilheira, a respiração do solo e as atividades metabólicas dos organismos do solo são alguns dos exemplos de processos regulados pela temperatura ambiental (BAI et al., 2010).

NEMATOIDES E SEU POTENCIAL COMO BIOINDICADORES AMBIENTAIS

Os nematoides são os animais mais abundantes e diversificados do planeta e estão amplamente distribuídos por todos os biomas terrestres e aquáticos (HOOGEN et al., 2019). São invertebrados pertencentes ao filo Nematoda o qual compreende as classes Chromadorea e Enoplea (DE LEY; BLAXTER, 2004). Os nematoides pertencentes à classe Chromadorea são quase exclusivamente terrestres, raramente sendo de água doce ou marinha. Já os nematoides pertencentes à classe Enoplea ocupam nichos nos três habitats (BONGERS; FERRIS, 1999). Estimam-se a existência de 200 mil a 1 milhão de espécies de nematoides, das quais menos de 35 mil já foram descritas (DE LEY; BLAXTER, 2004).

Os nematoides são seres, em geral, microscópicos e que apresentam uma diversidade de formas corporais e hábitos alimentares, além de possuírem a capacidade de se adaptarem a variadas condições ambientais de todas as latitudes do planeta onde haja carbono orgânico (BOAG; YEATES, 1998; BONGERS; BONGERS, 1998; HOOGEN et al., 2019; SONG et al., 2017). Como consequência da flexibilidade evolutiva, os mesmos desempenham uma variedade de funções o que permite estabelecerem interações entre si, com a biota e com o ambiente (HOOGEN et al., 2019).

Quanto aos nematoides do solo, as adaptações corporais, principalmente as do

aparato alimentar, permitiram ocuparem posições-chave nas redes alimentares do solo e explorar as diversas fontes de alimentos, por meio do parasitismo de vegetais e de animais, da ingestão de microrganismos (bactérias e fungos) e da predação de nematoides e outros microinvertebrados (YEATES et al., 1993). Por isso, os nematoides são classificados em cinco grupos tróficos: bacteriófagos, fungívoros, parasitas de plantas, onívoros e predadores (BONGERS; BONGERS, 1998; YEATES et al., 1993).

Além disso, os nematoides são classificados quanto a suas estratégias de vida. Bongers (1990) classificou os mesmos em: em colonizadores (c) e persistentes (p), sendo os colonizadores, equivalentes aos estrategistas “r” e os persistentes aos estrategistas “K”. Os colonizadores (c) produzem muitos ovos pequenos, apresentam ciclo de vida curto e exploram rapidamente habitats ricos em nutrientes. Em contraste, os persistentes (p) produzem poucos ovos, apresentam longo ciclo de vida e dificilmente reagem positivamente a condições de alta disponibilidade de nutrientes. Nesse sistema de classificação, os nematoides são alocados em uma escala colonizador-persistente (c-p), que varia de 1 (c) a 5 (p). Nematoides com valores c-p 1 e 2 são considerados colonizadores e possuem tolerância a diversos distúrbios ocorridos no ambiente e nematoides com valor c-p 4 e 5 são as classes consideradas

persistentes, tendo como característica sensibilidade à distúrbios. Nematoides com valor c-p 3, possuem características entre os grupos 2 e 4, sendo relativamente sensíveis a distúrbios (BONGERS, 1990; BONGERS; BONGERS, 1998).

Sendo assim, o fato de viverem em comunidades multiespecíficas, em que cada espécie desempenha uma função e apresenta sensibilidade diferenciada aos estímulos do ambiente (BONGERS; BONGERS, 1998; HOOGEN et al., 2019; NEHER, 2001), além de exercerem importantes papéis no funcionamento do ecossistema, incluindo decomposição de material orgânico, rotatividade de nutrientes e transferência de energia ao longo da cadeia alimentar (FERRIS, 2010a; FERRIS, 2010b; FERRIS; SÁNCHEZ-MORENO; BRENNAN, 2012; FERRIS; TUOMISTO, 2015; ZHANG et al., 2017) confere aos nematoides a qualidade de excelentes indicadores de distúrbios ambientais (BONGERS; BONGERS, 1998; BONGERS; FERRIS, 1999; NEHER, 2001; YEATES, 2003), tais como mudanças climáticas, impactos provocados por práticas agrícolas, por poluentes químicos e por outras atividades antropogênicas em ambientes terrestres e aquáticos.

Entre os nematoides, os bacteriófagos e fungívoros são intermediários-chave nos processos de decomposição e ciclagem de nutrientes; eles aumentam a renovação bacteriana e

aceleram a decomposição da matéria orgânica do solo (BARDGETT; CHAN, 1999; NEHER, 2001; YEATES, 2003). Além disso, esses nematoides transportam bactérias ao longo da área para novos recursos, acelerando ainda mais as taxas e a magnitude da atividade de decomposição e ciclagem de nutrientes (BROWN et al., 2004; FU et al., 2005; ZHANG et al. 2017). Além disso, como os nematoides microbianos ingerem mais nutrientes do que o necessário, os excessos são excretados de forma mineral ou facilmente mineralizável e, portanto, podem aumentar o crescimento das plantas (FERRIS; VENETTE; LAU, 1997; NEHER; WEICHT; BARBERCHECK, 2012). Já os nematoides onívoros e predadores, também estão envolvidos na ciclagem de nutrientes através de um processo mais indireto que envolve a atividade de predação (FERRIS, 2010b; FERRIS; SÁNCHEZ-MORENO; BRENNAN, 2012).

Os nematoides também são bioindicadores úteis da abundância e atividade de outros organismos do solo que fornecem serviços similares (FERRIS, 2010a; FERRIS; SÁNCHEZ-MORENO; BRENNAN, 2012). Com base nas taxas de abundância e rotatividade, os nematoides do solo podem ser responsáveis por até 25% da mineralização de nitrogênio no solo (FERRIS, 2010a; FERRIS; SÁNCHEZ-MORENO; BRENNAN, 2012; FERRIS; VENETTE; SCOW, 2004).

O CENÁRIO DA CAATINGA E SUAS IMPLICAÇÕES SOBRE A ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE NEMATOIDES E A SAÚDE DO SOLO

A Caatinga é uma região ecológica bem reconhecida que fica localizada no interior do semiárido do Nordeste do Brasil, compreendendo uma área total de 912.529 km² (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2018). A Caatinga é considerada um mosaico da floresta tropical sazonalmente seca

(PENNINGTON; LAVIN; OLIVEIRA-FILHO, 2009) que exibe pelo menos 13 fitofisionomias diferentes, abrangendo uma ampla gama de densidades e diversidades de plantas lenhosas (PRADO, 2003). A temperatura média é constante ao longo do ano, variando de 25 a 30 °C. No entanto, a

precipitação média anual não é constante, variando no ano em entre regiões. A maior parte da região (68,8%) recebe entre 600 e 1.000 mm de chuva por ano, com apenas 0,6% recebendo menos de 400 mm e 1,6%, mais de 1.200 mm (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2018). A maior parte da chuva está concentrada em três meses consecutivos, embora sejam frequentes grandes variações anuais e secas recorrentes (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2018). A vegetação da Caatinga varia de mata aberta a florestas altas e secas (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2018). No total, a flora da Caatinga é muito rica e diversificada com uma proporção relativamente alta de espécies endêmicas em comparação com outras florestas tropicais sazonalmente secas (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2018).

Embora seja um ecossistema de extrema importância, a Caatinga é o terceiro ecossistema brasileiro mais ameaçado (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2018). Os 27 milhões de pessoas que vivem na Caatinga são altamente dependentes de seus recursos naturais para sua subsistência, como por exemplo, extração de madeira, criação de caprinos e bovinos e agricultura, o que tem resultado em uma crescente degradação (LEAL et al., 2005; RIBEIRO et al., 2015; RITO et al., 2017). Além disso, a Caatinga é um dos seis ecossistemas com maior vulnerabilidade intrínseca à variabilidade climática (BURKETT et al., 2014; SEDDON et al., 2016). Modelos climáticos preveem consistentemente uma redução nos níveis de precipitação (22%) e um aumento na temperatura nos próximos anos (MAGRIN et al., 2014).

Apesar dos achados recentes sobre os impactos negativos dos fatores climáticos e antrópicos para a composição taxonômica e filogenética de comunidades de plantas (RIBEIRO et al., 2015; RIBEIRO-NETO et al., 2016; RITO et al., 2017), bem como para as comunidades animais (RIBEIRO-NETO et al., 2016;

OLIVEIRA et al., 2017; OLIVEIRA et al., 2019), algumas questões permanecem em aberto, principalmente no que diz respeito à resposta do solo à ação individual e interativa desses fatores. Diante desse contexto, os nematoides se apresentam como um modelo de biota do solo útil para compreender as respostas da biodiversidade do solo e seu funcionamento frente aos diferentes tipos de distúrbios antrópicos e às condições climáticas na Caatinga (DA SILVA et al., 2020).

Quaisquer alterações ou distúrbios ambientais que afetem a composição ou fisiologia da vegetação e/ou textura do solo, como a conversão da vegetação primária em usos agrícolas ou redução da umidade, podem alterar a composição taxonômica e a diversidade de grupos funcionais de nematoides (HOOGEN et al., 2019; SONG et al., 2017; ZHAO et al., 2011). Por exemplo, a redução da matéria orgânica do solo por meio da remoção da vegetação nativa diminui significativamente a atividade microbiana e a abundância de nematoides, especialmente algumas bactérias e bacteriófagos r-estrategistas (TREONIS et al., 2010; TREONIS et al., 2019). Por sua vez, o efeito do preparo do solo para a prática agrícola leva à redução da biomassa fúngica (DE VRIES et al., 2012; FREY; ELLIOTT; PAUSTIAN, 1999; WAGG et al., 2018) e, em seguida, dos nematoides de alimentação fúngica k-estrategistas (TREONIS et al., 2010; TREONIS et al., 2019).

Já a temperatura e a precipitação são importantes fatores ambientais para a sobrevivência e reprodução de nematoides (NIELSEN et al., 2014; SONG et al., 2017; THAKUR et al., 2019). As mudanças climáticas podem ter impactos significativos no número e na composição da comunidade e atividades metabólicas dos nematoides do solo (SIEBERT et al., 2019; THAKUR et al., 2019), uma vez que são essencialmente animais aquáticos que dependem do filme de água ao redor das

partículas do solo para seu desenvolvimento e movimento através do solo (GRIFFITHS; CAUL, 1993).

REFERÊNCIAS

- ADAMCZYK, B.; KITUNEN, V.; SMOLANDER, A. Response of soil C and N transformations to condensed tannins and different organic N-condensed tannin complexes. **Applied Soil Ecology**, 64: 163-170. 2013.
- BAI, W.; WAN, S.; NIU, S.; LIU, W.; CHEN, Q.; WANG, Q.; ZHANG, W.; HAN, X.; LI, L. Increased temperature and precipitation interact to affect root production mortality, and turnover in a temperate steppe: implications for ecosystem C cycling. **Global Change Biology**, 16: 1306-1316. 2010.
- BARDGETT, R.D.; CHAN, K.F. Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montage grassland ecosystems. **Soil Biology and Biochemistry**, 31: 1007-1014. 1999.
- BARDGETT, R. D.; VAN DER PUTTEN, W. H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. **Nature**, 515: 505-511. 2014.
- BARNES, A.D.; ALLEN, K.; KREFT, H.; CORRE, M.D.; JOCHUM, M.; VELDKAMP, E.; CLOUGH, Y.; DANIEL, R.; DARRAS, K.; DENMEAD, L.H.; HANEDA, N.F.; HERTEL, D.; KNOHL, A.; KOTOWSKA, M.M.; KURNIAWAN, S.; MEIJIDE, A.; REMBOLD, K.; PRABOWO, W.E.; SCHNEIDER, D.; TSCHARNTKE, T.; BROSE, U. Direct and cascading impacts of tropical land-use change on multi-trophic biodiversity. **Nature, Ecology Evolution**, 10: 1511-1519. 2017.
- BOAG, B.; YEATES, G.W. Soil nematode biodiversity in terrestrial ecosystems. **Biodiversity & Conservation**, 7: 617-630. 1998.
- BONGERS, T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. **Oecologia**, 83: 14-19. 1990.
- BONGERS, T.; BONGERS, M. Functional diversity of nematodes. **Applied Soil Ecology**, 10: 239-251. 1998.
- BONGERS, T.; FERRIS, H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. **Trends in Ecology & Evolution**, 14: 224-228. 1999.
- BROWN, D.H.; FERRIS, H.; FU, S.; PLANT, R. Positive feedback in a model food web. **Theoretical Population Biology**, 65: 143-152. 2004.
- BURKETT, V.R.; SUAREZ, A.G.; BINDI, M.; CONDE, C.; MUKERJI, R.; PRATHER, M.J.; ST. CLAIR, A.L.; YOHE, G.W. POINT OF DEPARTURE. IN: FIELD, C.B.; BARROS, V.R.; DOKKEN, D.J.; MACH, K.J.; MASTRANDREA, M.D.; BILIR, T.E.;

- CHATTERJEE, M.; EBI, K.L.; ESTRADA, Y.O.; GENOVA, R.C.; GIRMA, B., KISSEL, E.S.; LEVY, A.N.; MACCRACKEN, S.; MASTRANDREA, P.R.; WHITE, L.L. (Eds), Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: global and sectoral aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge, pp 169-194. 2014.
- DARBY, B.J.; NEHER, D.A.; HOUSMAN, D.C.; BELNAP, J. Few apparent short-term effects of elevated soil temperature and increased frequency of summer precipitation on the abundance and taxonomic diversity of desert soil micro-and meso-fauna. **Soil Biology and Biochemistry**, 43: 1474-1481. 2011.
- DA SILVA, J.V.C.L.; HIRSCHFELD, M.N.C.; CARES, J.E.; ESTEVES, A.M. Land use, soil properties and climate variables influence the nematode communities in the Caatinga dry forest. **Applied Soil Ecology**, 150: 103474. 2020.
- DE LEY, P.; BLAXTER, M. A new system for Nematoda: combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa. *Nematology Monographs and Perspectives*. Editors: Howard Ferris. Brill. p. 633-653. 2004.
- DE VRIES, F.T.; LIIRI, M.E.; BJØRNLUND, L.; BOWKER, M.A.; CHRISTENSEN, S.; SETÄLÄ, H.M.; BARDGETT, R.D. Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. **Nature Climate Change**, 2: 276–280. 2012.
- DE VRIES, F.T.; THÉBAULT, E.; LIIRI, M.; BIRKHOFFER, K.; TSIAFOULI, M.A.; BJØRNLUND, L.; JØRGENSEN, H.B.; BRADY, M.V.; CHRISTENSEN, S.; DE RUITER, P.C.; D'HERTEFELDT, T. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 35: 14296-14301. 2013.
- EISENHAUER, N.; CESARZ, S.; KOLLER, R.; WORM, K.; REICH, P.B. Global change belowground: impacts of elevated CO₂, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. **Global Change Biology**, 18: 435-447. 2012.
- FERRIS, H. Contribution of Nematodes to the Structure and Function of the Soil Food Web. **Journal of Nematology**, 42: 63-67. 2010a.
- FERRIS, H. Form and function: metabolic footprints of nematodes in the soil food web. **European Journal of Soil Biology**, 46: 97-104. 2010b.
- 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**, 61: 16-25. 2012.
- FERRIS, H.; TUOMISTO, H. Unearthing the role of biological diversity in soil health. **Soil Biology and Biochemistry**, 85: 101-109. 2015.

FERRIS, H.; VENETTE, R.C.; LAU, S.S. Population energetics of bacterial-feeding nematodes: carbon and Nitrogen budgets. **Soil Biology and Biochemistry**, 29: 1183-1194. 1997.

FERRIS, H.; VENETTE, R.C.; SCOW, K.M. Soil management to enhance bacterivore and fungivore nematode populations and their nitrogen mineralisation function. **Applied Soil Ecology**, 25: 19-35. 2004.

FREY, S.D.; ELLIOTT, E.T.; PAUSTIAN, K. Bacterial and fungal abundance and biomass in conventional and no-tillage agroecosystems along two climatic gradients. **Soil Biology and Biochemistry**, 31: 573-585. 1999.

FU, S.; FERRIS, H.; BROWN, D.; PLANT, P. Does the positive feedback effect of nematodes on the biomass and activity of their bacteria prey vary with nematode species and population size? **Soil Biology and Biochemistry**, 37: 1979-1987. 2005.

GRIFITHS, B.S.; CAUL, S. Migration of bacterial-feeding nematodes, but not protozoa, to decomposing grass residues. **Biology and Fertility of Soils**, 5: 201-207. 1993.

HAYGARTH, P.M.; RITZ, K. The future of soils and land use in the UK: soil systems for the provision of land-based ecosystem services. **Land Use Policy**, 26: S187-S197. 2009.

HOOGEN, J.; GEISEN, S.; ROUTH, D.; FERRIS, H.; TRAUNSPURGER, W.; WARDLE, D.A.; DE GOEDE, R.G.M.; ADAMS, B.J.; AHMAD, W.; ANDRIUZZI, W.S.; BARDGETT, R.D.; BONKOWSKI, M.; CAMPOS-HERRERA, R.; CARES, J.E.; CARUSO, T.; CAIXETA, L.B.; CHEN, X.; COSTA, S.R.; CREAMER, R.; CASTRO, J.M.C.; DAM, M.; DJIGAL, D.; ESCUER, M.; GRIFFITHS, B.S.; GUTIÉRREZ, C.; HOHBERG, K.; KALINKINA, D.; KARDOL, P.; KERGUNTEUIL, A.; KORTHALS, G.; KRASHEVSKA, V.; KUDRIN, A.A.; LI, Q.; LIANG, W.; MAGILTON, M.; MARAIS, M.; MARTÍN, J.A.R.; MATVEEVA, E.; MAYAD, E.H.; MULDER, C.; MULLIN, P.; NEILSON, R.; NGUYEN, T.A.D.; NIELSEN, U.N.; OKADA, H.; RIUS, J.E. P.; PAN, K.; PENEVA, V.; PELLISSIER, L.; SILVA, J.C.P.; PITTELOUD, C.; POWERS, T.O.; POWERS, K.; QUIST, C.W.; RASMANN, S.; MORENO, S.S.; SCHEU, S.; SETÄLÄ, H.; SUSHCHUK, A.; TIUNOV, A.V.; TRAP, J.; PUTTEN, W.V.D.; VESTERGÅRD, M.; VILLENAVE, C.; WAEYENBERGE, L.; WALL, D.H.; WILSCHUT, R.; WRIGHT, D.G.; YANG, J.; CROWTHER, T.W. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. **Nature**, 572: 194-198. 2019.

ITO, T.; ARAKI, M.; HIGASHI, T.; KOMATSUZAKI, M.; KANEKO, N.; OHTA, H. Responses of soil nematode community structure to soil carbon changes due to different tillage and cover crop management practices over a nine-year period in Kanto, Japan. **Applied Soil Ecology**, 89: 50-58. 2015.

LEAL, I.R.; DA SILVA, J.M.C.; TABARELLI, M.; LACHER, T.E. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Conservation Biology**, 19: 701-706. 2005.

LI, N.; PAN, F.J.; HAN, X.Z.; ZHANG, B. Development of soil food web of microbes and nematodes under different agricultural practices during the early stage of pedogenesis of a Mollisol. **Soil Biology and Biochemistry**, 98: 208-216. 2016.

LIU, T.; WHALEN, J.K.; RAN, W.; SHEN, Q.; LI, H. Bottom-up control of fertilization on soil nematode communities differs between crop management regimes. **Soil Biology and Biochemistry**, 95: 198-201. 2016.

MAGRIN, G. O.; MARENGO, J. A.; BOULANGER, J. B.; BUCKERIDGE, M. S.; CASTELLANOS, E.; POVEDA, G.; ... VICUÑA, S. Central and South America. Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part B: Regional aspects. In V. R. BARROS, C. B.; FIELD, D. J.; DOKKEN, M. D.; MASTRANDEA, K. J. MACH ... L. L. White (Eds.), Contribution of working group II to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change (pp. 1499–1566). Cambridge and New York: Cambridge University Press. 2014.

MANN, C.; LYNCH, D.; FILLMORE, S.; MILLS, A. Relationships between field management, soil health, and microbial community composition. **Applied Soil Ecology**, 144: 12-21. 2019.

MBUTHIA, L.W.; ACOSTA-MARTÍNEZ, V.; DEBRUYN, J.; SCHAEFFER, S.; TYLER, D.; ODOI, E.; MPHESHEA, M.; WALKER, F.; EASH, N. Long term tillage, cover crop, and fertilization effects on microbial community structure, activity: Implications for soil quality. **Soil Biology and Biochemistry**, 89: 24-34. 2015.

NEHER, D.A. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. **Journal of Nematology**, 33: 161. 2001.

NEHER, D.A.; WEICHT, T.R.; BARBERCHECK, M.E. Linking invertebrate communities to decomposition rate and nitrogen availability in pine forest soils. **Applied Soil Ecology**, 54: 14-23. 2012.

NIELSEN, U.N.; AYRES, E.; WALL, D.H.; LI, G.; BARDGETT, R.D.; WU, T.; GAREY, J.R. Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties. **Global Ecology and Biogeography**, 23: 968-978. 2014.

OLIVEIRA, F.M.; ANDERSEN, A.N.; ARNAN, X.; RIBEIRO-NETO, J.D.; ARCOVERDE, G.B.; LEAL, I.R. Effects of increasing aridity and chronic anthropogenic disturbance on seed dispersal by ants in Brazilian Caatinga. **Journal of Animal Ecology**, 88: 870-880. 2019.

OLIVEIRA, F.M.P.; RIBEIRO-NETO, J.D.; ANDERSEN, A.N.; LEAL, I.R. Chronic anthropogenic disturbance as secondary driver of ant community structure: interactions with soil type in Brazilian Caatinga. **Environmental Conservation**, 44: 115-123. 2017.

PAPATHEODOROU, E.M.; ARGYROPOULOU, M.D.; STAMOU, G.P. The effects of large-and small-scale differences in soil temperature and moisture on bacterial functional diversity and the community of bacterivorous nematodes. **Applied Soil Ecology**, 25: 37-49. 2004.

PENNINGTON, R.T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 40: 437-457. 2009.

PRADO, D.E. *As caatingas da América do Sul. Ecologia e conservação da Caatinga*. Recife, Editora Universitária. 2003.

RIBEIRO, E.M.S.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; SANTOS, B.A.; TABARELLI, M.; LEAL, I.R. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Applied Ecology**, 52: 611-620. 2015.

RIBEIRO-NETO, J.; ARNAN, X.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. **Biodiversity and Conservation**, 25: 943-956. 2016.

RITO, K.F.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; QUEIROZ, R.T.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, 105: 828-838. 2017.

SCHWARZ, B.; BARNES, A.D.; THAKUR, M.P.; BROSE, U.; CIOBANU, M.; REICH, P.B.; RICH, R.L.; ROSENBAUM, B.; STEFANSKI, A.; EISENHAUER, N. Warming alters energetic structure and function but not resilience of soil food webs. **Nature climate change**, 7: 895-900. 2017.

SEDDON, A.W.R.; MACIAS-FAURIA, M.; LONG, P.R.; BENZ, D.; WILLIS, K.J. Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. **Nature**, 531: 229-232. 2016.

SIEBERT, J.; SÜNNEMANN, M.; AUGÉ, H.; BERGER, S.; CESARZ, S.; CIOBANU, M.; GUERRERO-RAMÍREZ, N.R.; EISENHAUER, N. The effects of drought and nutrient addition on soil organisms vary across taxonomic groups, but are constant across seasons. **Scientific Reports**, 9: 1-12. 2019.

SILVA, J.M.C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. eds. **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Springer, 2018.

SONG, D.; PAN, K.; TARIQ, A.; SUN, F.; LI, Z.; SUN, X.; ZHANG, L.; OLUSANYA, O.A.; WU, X. Large-scale patterns of distribution and diversity of terrestrial nematodes. **Applied Soil Ecology**, 114: 161-169. 2017.

STRICKLAND, M.S.; ROUSK, J. Considering fungal: bacterial dominance in soils—methods, controls, and ecosystem implications. **Soil Biology and Biochemistry**, 42: 1385-1395. 2010.

THAKUR, M.P.; REAL, I.M.D; CESARZ, S.; STEINAUER, K.; REICH, P.B.; HOBBIE, S.; CIOBANU, M.; RICH, R.; WORM, K.; EISENHAUER, N. Soil microbial, nematode, and enzymatic responses to elevated CO₂, N fertilization, warming, and reduced precipitation. **Soil Biology and Biochemistry**, 135: 184-193. 2019.

TREONIS, A. M.; MICHELLE, E. H.; O'LEARY, C. A.; AUSTIN, E. E.; MARKS, C. B. Identification and localization of food-source microbial nucleic acids inside soil nematodes. **Soil Biology and Biochemistry**, 42: 2005- 2011. 2010.

TREONIS, A.M.; SUTTON, K.A.; UNANGST, S.K.; WREN, J.E.; DRAGAN, E.S.; MCQUEEN, J.P. Soil organic matter determines the distribution and abundance of nematodes on alluvial fans in Death Valley, California. **Ecosphere**, 10: 02659. 2019.

VAZQUEZ, C.; DE GOEDE, R.G.; KORTHALS, G.W.; RUTGERS, M.; SCHOUTEN, A.J.; CREAMER, R. The effects of increasing land use intensity on soil nematodes: A turn towards specialism. **Functional Ecology**, 33: 2003-2016. 2019.

WAGG, C.; DUDENHÖFFER, J.H.; WIDMER, F.; VAN DER HEIJDEN, M.G. Linking diversity, synchrony and stability in soil microbial communities. **Functional Ecology**, 32: 1280-1292. 2018.

YEATES, G.W. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. **Biology and Fertility of Soils**, 37: 199-210. 2003.

YEATES, G.W.; BONGERS, T.; DE GOEDE, R.G.M.; FRECKMAN, D.W.; GEORGIEVA, S.S. Feeding habits in soil nematode families and genera - an outline for soil ecologists. **Journal of Nematology**, 25: 315-331. 1993.

ZHANG, X.; FERRIS, H.; MITCHELL, J.; LIANG, W. Ecosystem services of the soil food web after long-term application of agricultural management practices. **Soil Biology and Biochemistry**, 111: 36-43. 2017.

ZHAO, J.; WANG, X.; SHAO, Y.; XU, G.; FU, S. Effects of vegetation removal on soil properties and decomposer organisms. **Soil Biology and Biochemistry**, 43: 954-960. 2011.