



UnB

**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

GABRIELA CAROLINY SILVA BUENO

**FRAÇÕES DE FÓSFORO NO SOLO EM ECOSSISTEMAS
ABERTOS EM RESTAURAÇÃO NO CERRADO E O EFEITO
DA *UROCHLOA DECUMBENS* SOBRE A DISPONIBILIDADE
DESSE NUTRIENTE**

Brasília
2025

GABRIELA CAROLINY SILVA BUENO

**FRAÇÕES DE FÓSFORO NO SOLO EM ECOSSISTEMAS
ABERTOS EM RESTAURAÇÃO NO CERRADO E O EFEITO
DA *UROCHLOA DECUMBENS* SOBRE A DISPONIBILIDADE
DESSE NUTRIENTE**

Dissertação de mestrado em ecologia apresentada
ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do
Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de
Brasília.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Isabel Belloni Schmidt

Brasília
2025



UnB

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

Gabriela Caroliny Silva Bueno

Título:

Frações de fósforo no solo em ecossistemas abertos em restauração no Cerrado e o efeito da *Urochloa decumbens* sobre a disponibilidade desse nutriente

Banca Examinadora:

Dr^a. Isabel Belloni Schmidt

Presidente

PPG-ECL/UnB

Dr^a. Gabriela Bielefeld Nardotto

Avaliadora Interna

PPG-ECL/UnB

Dr^a. Anna Abrahão

Avaliadora Externa

Universidade Federal do Ceará

Dr. Daniel Luis Mascia Vieira

Suplente

PPG-ECL/UnB

Brasília, setembro de 2025

AGRADECIMENTOS

Mãe, pai, avós Cida e Carmem, bisca Laura e vô Zé, vocês são a minha base e têm grande parte nesse trabalho, pois fizeram muito para que eu chegasse até aqui, sou muito grata e amo vocês. Mãe, obrigada por ir ao aeroporto de madrugada e me ajudar a transportar +200 kg de terra pra lá e pra cá; Gab, xuu, te amo, obrigada por me ajudar a pesar e rotular!

Agradeço a todos os meus amigos que me deram forças desde que estudar o Cerrado era um sonho distante, até quando vocês não aguentavam mais minhas postagens sobre fosfato nas redes sociais ou as minhas recusas para sair - “Preciso estudar...”.

Obrigada, professora Isabel, por ter me recebido e orientado. E obrigada a todos do Laboratório de Ecologia Vegetal, em especial Ana e Augusto. Foi um longo processo até que essa mente das exatas conseguisse entender um pouco “as humanas da biologia” - a ecologia. Como assim existem mais de 50 modelos para explicar “nicho”?

Agradeço a todos vocês que me ajudaram de alguma maneira, física ou emocional. E foram muitas pessoas: Lorena, Carol, Malu, Laura, Vitória; Douglas e Elton; Ana Beatriz, Natalino, Raphael e Octávio; Laboratório de Microbiologia da Embrapa Cerrados, em especial a professora Iêda Mendes e Clodoaldo; Professores e professoras do PPG-Ecologia, Maria Regina, Alexandre Sampaio e banca avaliadora; e você que eu não nomeei. Como eu disse, foram muitas pessoas mesmo!

Agradeço às instituições públicas que possibilitaram a realização gratuita dessa pós-graduação: Universidade de Brasília, em especial o PPG-Ecologia, e CAPES (pela bolsa). Viva a ciência e salve a ciência brasileira! Agradeço à University of Exeter pelo financiamento da pesquisa e apoio técnico, em especial Lucy Rowland e Pati Oliveira.

E agradeço ao Cerrado por existir e às plantas, animais e povos do Cerrado por resistirem. Salve o Cerrado!

Lutar com unhas e dentes para termos direito a um depois

Novo milênio, o resgate da vida, do sonho, do bem

A terra é tão verde e azul

Os filhos dos filhos dos filhos

Dos nossos filhos verão

A terra é tão verde e azul

(Canção de Marcus Viana, na voz de Maria Bethânia)

RESUMO

Controlar gramíneas exóticas invasoras (GEI) é um dos principais desafios para a restauração ecológica de ecossistemas campestres e savânicos tropicais. As GEI têm a capacidade de alterar as propriedades físicas, químicas e biológicas do solo para melhorar sua aquisição de nutrientes. Compreender esses mecanismos de *feedback* planta-solo pode apontar alternativas mais eficazes para o controle dessas espécies no longo prazo. Nosso estudo teve como objetivo investigar as frações de fósforo e os efeitos da *Urochloa decumbens* (Braquiária) sobre a disponibilidade desse nutriente em solos do Cerrado. Analisamos características do solo em área de cerrado *sensu stricto* nativo e em duas pastagens abandonadas, em processo de restauração, as três com diferentes níveis de invasão biológica por Braquiária. Com foco no ciclo biogeoquímico do fósforo, realizamos fracionamento sequencial de fósforo e quantificação de fosfatase ácida. As amostras de solo foram coletadas em pares contrastantes de plantas (espécies nativas pareadas com Braquiária), para comparar o efeito de cada espécie sobre as características do solo, com exceção da área de Restauração Altamente Invasada, onde não restavam gramíneas nativas. O fósforo ocluso e o fósforo moderadamente lábil representaram 95% do fósforo total no solo nas três áreas estudadas. Embora não tenham sido observadas diferenças significativas na quantidade de fósforo disponível e na atividade da fosfatase entre as rizosferas de espécies nativas e invasora dentro de uma mesma área, os modelos lineares generalizados aplicados a todas as áreas sugeriram que a presença da Braquiária tem um efeito positivo sobre a disponibilidade de fósforo e que sua dominância e tempo de estabelecimento influenciam significativamente a atividade da fosfatase. Nesse contexto, para a restauração ecológica de áreas previamente fertilizadas, sugerimos estudos para a avaliação de técnicas de redução do fósforo adsorvido no solo, de limitação do *feedback* planta-solo positivo promovido por GEI ou de maximização desses mecanismos na comunidade de espécies nativas.

Palavras-chave: campos; interação planta-solo; fósforo; restauração ecológica; savana.

ABSTRACT

Controlling exotic invasive grasses (EIG) is one of the main challenges for the ecological restoration of tropical grassland and savanna ecosystems. EIG can alter the physical, chemical, and biological properties of the soil to enhance their nutrient acquisition. Understanding these plant–soil feedback mechanisms may point to more effective long-term alternatives for controlling these species. Our study aimed to investigate soil phosphorus fractions and the effects of *Urochloa decumbens* (signalgrass) on the availability of this nutrient in Cerrado soils. We analyzed soil characteristics in a native *cerrado sensu stricto* area and in two abandoned pastures under restoration, all three with different levels of biological invasion by signalgrass. Focusing on the biogeochemical cycle of phosphorus, we carried out sequential phosphorus fractionation and acid phosphatase quantification. Soil samples were collected in contrasting plant pairs (native species paired with signalgrass) to compare the effect of each species on soil characteristics, except in the Highly Invaded Restoration Area, where no native grasses remained. Occluded phosphorus and moderately labile phosphorus together accounted for 95% of total soil phosphorus in the three areas studied. Although no significant differences were observed in available phosphorus content and phosphatase activity between the rhizospheres of native and invasive species within the same area, generalized linear models applied across all areas suggested that the presence of signalgrass exerts a positive effect on phosphorus availability, and that its dominance and time of establishment significantly influence phosphatase activity. In this context, for the ecological restoration of previously fertilized areas, we suggest further studies to evaluate techniques aimed at reducing soil-adsorbed phosphorus, limiting the positive plant–soil feedback promoted by EIG, or maximizing these mechanisms within native plant communities.

Keywords: ecological restoration; grasslands; phosphorus; plant–soil interaction; savanna.

SUMÁRIO

| | |
|--|-----------|
| AGRADECIMENTOS | 4 |
| RESUMO | 2 |
| SUMÁRIO | 4 |
| 1. INTRODUÇÃO | 5 |
| 2. MATERIAIS E MÉTODOS | 9 |
| 2.1. Áreas de estudo | 9 |
| 2.2. Amostragem do solo | 11 |
| 2.3. Análises do solo | 12 |
| 2.4. Análises estatísticas | 14 |
| 3. RESULTADOS | 15 |
| 3.1. Caracterização do solo | 15 |
| 3.2. Frações de fósforo no solo | 17 |
| 3.3. Efeito das espécies de gramíneas sobre a disponibilidade de fósforo | 19 |
| 4. DISCUSSÃO | 22 |
| 4.1. Caracterização do solo | 22 |
| 4.2. Frações de fósforo no solo | 23 |
| 4.3. Efeito das espécies de gramíneas sobre a disponibilidade de fósforo | 24 |
| 4.4. Considerações ecológicas e aplicações na restauração | 26 |
| 5. CONCLUSÃO | 29 |
| REFERÊNCIAS | 30 |
| APÊNDICE | 41 |
| Artigo submetido a revista Plant and Soil | 41 |

1. INTRODUÇÃO

Ecossistemas campestres e savânicos desempenham papel crucial na oferta de múltiplos serviços ecossistêmicos, com destaques para o provisionamento de água, o sequestro de carbono e a produção de forragem (Zhao *et al.*, 2020). Apesar de tamanha relevância, estima-se que cerca de 50% dessas áreas estão degradadas (IPBES, 2018). A restauração ecológica emerge como uma estratégia para recuperar a composição, a estrutura e os processos de ecossistemas alterados, devolvendo-lhes a capacidade de fornecer serviços ecossistêmicos (Knapp, 2019).

Os campos e as savanas tropicais ocupam cerca de 20% da superfície terrestre (Parr *et al.*, 2014) e um dos principais desafios técnicos para a restauração ecológica desses ecossistemas é o controle das plantas exóticas invasoras (Buisson *et al.*, 2019; Sampaio *et al.*, 2019), predominantemente gramíneas C4 (Weidlich *et al.*, 2020). Quando não manejadas adequadamente, essas espécies dominam rapidamente a área, excluem competitivamente a vegetação nativa e impedem uma trajetória de sucesso na restauração ecológica (Wiederhecker *et al.*, 2024). Além de alterar a composição florística e reduzir a riqueza de espécies, elas provocam alteração no regime natural do fogo (D'Antonio & Vitousek, 1992; Gorgone-Barbosa *et al.*, 2015), promovendo ciclos de retroalimentação que perpetuam sua dominância e representam uma ameaça à biodiversidade (Damasceno *et al.*, 2018; Hoffmann & Haridasan, 2008).

Espécies invasoras são boas colonizadoras devido à grande produção de sementes (Begon *et al.*, 2007). Além disso, têm a capacidade de modificar características físicas, químicas e biológicas do solo para melhorar a aquisição de nutrientes de maneira que favoreçam competitivamente a si mesmas, em um mecanismo de *feedback* planta-solo positivo (Jordan *et al.*, 2008). Mesmo quando as condições do solo não são ideais, as plantas podem influenciar a disponibilidade de nutrientes na rizosfera, regular a capacidade de transporte de íons, modular a morfologia das raízes e estabelecer associações simbióticas com fungos e bactérias para maximizar a absorção de nutrientes (Schulze *et al.*, 2019).

Campos e savanas neotropicais têm predominância de solos pobres em nutrientes e com alta concentração alumínio, tóxico para algumas plantas, especialmente cultivadas (Veldman *et al.*, 2015). O fósforo é um dos nutrientes que mais limitam o desenvolvimento das plantas nesses ecossistemas, pois encontra-se naturalmente em concentrações muito baixas (Pellegrini, 2016). No Cerrado, por exemplo, é comum teores de P na solução do solo inferiores a 0,1 ppm (Mendes & Reis Junior, 2003). Elemento essencial ao metabolismo energético, o fósforo é absorvido pelas plantas principalmente na forma de íon di-hidrogenofosfato (H_2PO_4^-) (Schulze *et al.*, 2019). A disponibilização deste íon na solução do solo depende de processos químicos (dissolução de minerais primários), físico-químicos (adsorção e dessorção das partículas do solo) e biológicos (mineralização do P orgânico) (Johan *et al.*, 2010).

Em solos altamente intemperizados, os processos químicos de liberação de fósforo a partir de minerais primários são pouco relevantes, dado que grande parte do fósforo desse compartimento já foi mobilizado ao longo do tempo (Lepsch, 2016). Por outro lado, os processos físico-químicos de adsorção e dessorção do fosfato apresentam alta relevância. Elevados teores de argila e de óxidos de ferro e alumínio, típicos de solos com pedogênese avançada (Lepsch, 2016), mantêm retido uma grande parcela do fosfato e, portanto, menos disponível às plantas (Mendes & Reis Junior, 2003). A presença dos referidos óxidos e argilas 1:1 são os principais fatores de retenção de fósforo em solos ácidos, devido às suas fortes ligações químicas com os fosfatos inorgânicos e orgânicos (Alovisi *et al.*, 2020; Fink *et al.*, 2016; Johan *et al.*, 2010; Stewart, 1991). Essas ligações podem ser monodentadas, bidentadas ou binucleadas e o fosfato transita entre as frações lábil, moderadamente lábil e não-lábil (P ocluso), ficando mais ou menos disponível às plantas, nesta ordem (Rheinheimer *et al.*, 2020).

Além da mineralogia e do teor de argila, o pH e as concentrações de ferro, alumínio e cálcio trocáveis também influenciam os processos de adsorção e dessorção. Pela visão clássica, o teor de P disponível varia em função do pH apresentando picos e vales de acordo com a fixação do fosfato por Fe, Al e Ca trocáveis, atingindo maior disponibilidade em pH próximo de 6,5 e segunda maior

disponibilidade em pH próximo de 4,5 (Lopes, 1989). No que tange o efeito da matéria orgânica sobre a disponibilidade de fósforo, existe divergência na literatura sobre se o efeito é positivo ou insignificante (Fink *et al.*, 2016).

Já os processos biológicos, que envolvem a imobilização e a mineralização do fosfato por microrganismos e plantas, são considerados os mais relevantes para a aquisição de fósforo por algumas plantas em solos altamente intemperizados sem adubação (Gatiboni *et al.*, 2007). A mineralização ocorre a partir da hidrólise do fósforo orgânico catalisada por fosfatases e fitases produzidas por microrganismos e plantas (Acosta-Martínez & Tabatabai, 2011; Rao *et al.*, 2017).

Considerando os três processos envolvidos na disponibilidade de fósforo, a vegetação influencia os processos físico-químicos por meio da exsudação de carboxilatos que dissolvem FePO_4 , AlPO_4 e $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ (Louw-Gaume *et al.*, 2017) e solubilizam fosfatos adsorvidos a óxidos de Fe e Al (Schulze *et al.*, 2019). No que tange ao processo biológico, a vegetação aumenta a atividade de fosfatases e fitase, seja por exsudação própria ou por associações simbióticas com microrganismos, o que aumenta a mineralização do P orgânico (Ström *et al.*, 2002; Schulze *et al.*, 2019). A literatura apresenta diversas evidências da utilização dessas estratégias por gramíneas de metabolismos C4, especialmente em processos de invasão biológica em campos e savanas tropicais, quando presentes em solos com baixa disponibilidade de fósforo (Baptistella *et al.*, 2021; Louw-Gaume *et al.*, 2017; Nunes *et al.*, 2008). *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D.Webster, uma gramínea de origem africana comumente invasora em áreas tropicais em outros continentes, apresentou a maior produção de fitase em condições de baixa concentração de fósforo entre as 16 espécies comparadas (Li *et al.*, 1997). Louw-Gaume *et al.*, (2017) identificaram aumento na exsudação de oxalato e fosfatases por *Urochloa decumbens* com a redução da disponibilidade de fósforo.

No Cerrado, as gramíneas exóticas invasoras (GEI) são predominantemente espécies africanas de metabolismo C4, como *Urochloa spp.*, *Melinis minutiflora* P.Beauv. e *Andropogon gayanus* Kunth (Sampaio *et al.*, 2019; Pivello *et al.*, 1999; Wiederhecker *et al.*, 2024) e o fósforo é o nutriente limitante para o desenvolvimento dessas espécies no bioma (Bustamante *et al.*, 2012; Castro *et al.*, 2023; Lannes *et al.*,

2016). É necessário o desenvolvimento de técnicas eficazes a longo prazo para o controle dessas GEI, pois a restauração ecológica do Cerrado é urgente, principalmente para a recomposição do ciclo hidrológico deste que é conhecido como a "caixa d'água do Brasil" por contribuir com o suprimento de água de 8 das 12 bacias hidrográficas brasileiras (Klink *et al.*, 2020). A savana mais biodiversa do planeta (Durigan & Ratter, 2016) já perdeu mais de 48% de sua cobertura vegetal original (Mapbiomas, 2025), o que somado aos efeitos das mudanças climáticas, deve resultar em uma perda de cerca de 33% na vazão dos rios até 2050 (Salmona *et al.*, 2023).

Além da relevância ambiental, social e econômica acima apresentada, a restauração do Cerrado é necessária para a regularização ambiental prevista na Lei da Proteção da Vegetação Nativa (Lei Federal nº 12.651/2012) (Brasil, 2012) e para o cumprimento da meta brasileira de recuperar 12 milhões de hectares de vegetação nativa até 2030 (Decreto Federal nº 8.972/2017) (Brasil, 2017). A restauração de áreas abertas no Cerrado com o uso de espécies de diferentes formas de vida é recente e tem encontrado no controle das GEI seu maior obstáculo, principalmente nas áreas convertidas em pastagem (Sampaio *et al.*, 2019; Wiederhecker *et al.*, 2024). Entre as técnicas mais utilizadas para o controle das GEI em ecossistemas abertos estão o uso de fogo combinado ao controle físico e/ou químico (Assis *et al.*, 2021; Weidlich *et al.*, 2019). Caso seja possível compreender os mecanismos de aquisição de nutrientes do solo pelas GEI, a ponto de interferir nestes processos, é possível que possamos fazer ações de controle mais eficazes a longo prazo (Tang *et al.*, 2024).

Por isso, nosso estudo (i) quantificou as frações de fósforo no solo em área nativa de cerrado *stricto sensu* e em pastagens abandonadas em processo de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (Goiás, Brasil); e (ii) investigou se a GEI *Urochloa decumbens* influencia a disponibilidade de fósforo por meio do aumento da atividade da fosfatase ácida. Hipotetizamos que (i) as áreas em restauração, devido ao seu histórico de uso do solo, apresentariam maiores concentrações de fósforo em todos os compartimentos, exceto o fósforo mineral, que depende da rocha matriz; (ii) o fósforo estaria mais acumulado na fração oclusa em todas as áreas; (iii) detectaríamos a ocorrência de mecanismos de *feedback* planta-solo que favorecem a aquisição de fósforo em indivíduos de *Urochloa*

decumbens; e que (iv) a atividade da fosfatase ácida e a disponibilidade de fósforo observados na rizosfera da *Urochloa decumbens* seriam maiores que as observadas na rizosfera das espécies nativas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Áreas de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV), uma Unidade de Conservação de Proteção Integral de 240.611 hectares localizada no nordeste do Estado de Goiás, Brasil (Figuras 1a e 1b). O parque está situado no bioma Cerrado, caracterizado por sua sazonalidade com verão úmido e inverno seco com duração entre 4 e 7 meses, pluviosidade anual média de 1.675 mm e temperatura anual média de 21°C. Esse regime climático é caracterizado, na classificação de Köppen, como tropical semiúmido do tipo Aw, típico de savanas tropicais (ICMBIO, 2021).

As três áreas de estudo estão localizadas no Mulungu, entre o Morro da Baleia e o córrego do Mulungu (14°07'062.54"S 47°38'19.530.36"W) (Figura 1c), onde aproximadamente 150 hectares encontram-se em processo de restauração ecológica por semeadura direta de espécies nativas. As áreas são formadas por plintossolo pétrico concrecionário (IBGE, 2023) e estão em um declive topográfico. A fitofisionomia original era cerrado ralo (Coutinho *et al.*, 2019), uma subdivisão fitofisionômica do cerrado sentido restrito caracterizada por uma cobertura arbórea de 5% a 20% (Ribeiro e Walter, 2008).

A primeira área (Figura 1d), chamada de "Cerrado Nativo" (CN), caracteriza-se por vegetação savânica nativa conservada. Com uma extensão de aproximadamente 16 hectares, está em um estágio inicial de invasão biológica por gramíneas exóticas invasoras, as quais foram encontradas principalmente nas bordas do fragmento. Está localizada no sopé de um afloramento de quartzito, o Morro da Baleia (Dardenne & Campos, 2000), rocha com alta resistência ao intemperismo e composta principalmente por quartzo (USP, 2025). Devido à sua proximidade com o Morro da

Baleia, a área recebe sedimentos resultantes da erosão do quartzito, estando situada sobre essa mesma rocha matriz ou na zona de transição para o metassiltito (Dardenne & Campos, 2000).

A área denominada “Restauração Moderadamente Invadida” (RMI) (Figura 1e) possui aproximadamente 3 hectares e está situada em uma posição mais baixa do relevo em comparação com as demais, sendo periodicamente alagada durante a estação chuvosa. O processo de restauração ecológica teve início em 2019 e incluiu as seguintes intervenções: uma queima prescrita, duas gradagens e aplicação de glifosato antes e após a semeadura direta de gramíneas, arbustos e subarbustos nativos (Silva-Coelho, 2022). A semeadura foi realizada em janeiro de 2021 e, desde então, a área não recebeu novas intervenções, encontrando-se em estágio intermediário de reinvasão por gramíneas exóticas, especialmente *Urochloa decumbens* e *Andropogon gayanus*.

A área “Restauração Altamente Invadida” (RAI) (Figura 1f) está situada entre as outras duas anteriores, tanto em termos de posição geográfica quanto de relevo. Com aproximadamente 1,4 ha., passou por uma tentativa de restauração ecológica em 2013 que incluiu uma roçada, duas gradagens e uma semeadura direta de gramíneas, arbustos e espécies arbóreas (Pellizzaro *et al.*, 2017). Após as intervenções, a área foi abandonada e sofreu reinvasão por gramíneas exóticas. Em 2022, registrava cobertura de mais de 80% de gramíneas exóticas invasoras, das quais mais de 55% eram representadas por espécies do gênero *Urochloa* (Wiederhecker *et al.*, 2024). O estágio avançado de reinvasão permaneceu até maio de 2024, quando as coletas deste estudo foram realizadas, no final da estação chuvosa.

Ambas as áreas em restauração foram convertidas em agricultura e, posteriormente, em pastagem. Abandonadas desde meados da década de 1980, sem manejo ou presença de gado, estavam dominadas especialmente por *Urochloa decumbens*, *Andropogon gayanus* e *Melinis minutiflora* no início dos processos de restauração ecológica (Coutinho *et al.*, 2019). As áreas RAI e RMI estão situadas sobre metassiltito, uma rocha matriz menos resistente ao intemperismo que o quartzito (De Toledo, 2014), originada pela deposição de partículas finas de argila e silte, seguida por processos de metamorfização (Dardenne & Campos, 2000).

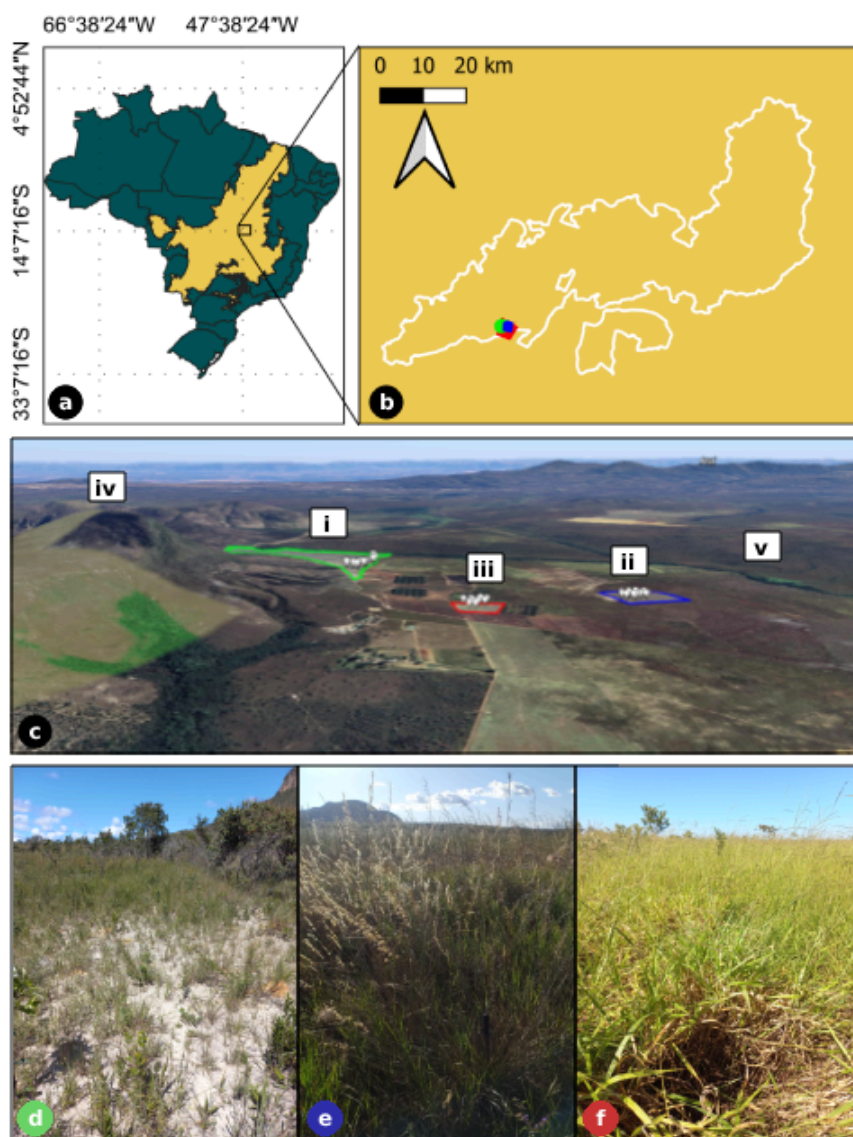


Figura 1 - Áreas de estudo: (a) Mapa do Brasil com destaque para os limites do bioma Cerrado em amarelo; (b) Limites do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brasil; (c) Visão 3D por satélite via plataforma Google Earth Pro (2025), onde i = área "Cerrado Nativo" (CN), ii = área "Restauração Moderadamente Invasida" (RMI), iii = área "Restauração Altamente Invasida" (RAI), iv = Morro da Baleia, e v = Córrego do Mulungu; (b) CN, cerrado *sensu stricto* atualmente em estágio inicial de invasão por gramíneas exóticas invasoras (GEI); (c) RMI, pastagem abandonada em estágio intermediário de reinvasão por GEI após 4 anos das intervenções de restauração ecológica; e (D) HIRA, pastagem abandonada em estágio avançado de reinvasão por GEI após 11 anos das intervenções de restauração ecológica.

2.2. Amostragem do solo

Em cada área, a espécie de gramínea nativa de maior ocorrência foi selecionada para comparação com a *Urochloa decumbens* (Braquiária). Amostras

simples de solo foram coletadas em profundidade 0-10 cm na rizosfera de indivíduos nativos e Braquiária pareados a uma distância de 2 a 3 m, com o objetivo de minimizar a interferência radicular entre as espécies.

Assim, em CN, os pares de plantas amostrados foram *Echinochaena inflexa* (Poir.) Chase (Capim Flechinha) e *Urochloa decumbens*; na área RMI, *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert (Capim Brinco-de-princesa) e *Urochloa decumbens*; e na área RAI, as coletas foram realizadas apenas na rizosfera de indivíduos de *Urochloa decumbens*, devido à ausência de gramíneas nativas em cobertura suficiente para replicação. Dessa forma, foram definidos cinco grupos de dados “Espécie/Área”: (1) Flechinha/CN, (2) Braquiária/CN, (3) Brinco-de-princesa/RMI, (4) Braquiária/RMI e (5) Braquiária/RAI. Para cada grupo, foram coletadas 10 réplicas independentes, respeitando uma distância mínima de 10 metros entre os pontos de amostragem.

Para o procedimento de amostragem do solo, os indivíduos foram cortados com facão, removendo-se o máximo da biomassa aérea, incluindo a serrapilheira. Em seguida, o solo foi coletado com cavadeira, exatamente no colo da planta. A seleção das unidades amostrais foi realizada por caminhamento arbitrário nas áreas, priorizando manchas ou indivíduos maiores de cada espécie, com a intenção de maximizar o efeito medido. Em cada ponto, foram coletadas duas amostras de solo, acondicionadas separadamente em sacos plásticos. Uma das amostras foi mantida resfriada, em caixa térmica com gelo ou refrigerador até a realização da análise da biomassa microbiana e a outra foi mantida em temperatura ambiente para o restante das análises de solo.

2.3. Análises do solo

As amostras mantidas resfriadas foram enviadas da forma como coletadas para análise da biomassa microbiana pelo Instituto Agrônomo (IAC), de Campinas. As amostras restantes foram secas ao ar e peneiradas em malha de 2 mm para a quantificação da fosfatase ácida, em parceria com a Embrapa Cerrados, e para a caracterização físico-química geral do solo e o fracionamento sequencial do fósforo pela Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ-USP) (Tabela 1).

Tabela 1 - Atributos do solo avaliados em cada amostra coletada na rizosfera das gramíneas e o respectivo método de análise.

| Atributos do solo | Métodos de análise |
|--|---|
| Teor de biomassa microbiana | Fumigação-extração com K_2SO_4 (Vance <i>et al.</i> , 1987) |
| Teores de areia, silte e argila | Granulometria Bouyoucos (Dane & Topp, 2002) |
| pH (H_2O) | Medição eletroquímica (Teixeira <i>et al.</i> , 2017) |
| pH (KCl 1 mol L^{-1}) | Medição eletroquímica (Teixeira <i>et al.</i> , 2017) |
| Teores de P e K | Extração Mehlich-1 (Teixeira <i>et al.</i> , 2017) |
| Teores de Ca, Mg e Al | Extração KCl 1 mol L^{-1} (Teixeira <i>et al.</i> , 2017) |
| Acidez Potencial (H+Al) | Extração com acetato de cálcio pH 7 (Teixeira <i>et al.</i> , 2017) |
| Teor de matéria orgânica | Extração com dicromato de potássio e determinação por titulação (Camargo <i>et al.</i> , 2009) |
| Atividade da fosfatase ácida | Colorimetria com p-nitrofenil fosfato (Tabatabai & Bremner, 1969) |
| Fracionamento sequencial do fósforo (Dick & Tabatabai, 1977; Gatiboni & Condon, 2021; Murphy & Riley, 1962): | |
| P disponível (solúvel e lábil) | Extração Mehlich-3 |
| P inorgânico moderadamente lábil | Extração NaOH $0,5\text{ mol L}^{-1}$ |
| P inorgânico e orgânico moderadamente lábeis | Extração por NaOH $0,5\text{ mol L}^{-1}$ após digestão em autoclave com H_2SO_4 e $(NH_4)_2S_2O_8$ |
| P mineral (não lábil) | Extração por HCl 1 mol L^{-1} |
| P total | Digestão do solo com H_2SO_4 e H_2O_2 em bloco digestor |
| P ocluso (não lábil) | Subtração de P disponível, P inorgânico, P orgânico e P mineral do P total |

2.4. Análises estatísticas

As análises estatísticas foram feitas utilizando o software R versão 4.4.2 (R Core Team, 2024). Calculamos as médias e os respectivos desvios-padrão de todos os atributos do solo avaliados em cada grupo de dados. Para testar a existência de diferenças significativas entre os grupos, utilizamos modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição Gaussiana inversa e função de ligação inversa, seguidos de comparações múltiplas pelo método de Tukey, por meio da função *emmeans* do pacote *emmeans* (Lenth, 2025).

Para avaliar como o fósforo está acumulado nos diferentes compartimentos, utilizamos os resultados do fracionamento sequencial do fósforo para quantificar a porcentagem relativa à cada fração de fósforo nos grupos. Nesse caso, utilizamos o valor de P disponível (Mehlich-3), pois este foi o método extrator utilizado no fracionamento sequencial do fósforo.

Para investigar a influência das plantas sobre a disponibilidade de fósforo, avaliamos se havia diferença significativa no teor de P disponível (Mehlich-1) e na atividade da fosfatase ácida entre os pares de espécies de gramíneas nativa e exótica invasora (grupos 1–2 e 3–4). A normalidade dos dados foi verificada pelo teste de Shapiro-Wilk, sendo então aplicada ANOVA (para dados paramétricos) ou o teste de Kruskal-Wallis com post-hoc de Dunn (para dados não paramétricos).

Por fim, avaliamos a relevância dos atributos do solo, da espécie e da área na variação da atividade da fosfatase ácida e da disponibilidade de fósforo por meio de seleção automática de modelos lineares generalizados, utilizando a função *dredge* do pacote *MuMIn* (Bartoń, 2024). Foram considerados modelos com distribuição Gaussiana inversa e função de ligação inversa. Variáveis explicativas com correlação de Spearman maior ou igual a $|0,80|$ foram excluídas (Sokal & Rohlf, 1997). Para os modelos com a fosfatase ácida como variável resposta, excluimos as variáveis relacionadas às frações de fósforo inorgânico (P moderadamente lábil, P ocluso e P mineral), dado que a fosfatase catalisa exclusivamente a mineralização de fosfatos orgânicos (Margalef *et al.*, 2017). Para a modelagem da disponibilidade de fósforo (Mehlich-1), excluimos cálcio, potássio e magnésio, pois não se ligam ao fosfato em

solos ácidos (Muindi, 2019). “Espécie” e “área” foram incluídas nos modelos como variáveis categóricas. Foram considerados apenas modelos com $\Delta AIC \leq 2$, conforme recomendado por Burnham & Anderson (2002).

3. RESULTADOS

3.1. *Caracterização do solo*

O solo da área Restauração Moderadamente Invasada (RMI) apresentou-se de textura argilosa, enquanto os de Restauração Altamente Invasada (RAI) e Cerrado Nativo (CN) foram classificados como franco argiloso arenoso e franco arenoso (Tabela 2), respectivamente. O pH do grupo 1 (Flechinha/CN) apresentou-se 0,4 unidade menor que a média dos grupos das áreas em restauração, as quais não diferiram estatisticamente entre si (Tabela 2).

O teor de matéria orgânica, a acidez potencial e a capacidade de troca catiônica foram, respectivamente, cerca de 42%, 22% e 27% menores na área nativa quando em comparação com a média das duas áreas em restauração, mas estatisticamente semelhantes entre os pares de plantas dentro de cada área (Tabela 2).

Os teores dos íons Ca^{2+} , Mg^{2+} e K^+ foram significativamente menores no grupo 1 (Flechinha/CN) que em todos os outros, apresentando diferenças entre os pares de gramíneas da área nativa. Já o teor de Al^{3+} foi superior nos dois grupos de CN quando em comparação com todos os grupos das áreas em restauração (Tabela 2). A biomassa microbiana apresentou-se significativamente maior no grupo 3 (Brinco-de-princesa/RMI) que nos dois grupos da área nativa, sem diferenças observadas entre os grupos restantes (Tabela 2).

Tabela 2 - Valores médios e desvios padrão das características físico-químicas do solo na rizosfera dos cinco grupos amostrados: (1) Flechinha/Cerrado Nativo, (2) Braquiária/Cerrado Nativo, (3) Brinco-de-princesa/Restauração Moderadamente Invasada, (4) Braquiária/Restauração Moderadamente Invasada, e (5) Braquiária/Restauração Altamente Invasada, onde (F) Flechinha, (B) Braquiária, (BP) Brinco-de-princesa, (CN) Cerrado Nativo, (RMI) Restauração Moderadamente Invasada e (RAI) Restauração Altamente Invasada. Valores com as mesmas letras na mesma linha indicam ausência de diferença entre os grupos ($p > 0,05$).

| Identificação do grupo | Área CN | | RMI | | RAI | |
|---|---------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| | Espécie | F | B | BP | B | |
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | |
| Argila (%) | | 19,15 ±2,33 ^a | 19,73 ±2,61 ^a | 46,63 ±2,21 ^b | 47,35 ±2,41 ^b | 30,23 ±2,99 ^c |
| Silte (%) | | 18,41 ±7,05 ^a | 17,22 ±6,86 ^a | 32,43 ±8,21 ^b | 31,99 ±8,82 ^b | 14,50 ±3,75 ^a |
| Areia (%) | | 62,44 ±6,40 ^a | 63,04 ±6,85 ^a | 20,94 ±6,73 ^b | 20,66 ±7,07 ^b | 55,27 ±4,81 ^a |
| pH (H ₂ O) | | 4,98 ±0,17 ^a | 5,14 ±0,18 ^{ab} | 5,40 ±0,11 ^c | 5,43 ±0,08 ^c | 5,31 ±0,13 ^{bc} |
| Matéria orgânica (mg kg ⁻¹) | | 25.630,00 ±4.187,00 ^a | 27.210,00 ±4.537,00 ^a | 46.470,00 ±4.099,00 ^b | 47.480,00 ±4.438,00 ^b | 41.540,00 ±2.886,00 ^b |
| K (mmolc kg ⁻¹) | | 0,94 ±0,08 ^c | 1,56 ±0,46 ^a | 2,05 ±0,54 ^b | 2,62 ±0,68 ^b | 1,87 ±0,28 ^{ab} |
| Ca (mmolc kg ⁻¹) | | 0,50 ±0,27 ^d | 1,17 ±0,60 ^a | 4,43 ±1,75 ^{bc} | 5,52 ±1,90 ^b | 2,06 ±0,519 ^{ac} |
| Mg (mmolc kg ⁻¹) | | 0,39 ±0,14 ^c | 1,04 ±0,58 ^a | 1,83 ±0,74 ^{ab} | 2,39 ±1,03 ^b | 1,94 ±0,40 ^b |
| Al (mmolc kg ⁻¹) | | 16,62 ±2,59 ^a | 15,17 ±2,16 ^a | 11,45 ±3,53 ^b | 10,68 ±2,51 ^b | 11,27 ±1,17 ^b |
| H+Al (mmolc kg ⁻¹) | | 51,55 ±6,02 ^a | 52,31 ±6,52 ^a | 66,54 ±6,69 ^b | 69,27 ±7,02 ^b | 64,40 ±3,72 ^b |
| Saturação por bases (mmolc kg ⁻¹) | | 1,83 ±0,33 ^c | 3,77 ±1,40 ^d | 8,31 ±2,47 ^{ab} | 10,53 ±2,85 ^a | 5,88 ±1,08 ^b |
| Capacidade de troca catiônica (CTC) (mmolc kg ⁻¹) | | 53,38 ±6,02 ^a | 56,08 ±7,04 ^a | 74,85 ±5,93 ^{bc} | 79,80 ±6,31 ^b | 70,28 ±4,03 ^c |
| Saturação por Ca, Mg, K (%) | | 3,30 ±0,82 ^d | 6,70 ±2,36 ^a | 11,20 ±3,52 ^{bc} | 13,10 ±3,93 ^b | 8,40 ±1,43 ^{ac} |
| Saturação por Al (%) | | 90,00 ±2,54 ^a | 80,00 ±6,65 ^a | 57,40 ±11,12 ^{bc} | 50,60 ±10,77 ^b | 65,80 ±4,83 ^c |

Tabela 2 - continuação.

| Identificação do grupo | Área | CN | | RMI | | RAI |
|---|---------|---------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|
| | Espécie | F | B | BP | B | B |
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Biomassa microbiana (mg C kg ⁻¹) | | 399,22 ±69,71 ^a | 395,13 ±68,46 ^a | 506,62 ±70,12 ^{bc} | 480,70 ±91,61 ^{ab} | 460,16 ±89,23 ^{ab} |
| Fosfatase ácida (mg p-nitrofenol kg ⁻¹) | | 579,33 ±152,49 ^{ab} | 557,90 ±108,46 ^a | 644,55 ±77,92 ^{ac} | 735,99 ±188,72 ^{bc} | 805,96 ±89,49 ^c |
| P disponível (Mehlich-1) (mg kg ⁻¹) | | 2,38 ±0,27 ^a | 2,57 ±0,34 ^a | 1,67 ±0,21 ^b | 1,80 ±0,50 ^b | 1,94 ±0,19 ^b |
| P disponível (Mehlich-3) (mg kg ⁻¹) | | 3,18 ±0,39 ^a | 3,62 ±0,88 ^a | 3,35 ±0,57 ^a | 3,61 ±0,72 ^a | 3,87 ±0,60 ^a |
| P inorgânico moderadamente lábil (mg kg ⁻¹) | | 15,67 ±3,65 ^a | 15,63 ±2,88 ^a | 22,44 ±2,80 ^b | 23,50 ±3,40 ^b | 20,48 ±0,84 ^b |
| P orgânico moderadamente lábil (mg kg ⁻¹) | | 11,66 ±4,80 ^a | 11,36 ±5,02 ^a | 21,72 ± 9,04 ^b | 22,46 ±7,08 ^b | 27,76 ±12,50 ^b |
| P total moderadamente lábil (mg kg ⁻¹) | | 27,33 ±2,75 ^a | 26,99 ±3,13 ^a | 44,16 ±7,60 ^b | 45,97 ±7,61 ^b | 48,24 ±12,46 ^b |
| P ocluso (mg kg ⁻¹) | | 95,40 ±11,54 ^a | 95,86 ±9,17 ^a | 203,14 ±37,76 ^b | 205,55 ±44,62 ^b | 246,83 ±16,60 ^b |
| P mineral (mg kg ⁻¹) | | 0,40 ±0,17 ^a | 0,45 ±0,11 ^a | 0,097 ±0,10 ^b | 0,077 ±0,03 ^b | 0,26 ±0,17 ^a |
| P total (mg kg ⁻¹) | | 126,32 ±10,36 ^a | 126,91 ±8,51 ^a | 250,74 ±38,88 ^b | 255,20 ±40,99 ^b | 299,19 ±20,26 ^c |

3.2. Frações de fósforo no solo

Por meio do fracionamento sequencial do fósforo, observamos um teor de P nos minerais primários 1,7 vezes maior em CN que em RAI e 4,8 vezes maior que em RMI, não havendo diferença estatística entre os pares de plantas (Tabela 2).

O fósforo ocluso, bem como todas as frações de fósforo moderadamente lábeis, apresentou maiores valores nas áreas em restauração e nenhuma diferença entre os pares de plantas da mesma área (Tabela 2). Além disso, quando analisarmos os valores proporcionais das diferentes frações de P no lugar dos valores absolutos (Figura 2), observamos que CN apresenta o menor acúmulo de fósforo no compartimento de P ocluso e o maior no compartimento moderadamente lábil total e disponível, se comparado com os grupos das áreas em restauração, independentemente da planta sob a qual o solo foi coletado.

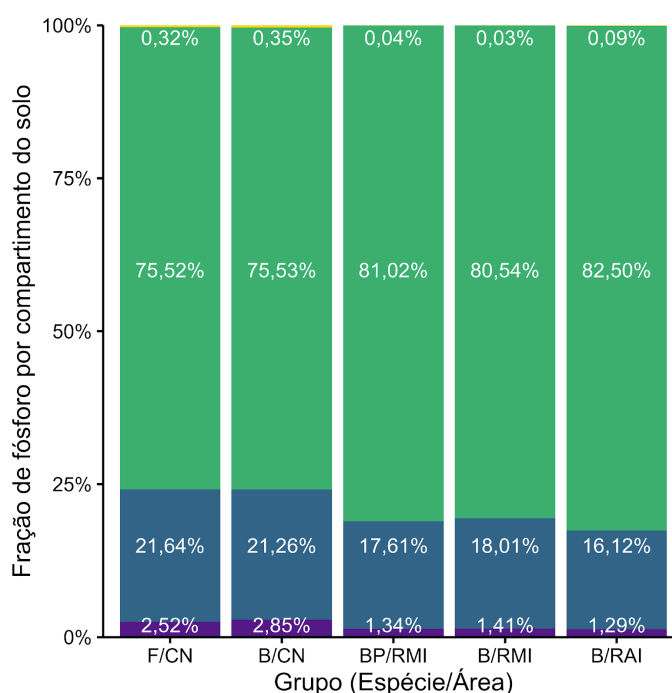


Figura 2 - Frações de fósforo no solo da rizosfera dos cinco grupos de dados: F/CN = grupo 1 (Flechinha/Cerrado Nativo); B/CN = grupo 2 (Braquiária/Cerrado Nativo); BP/RMI = grupo 3 (Brinco-de-princesa/Restauração Moderadamente Invadida); B/RMI = grupo 4 (Braquiária/Restauração Moderadamente Invadida); e B/RAI = grupo 5 (Braquiária/Restauração Altamente Invadida). As barras empilhadas representam a proporção de fósforo acumulado em cada compartimento do solo. De baixo para cima, a barra roxa representa a porcentagem de P disponível (Mehlich-3), a barra azul a de P moderadamente lábil total, a barra verde a de P ocluso e a barra amarela a de P mineral.

O fósforo disponível (Mehlich-1) apresentou diferença significativa entre Cerrado Nativo e as áreas em restauração, mas não entre os pares de plantas dentro de cada área (Tabela 2). O grupo 5 (Braquiária/RAI) apresentou atividade de fosfatase 39 e 55% maior que os grupos 1 (Flechinha/CN) e 2 (Braquiária/CN), respectivamente, porém não se diferenciou de nenhum dos grupos de RMI (Tabela 2).

3.3. Efeito das espécies de gramíneas sobre a disponibilidade de fósforo

Os resultados da ANOVA ou Kruskal-Wallis para avaliar P disponível (Mehlich-1) e fosfatase ácida entre os pares de gramíneas nativa e exótica invasora em CN e RMI, não apresentaram diferenças significativas para nenhuma das variáveis (Tabela 3).

Tabela 3 - Avaliação da significância estatística da disponibilidade de fósforo e da atividade média da fosfatase ácida no solo entre a rizosfera da espécie nativa e da *Urochloa decumbens* nas áreas de Cerrado Nativo (CN) e Restauração Moderadamente Invasada (RMI). As análises foram conduzidas usando ANOVA (F) para dados paramétricos e o teste de Kruskal-Wallis (H) para dados não paramétricos.

| Área | Parâmetro | F | H | p-valor |
|------|--------------------------|-------|---------|---------|
| CN | P disponível (Mehlich-1) | | 1,8956 | 0,169 |
| | Fosfatase ácida | 0,131 | | 0,721 |
| RMI | P disponível (Mehlich-1) | | 0,12751 | 0,721 |
| | Fosfatase ácida | | 0,96571 | 0,326 |

A seleção de modelos lineares generalizados para P disponível (Mehlich-1) mostrou forte evidência (p-valor < 0,001) de que a disponibilidade de fósforo aumenta com a redução do teor de argila, evidência moderada (p-valor < 0,01) que P disponível aumenta com a presença da Braquiária (espécie de fator 2) e evidência razoável (p-valor < 0,05) que P disponível aumenta com a redução do pH e aumento da matéria orgânica (Tabela 4). Adicionalmente, observamos que argila, pH, espécie e matéria orgânica apresentaram um elevado grau de importância (AIC *weight* igual a 1,00) na explicação da disponibilidade de fósforo, seguidos pela biomassa microbiana, fósforo ocluso, fosfatase e, por último, alumínio.

Tabela 4 - Estimativa dos coeficientes, erro padrão, p-valor do teste z e soma dos pesos de Akaike para cada variável explicativa, considerando todos os modelos lineares generalizados selecionados (média completa) com P disponível (Mehlich-1) como variável resposta. Apenas modelos com $\Delta AIC \leq 2$ foram considerados.

| Variáveis explicativas | Coeficientes | Erro padrão | p-valor | Soma dos pesos de AIC |
|------------------------|------------------------|-----------------------|-------------------------|-----------------------|
| Intercepto | $-4,413 \cdot 10^{-1}$ | $3,300 \cdot 10^{-1}$ | 0,19071 | |
| Argila | $6,647 \cdot 10^{-1}$ | $1,161 \cdot 10^{-1}$ | $<2 \cdot 10^{-16}$ *** | 1,00 |
| pH (H ₂ O) | $1,518 \cdot 10^{-1}$ | $5,766 \cdot 10^{-2}$ | 0,01018* | 1,00 |
| Espécie (fator 1) | $-5,705 \cdot 10^{-2}$ | $2,868 \cdot 10^{-2}$ | 0,05340 | |
| Espécie (fator 2) | $-5,382 \cdot 10^{-2}$ | $1,848 \cdot 10^{-2}$ | 0,00473** | 1,00 |
| Matéria orgânica | $-3,910 \cdot 10^{-6}$ | $1,484 \cdot 10^{-6}$ | 0,01040* | 1,00 |
| Biomassa microbiana | $1,780 \cdot 10^{-4}$ | $1,038 \cdot 10^{-4}$ | 0,09296 | 0,90 |
| P ocluso | $2,954 \cdot 10^{-4}$ | $1,860 \cdot 10^{-4}$ | 0,11848 | 0,86 |
| Fosfatase ácida | $5,637 \cdot 10^{-5}$ | $5,375 \cdot 10^{-5}$ | 0,30133 | 0,68 |
| Alumínio | $-3,044 \cdot 10^{-3}$ | $3,786 \cdot 10^{-3}$ | 0,43305 | 0,51 |

Nota: O modelo global incluiu as seguintes variáveis explicativas: espécie (fator de 3 níveis - 0: Flechinha; 1: Brinco-de-princesa; 2: Braquiária), área (fator de 3 níveis - 0: Cerrado Nativo; 1: Restauração Moderadamente Invasada; 2: Restauração Altamente Invasada), biomassa microbiana, pH, matéria orgânica, fosfatase, alumínio, P total moderadamente lábil, P ocluso e teor de argila. Um outlier foi removido baseado na distância de Cook (amostra 6RB). Níveis de significância: $< 0,001$: ***; $< 0,01$: **, $< 0,05$: *.

A seleção de modelos lineares generalizados para a atividade da fosfatase ácida (Tabela 5) indicou a área como a variável de maior importância, apresentando peso total de evidência igual a 1,00, seguido pela soma de bases. Alumínio e pH apresentaram baixa importância e a espécie foi irrelevante na modelagem. Adicionalmente, apenas a área correspondente à Restauração Altamente Invasada apresentou efeito na variação da atividade da fosfatase ($p < 0,01$). Apesar da falta de relevância da espécie no GLM da fosfatase ácida, houve uma tendência crescente das medianas da atividade da enzima desde o grupo 2 até o grupo 5 (Figura 3).

Tabela 5 - Estimativa dos coeficientes, erro padrão, p-valor do teste z e soma dos pesos de Akaike para cada variável explicativa, considerando todos os modelos lineares generalizados selecionados (média completa) com fosfatase ácida como variável resposta. Apenas modelos com $\Delta AIC \leq 2$ foram considerados.

| Variáveis explicativas | Coeficientes | Erro padrão | p-valor | Soma dos pesos de AIC |
|------------------------|------------------------|-----------------------|-----------|-----------------------|
| Intercepto | $1,715 \cdot 10^{-3}$ | $7,619 \cdot 10^{-4}$ | 0,02710* | |
| Área (fator 1) | $-1,730 \cdot 10^{-4}$ | $1,868 \cdot 10^{-4}$ | 0,36367 | 1,00 |
| Área (fator 2) | $-4,677 \cdot 10^{-4}$ | $1,396 \cdot 10^{-4}$ | 0,00107** | |
| Soma de bases | $-2,369 \cdot 10^{-5}$ | $2,462 \cdot 10^{-5}$ | 0,34280 | 0,67 |
| Alumínio | $-3,363 \cdot 10^{-6}$ | $1,099 \cdot 10^{-5}$ | 0,76307 | 0,17 |
| pH (H ₂ O) | $3,216 \cdot 10^{-5}$ | $1,444 \cdot 10^{-4}$ | 0,82694 | 0,14 |

Nota: O modelo global incluiu as seguintes variáveis explicativas: espécie (fator de 3 níveis - 0: Flechinha; 1: Brinco-de-princesa; 2: Braquiária), área (fator de 3 níveis - 0: Cerrado Nativo; 1: Restauração Moderadamente Invadida; 2: Restauração Altamente Invadida), biomassa microbiana, pH, matéria orgânica, soma de bases, fósforo disponível (Mehlich-1), alumínio, P orgânico moderadamente lábil. Níveis de significância: < 0,001: ***; < 0,01: **; < 0,05: *.

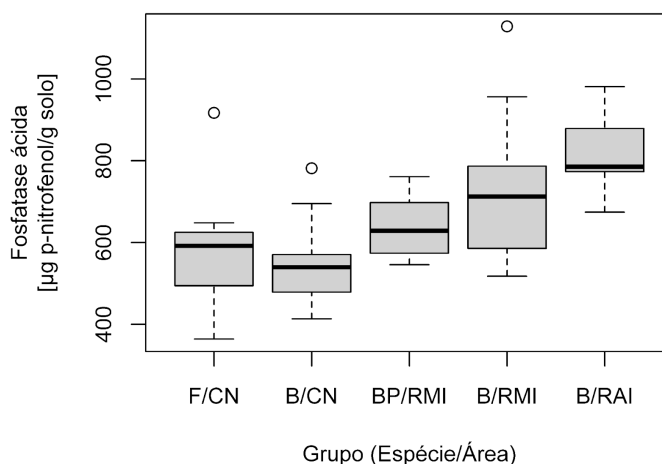


Figura 3 - Atividade da fosfatase ácida no solo da rizosfera dos cinco grupos de dados: F/CN = grupo 1 (Flechinha/Cerrado Nativo); B/CN = grupo 2 (Brachiaria/Cerrado Nativo); BP/ARMI = grupo 3 (Brinco-de-princesa/Área de Restauração Moderadamente Invadida); B/ARMI = grupo 4 (Brachiaria/Área de Restauração Moderadamente Invadida); e B/ARAI = grupo 5 (Brachiaria/Área de Restauração Altamente Invadida).

4. DISCUSSÃO

4.1. *Caracterização do solo*

O maior teor de argila observado na área RMI pode ser atribuído à mineralogia da rocha matriz, à maior taxa de intemperismo favorecida pela presença de água durante os períodos de inundação e ao acúmulo de argilominerais transportados das áreas de relevo mais elevado (Righi & Meunier, 1995). Em contraste, na área nativa (CN), predominam sedimentos arenosos originados do afloramento rochoso quartzítico, o que resulta em maior teor de areia. A área RAI apresenta um teor intermediário de argila, reflexo da combinação entre a mineralogia da rocha matriz e sua posição topográfica. Nesse local, o contexto de não inundação promove uma taxa de intemperismo inferior à da RMI, ao mesmo tempo em que recebe aporte de sedimentos arenosos oriundos do Morro da Baleia.

Os valores mais altos de pH nas áreas em restauração foram influenciados pelo histórico no uso do solo para agropecuária com adição de calcário e fertilização prévios. O maior teor de matéria orgânica nas áreas em restauração também tem influência do histórico no uso do solo associado à textura mais argilosa. O plantio em área total de gramíneas C4 africanas altamente produtivas, em um solo que oferece melhores condições para o desenvolvimento dessas plantas devido à elevada capacidade de retenção de água e nutrientes (Righi & Meunier, 1995), resulta em maior produção de biomassa do que na área nativa com solo mais arenoso. Além disso, a argila dificulta a mineralização do fósforo pelos microrganismos por meio de ligações químicas com a matéria orgânica. A saturação do solo de RMI por água durante a estação chuvosa também contribui para o maior teor de matéria orgânica, pois retarda a decomposição que é feita em sua maioria por microrganismos aeróbios. E, por último, a posição topográfica das áreas em restauração favorece o acúmulo de matéria orgânica proveniente da erosão (Bot & Benites, 2005).

O aumento da acidez potencial e da capacidade de troca catiônica estão intimamente relacionados ao aumento da matéria orgânica e do teor de argila, porque relacionam-se à quantidade de sítios de ligação. Quanto maior a presença de argila e de matéria orgânica, maior o número de sítios de ligação iônica e maior a adsorção de

H^+ e Al^{3+} , que somados representam a acidez potencial, e maior a capacidade de troca catiônica (Tan, 2010). Nossos dados corroboram a literatura, já que essa relação direta foi observada (Tabela 2).

O histórico de uso agropecuário também explica os maiores teores de cálcio, magnésio e potássio nas áreas em restauração, já que essas áreas foram fertilizadas, ao mesmo tempo em que o maior teor de argila e de matéria orgânica ajudam na retenção dos íons no solo, reduzindo a lixiviação destes. As diferenças observadas na concentração de alumínio estão associadas ao pH, pois quanto menor o pH, maior a solubilização do alumínio (Righi & Meunier, 1995; Tan, 2010)

4.2. Frações de fósforo no solo

O maior teor de P mineral observado no Cerrado Nativo está principalmente relacionado à baixa taxa de intemperismo, favorecida pela alta resistência do quartzito e pela boa drenagem do solo. Um indício que reforça a hipótese da taxa de intemperismo é o teor intermediário de P mineral na área RAI, situada em uma posição topográfica intermediária (não inundável) e caracterizada por solo de textura média entre as três áreas, com retenção de água também intermediária. Adicionalmente, o menor teor de P mineral foi registrado na área RMI, que apresenta alagamentos periódicos e se desenvolve sobre metassiltito, condições que favorecem maior intemperismo e perda de minerais primários (Tan, 2010). Outra razão para a diferença no teor de P mineral entre as áreas é o histórico no uso dos solos. A adição de calcário e fertilizantes provocam intensificação no processo de intemperismo químico, reduzindo o teor de P mineral (Hartmann *et al.*, 2013).

Os maiores teores de P ocluso e moderadamente lábeis nas áreas em restauração são um legado do histórico de uso do solo com adição de fertilizantes fosfatados durante o período de produção agropecuária. O menor teor de P disponível (Mehlich-1) observado nas áreas em restauração pode ser explicado pela maior presença de argila e óxidos de Fe e Al, que promovem a adsorção do fosfato, e pela maior abundância da vegetação, que reduz ainda mais a disponibilidade do nutriente através do consumo. A área de Cerrado Nativo possui a fração de P mineral mais abundante que, após intemperizado, tende a deixar o fosfato moderadamente lábil ou

disponível devido à baixa quantidade de partículas adsorvedoras de um solo arenoso, o que também aumenta a exposição do fósforo à lixiviação (Tan, 2010). Adicionalmente, o pH da área nativa está mais próximo da segunda melhor acidez para a disponibilidade de fósforo (primeiro vale de disponibilização) e as áreas em restauração têm pH que ocasionam maior fixação do fosfato pelo alumínio, reduzindo sua disponibilidade (Penn & Camberato, 2019).

A análise das frações percentuais de fósforo (Figura 2) revela o acúmulo do fósforo na rizosfera de cada grupo, indicando os compartimentos mais relevantes para cada situação. O maior percentual de P ocluso nas áreas em restauração demonstra maior retenção altamente energética do fósforo nas partículas do solo, resultado principalmente de maiores teores de argila e óxidos de ferro e alumínio.

É evidente que, como resultado da fertilização passada, as concentrações de fósforo total (P total) nas áreas de restauração quase dobraram e têm persistido no solo desde a década de 1980. Além disso, a análise das frações percentuais de fósforo (Figura 2) mostra que a proporção relativa de cada compartimento permaneceu relativamente estável em todos os grupos, apesar de múltiplas intervenções de restauração, variações nas propriedades físicas e químicas do solo e diferenças entre espécies vegetais. Esse legado da fertilização é vantagem competitiva para espécies capazes de mobilizar formas menos lábeis de fósforo.

4.3. *Efeito das espécies de gramíneas sobre a disponibilidade de fósforo*

Apesar de não haver diferença significativa na disponibilidade de fósforo entre os pares de gramíneas nativa-exótica invasora (Tabela 3), os resultados da seleção de modelos para P disponível (Tabela 4) evidenciaram que a presença de Braquiária pode estar associada a uma maior disponibilidade de fósforo no solo. Embora o coeficiente associado seja negativo, na prática existe um aumento da média esperada de fósforo disponível em relação ao grupo de referência (Flechinha), devido à função de ligação "inversa". Relacionamos a ausência de diferença significativa entre os pares ao pequeno efeito que a espécie tem sobre a disponibilidade de fósforo (coeficiente = $-5,382 \cdot 10^{-2}$) e à dinamicidade das características do solo, o que torna imperceptível tal efeito. Além disso, o desenho experimental não permite comprovar

relações de causa e efeito, sendo necessário realizar um experimento controlado para o isolamento de variáveis.

Dentre as possíveis estratégias para aumento da disponibilidade de fósforo pelas plantas, focamos na exsudação da fosfatase ácida. A ausência de diferença estatística observada entre a média da atividade de fosfatase ácida na rizosfera dos pares de gramíneas nativas e exótica invasora (Tabela 3) e a ausência de relevância da espécie no modelo linear generalizado (Tabela 5) indicam que não há diferença na atividade da fosfatase na escala de indivíduos. No entanto, o modelo apontou a área (fator 2), que corresponde a RAI, como a variável mais relevante e significativa para explicar a variação na atividade da fosfatase ácida. Isso sugere que por uma perspectiva de comunidade, a presença e a dominância da Braquiária implicam maior atividade de fosfatase ácida. A tendência crescente das medianas da atividade enzimática desde o grupo 2 até o grupo 5 (Figura 3) reforça a hipótese de que a gramínea exótica invasora, bem como seu tempo de estabelecimento e dominância, influenciam a atividade enzimática.

O grupo 5 (Braquiária/RAI) apresenta o maior tempo de estabelecimento da Braquiária (desde 2012 sem manejo) e maior valor de fosfatase ácida, seguido pelo grupo 4, que também corresponde à rizosfera da Braquiária, porém com menor tempo de estabelecimento (desde janeiro de 2021 sem manejo). Adicionalmente, o grupo 4 (Braquiária/RMI) apresenta mediana mais elevada que o grupo 3 (Brinco-de-princesa/RMI). Os grupos 3 e 4 estão na mesma área, estabelecidos há um período similar, o que indica que, possivelmente, as características do solo e o tempo de estabelecimento não sejam os principais fatores de influência nesse caso, mas sim a espécie, seja por maior exsudação da enzima pela Braquiária ou pela realização de associações com microrganismos com maior produção de fosfatase. E, por fim, com o menor valor de fosfatase ácida, encontra-se o grupo 2 (Braquiária/CN), vegetação com menor tempo de estabelecimento, já que se trata de uma área nativa em estágio inicial de invasão biológica. O grupo 1 (Flechinha/CN) destaca-se fora da tendência em questão, podendo ser resultado de um longo tempo de estabelecimento da espécie nativa no local combinado à alta produtividade de fosfatase pelo capim Flechinha ou microrganismos associados, ou ainda, resultado da alta biodiversidade

vegetal nas áreas nativas de Cerrado (De Souza *et al.*, 2022; Ferreira *et al.*, 2017; Lannes *et al.*, 2020).

Nosso estudo corrobora as informações da literatura científica ao indicar que, apesar de o teor de argila e óxidos de Fe e Al serem os principais fatores de impacto na disponibilidade de fósforo às plantas, a espécie, o pH e a matéria orgânica também têm relevância (Tabela 4). Além disso, nossos resultados indicam que a atividade da fosfatase ácida é um dos mecanismos pelos quais a Braquiária mobiliza fósforo, e que a sua dominância e maior tempo de estabelecimento ampliam o efeito desse *feedback* planta-solo positivo.

4.4. Considerações ecológicas e aplicações na restauração

Os mecanismos que maximizam a absorção do fósforo moderadamente lábil ou ocluso pela Braquiária podem contribuir para a reinvasão e exclusão competitiva das espécies nativas nas áreas abertas em restauração no Cerrado, devido às altas taxas de crescimento e de reprodução da GEI (Baruck; Ludlow; Davis, 1985). Nesse contexto, vislumbramos três caminhos para o desenvolvimento de técnicas de controle da Braquiária nesses ecossistemas: a redução do fósforo adsorvido, minimização do *feedback* planta-solo positivo das GEI ou maximização desses mecanismos na comunidade de espécies nativas.

O desenvolvimento de técnicas que reduzam as frações de fósforo ocluso e moderadamente lábil, retomando condições de solo mais próximas às naturais, com baixo teor de fósforo total, reduzirá o *feedback* planta-solo positivo da Braquiária para aquisição de fósforo, bem como sua vantagem competitiva sobre as espécies nativas. Essa estratégia trata de suprimir a abundância do fósforo no solo resultado da fertilização, criando condições menos favoráveis às GEI limitadas por esse nutriente no Cerrado.

Para o segundo caminho, estudos futuros devem aprofundar a investigação dos principais mecanismos de aquisição de fósforo pelas GEI no Cerrado. A compreensão desses mecanismos é fundamental para o desenvolvimento de técnicas que visem restringi-los, minimizando seu efeito. Nesse sentido, apostamos no desenvolvimento

de técnicas de manejo de solo para a imobilização do fósforo, como a fertilização reversa, combinada com a semeadura de espécies nativas não limitadas por P.

Esta proposta de manejo baseia-se nas pesquisas realizadas visando a imobilização do nitrogênio para o controle de plantas invasoras limitadas por esse nutriente, normalmente através da adição de C lábil, como sacarose ou palhada (Gannett *et al.*, 2024; Perry *et al.*, 2010). A acidificação do solo é outra técnica que também visa reduzir a disponibilidade de nutrientes no solo e tem sido testada no Cerrado. Lira-Martins *et al.*, (2025) observaram redução de 71% na biomassa de GEI durante quatro meses por meio da adição de sulfato ferroso para redução do pH. O sulfato ferroso, além de reduzir o pH do solo, também imobiliza o fósforo por meio de ligação com ferro. Diferentemente das gramíneas C4 africanas, plantas herbáceas nativas do Cerrado parecem ser colimitadas por cátions (K, Ca, Mg, Mn, Zn, B, Cu ou Mo) (Lannes *et al.*, 2016). Isso significa que a mobilização apenas do fósforo pode ser mais positiva para o sucesso da restauração do que a acidificação, pois reduz a disponibilidade do nutriente limitante das espécies exóticas sem reduzir os das nativas.

Essas técnicas ainda são incipientes e precisam de estudos mais aprofundados para que se entenda o impacto a longo prazo na comunidade e a aplicabilidade em larga escala. Adicionalmente, para selecionar corretamente as espécies, é necessário ampliar o conhecimento acerca dos recursos limitantes para plantas herbáceas e arbustivas do Cerrado, algo que ainda é pouco estudado. O controle por meio de manejo do solo visando a minimização do *feedback* planta-solo positivo das GEI é promissor a longo prazo, pois piora as condições de solo para as GEI e facilita o estabelecimento de espécies nativas, geralmente adaptadas a solos com menor disponibilidade de fósforo (Perry *et al.*, 2010).

O terceiro caminho busca maximizar o *feedback* planta-solo positivo das espécies nativas. Para isso, recomendamos que próximos estudos sejam direcionados para a seleção de espécies nativas que tenham características fisiológicas e morfológicas que maximizam a aquisição do fósforo, proporcionando à comunidade maior vantagem competitiva frente às GEI. São exemplos, alta exsudação de carboxilatos, agentes quelantes e fosfatases, como a gramínea *Chloris barbata*

(Silva, 2025; Lambers *et al.*, 2022); maior capacidade de realocação de fósforo durante a senescência foliar, como observado em *Stylosanthes guianensis*, *Actinocephalus bongardii* e *Paepalanthus elongatus*. Estratégia que pode ser mais eficaz se a planta possuir uma menor razão N:P, que demonstra que fósforo não é nutriente limitante, como é o caso de *Syngonanthus verticillatus*, *Paepalanthus argyropus* e *Vellozia resinosa* (de Campos, 2012); raízes com especializações, como as raízes proteoides (em cacho), encontradas em algumas espécies da família Proteaceae, como a *Roupala montana* Aubl. (de Campos, 2012; Lambers *et al.*, 2015; Lamont, 2003), raízes dauciformes, comuns em muitas Cyperaceae, raízes agregadoras de areia (*sand-binding roots*), encontradas em *Discocactus placentiformis* (Abrahão *et al.*, 2014), ou raízes velozoidais (velozoid), encontradas em *Barbacenia tomentosa* e *Barbacenia macrantha* (Teodoro *et al.*, 2019). Todas essas arquiteturas de raízes são conhecidas pela alta exsudação de carboxilatos, que mobiliza fósforo orgânico e inorgânico adsorvidos às partículas do solo (Lambers *et al.*, 2015; Lambers *et al.*, 2006). Associações com fungos micorrízicos arbusculares não parecem ser uma estratégia de aquisição de nutrientes comumente utilizada por espécies de locais empobrecidos em nutrientes. Campos rupestres do Cerrado, por exemplo, apresentaram 48% de cobertura de solo por espécies vegetais não micorrízicas (Zemunik *et al.* 2018).

A morfologia das GEI confere um padrão de ocupação do solo muito diferente de algumas das espécies nativas citadas acima, como *Paepalanthus elongatus*. Por isso, é importante utilizar uma combinação de espécies que recupere a estrutura e as funções do ecossistema de acordo com a fitofisionomia referência. Uma seleção diversificada de espécies, cada qual com atributos que possam favorecer o seu estabelecimento e/ou facilitar o estabelecimento das outras nativas, ocupando mais espaços ecológicos e nichos de forma a reduzir a possibilidade de invasões biológicas por espécies exóticas (Funk *et al.*, 2008). Uma seleção de espécies para a restauração baseada em atributos funcionais vem sendo recomendada com o objetivo de reduzir a quantidade de experimentos de tentativa e erro, e aumentar a eficiência da pesquisa sobre restauração (Laughlin, 2014; Lira-Martins *et al.*, 2022; Mazzochini *et al.*, 2023).

Por fim, ressaltamos que as condições do solo são pilares para o estabelecimento, crescimento e resiliência a longo prazo da comunidade (Buisson *et al.*, 2021; Raupp *et al.*, 2024). Os projetos de restauração mais comuns têm foco na vegetação, mas as interações planta-solo são a base para uma restauração ecológica efetiva (Eviner & Hawkes, 2008). Por isso, aprofundar conhecimentos sobre a ciência do solo e as interações planta-solo que ocorrem nos ecossistemas campestres e savânicos do Cerrado é essencial para a restauração desses ecossistemas eficientemente.

5. CONCLUSÃO

As áreas de restauração apresentaram os menores teores de fósforo mineral e disponível, e os maiores teores de P moderadamente lábil e ocluso. Ao analisar os valores proporcionais de cada compartimento de fósforo, as frações de fósforo ocluso e moderadamente lábil, juntas, representaram mais de 95% do fósforo em todas as áreas estudadas. O P ocluso correspondeu a mais de 75% do P total. Isso reflete uma alta retenção do fósforo nas partículas do solo e redução de sua disponibilidade para as plantas.

Nossos resultados também evidenciaram a dificuldade na restauração ecológica de áreas previamente fertilizadas em campos e savanas, devido ao legado do manejo do solo realizado há mais de 40 anos. A elevada concentração de fósforo total resultante desse histórico confere uma vantagem competitiva a espécies capazes de mobilizar o P adsorvido, como ocorre com diversas GEI.

Não encontramos maior disponibilidade de fósforo na rizosfera de *Urochloa decumbens* em comparação à de espécies nativas. No entanto, o modelo linear generalizado identificou a presença de *Urochloa decumbens* como uma das variáveis mais relevantes para a disponibilidade de fósforo, juntamente com o teor de argila, pH, matéria orgânica, biomassa microbiana e teor de fósforo ocluso.

Além disso, nossos resultados sugerem a atividade da fosfatase ácida como um mecanismo pelo qual a *Urochloa decumbens* mobiliza fósforo, com seu efeito amplificado pela dominância e tempo de estabelecimento. Embora não tenhamos observado diferenças significativas na atividade enzimática na escala de indivíduos,

em nível de comunidade foi possível detectar a atividade desse mecanismo, cujo efeito é mais intenso em áreas dominadas pela gramínea exótica invasora.

REFERÊNCIAS

ABRAHÃO, Anna *et al.* Convergence of a specialized root trait in plants from nutrient-impooverished soils: phosphorus-acquisition strategy in a nonmycorrhizal cactus. **Oecologia**, v. 176, n. 2, p. 345-355, 2014.

ACOSTA-MARTÍNEZ, Verónica; ALI TABATABAI, M. Phosphorus cycle enzymes. **Methods of soil enzymology**, v. 9, p. 161-183, 2011.

ALOVISI, Alessandra Mayumi Tokura *et al.* Soil factors affecting phosphorus adsorption in soils of the Cerrado, Brazil. **Geoderma Regional**, v. 22, p. e00298, 2020.

ASSIS, Geissianny B. *et al.* Effectiveness and costs of invasive species control using different techniques to restore cerrado grasslands. **Restoration Ecology**, v. 29, p. e13219, 2021.

BARUCH, Z.; LUDLOW, M. M.; DAVIS, R. Photosynthetic responses of native and introduced C4 grasses from Venezuelan savannas. **Oecologia**, v. 67, n. 3, p. 388-393, 1985.

BAPTISTELLA, Joao Leonardo Corte *et al.* Differential responses of three *Urochloa* species to low phosphorus availability. **Annals of Applied Biology**, v. 179, n. 2, p. 216-230, 2021.

BARTOŃ, Kamil. MuMIn: multi-model inference. **R package version 1.48.4**, 2024. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/refman/MuMIn.html>. Acesso em: 25 jul 2025.

BEGON, Michael; TOWNSEND, Colin R. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Artmed editora, 2023.

BURNHAM, Kenneth P.; ANDERSON, David R. (Ed.). **Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach**. New York, NY: Springer New York, 2002.

BOT, Alexandra; BENITES, José. **The importance of soil organic matter: Key to drought-resistant soil and sustained food production**. Food & Agriculture Org., 2005.

BUISSON, E. *et al.* Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, 94, 2, 590-609, 2019.

BUSTAMANTE, M.M.C. *et al.* Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). **Plant Ecology**, 213, 795–808, 2012.

BRASIL. Lei nº 12.651, de 25 de maio de 2012. Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa; altera as Leis nos 6.938, de 31 de agosto de 1981, 9.393, de 19 de dezembro de 1996, e 11.428, de 22 de dezembro de 2006; revoga as Leis nos 4.771, de 15 de setembro de 1965, e 7.754, de 14 de abril de 1989, e a Medida Provisória nº 2.166-67, de 24 de agosto de 2001; e dá outras providências. **Diário Oficial da União**: seção 1, Brasília, DF, 28 maio 2012. Disponível em: http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2011-2014/2012/lei/l12651.htm. Acesso em: 24 jul. 2025.

BRASIL. Decreto nº 8.972, de 23 de janeiro de 2017. Regulamenta o Programa de Regularização Ambiental – PRA, de que trata a Lei nº 12.651, de 25 de maio de 2012, e dá outras providências. **Diário Oficial da União**: seção 1, Brasília, DF, 24 jan. 2017. Disponível em: http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2015-2018/2017/decreto/d8972.htm. Acesso em: 24 jul. 2025.

BUISSON, Elise *et al.* A research agenda for the restoration of tropical and subtropical grasslands and savannas. **Restoration ecology**, v. 29, p. e13292, 2021.

CAMARGO, O.A., *et al.* Métodos de Análise Química, Mineralógica e Física de Solos do Instituto Agronômico de Campinas. Campinas, Instituto Agronômico, 2009. 77 p. (**Boletim técnico, 106**, Edição revista e atualizada)

CASTRO, Paulo Roberto de Camargo e; *et al.* *Braquiárias: ecofisiologia* [recurso eletrônico]. Piracicaba: **ESALQ – Divisão de Biblioteca**, 2023. 75 p. il. (Série Produtor Rural, n. 80). Disponível em: <https://www.esalq.usp.br/biblioteca/sites/default/files/publicacoes-a-venda/pdf/SPR%2080.pdf>. Acesso em: 25 jul. 2025.

COUTINHO, A.G. *et al.* Effects of initial functional-group composition on assembly trajectory in savanna restoration. **Applied Vegetation Science**, 22, 1, 61–70, 2019.

DAMASCENO, G. *et al.* Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. **Biological Invasions**, 20, 3621–3629, 2018.

DANE, Jacob H.; TOPP, Clarke G. (Ed.). **Methods of soil analysis, Part 4: Physical methods**. John Wiley & Sons, 2020.

D'ANTONIO, Carla M.; VITOUSEK, Peter M. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. **Annual review of ecology and systematics**, p. 63-87, 1992.

DARDENNE, Marcel Auguste; CAMPOS, José Eloi Guimarães. Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO Sítio de grande beleza cênica do centro-oeste brasileiro SIGEP 96. **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**, 2000. Disponível em: [.https://sigep.eco.br/sitio096/sitio096.pdf](https://sigep.eco.br/sitio096/sitio096.pdf). Acesso em: 25 jul. 2025.

DE CAMPOS, Mariana Cruz Rodrigues. **Phosphorus-acquisition and phosphorus-conservation mechanisms of plants native to south-western Australia or to Brazilian rupestrian fields**. University of Western Australia, 2011.

DE SOUZA, Gabriella Ferreira; FERREIRA, Maxmiller Cardoso; MUNHOZ, Cássia Beatriz Rodrigues. Decrease in species richness and diversity, and shrub encroachment in Cerrado grasslands: A 20 years study. **Applied Vegetation Science**, v. 25, n. 3, p. e12668, 2022.

DE TOLEDO, Maria Cristina Motta. Intemperismo e pedogênese. In: **Geologia. USP/UNIVESP/EDUSP**. 2014.

DICK, W. A.; TABATABAI, M. A. **Determination of orthophosphate in aqueous solutions containing labile organic and inorganic phosphorus compounds**. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America, 1977.

DURIGAN, Giselda; RATTER, James A. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 1, p. 11-15, 2016.

EVINER, Valerie T.; HAWKES, Christine V. Embracing variability in the application of plant–soil interactions to the restoration of communities and ecosystems. **Restoration Ecology**, v. 16, n. 4, p. 713-729, 2008.
<https://doi.org/10.1111/j.1526-100x.2008.00482.x>

FINK, Jessé Rodrigo *et al.* Iron oxides and organic matter on soil phosphorus availability. **Ciencia e agrotecnologia**, v. 40, n. 4, p. 369-379, 2016.

FUNK, Jennifer L. *et al.* Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. **Trends in ecology & evolution**, v. 23, n. 12, p. 695-703, 2008.

GANNETT, Maria *et al.* Microbial nitrogen immobilization as a tool to manage weeds in agroecosystems. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 366, p. 108904, 2024.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.108904>.

GATIBONI, L.C.; KAMINSKI, J.; RHEINHEIMER, D. dos S.; KAMINSKI, J.; FLORES, J.P.C. Biodisponibilidade de formas de fósforo acumuladas em solo sob sistema plantio direto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.31, p.691-699, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0100-06832007000400010>. Acesso em: 02 ago. 2025.

GATIBONI, Luciano Colpo *et al.* Fósforo da biomassa microbiana e atividade de fosfatases ácidas durante a diminuição do fósforo disponível no solo. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v. 43, p. 1085-1091, 2008.

GATIBONI, Luciano C.; CONDRON, Leo M. A rapid fractionation method for assessing key soil phosphorus parameters in agroecosystems. **Geoderma**, v. 385, p. 114893, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114893>.

GORGONE-BARBOSA, Elizabeth *et al.* How can an invasive grass affect fire behavior in a tropical savanna? A community and individual plant level approach. **Biological Invasions**, v. 17, n. 1, p. 423-431, 2015.

HARTMANN, Jens *et al.* Enhanced chemical weathering as a geoengineering strategy to reduce atmospheric carbon dioxide, supply nutrients, and mitigate ocean acidification. **Reviews of Geophysics**, v. 51, n. 2, p. 113-149, 2013.

HOFFMANN, W.A.; HARIDASAN, M. The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. **Austral Ecology**, 33, 29–36, 2008.

IBGE. Mapeamento de Recursos Naturais (MRN) Escala 1:250 000 Versão 2023. **Banco de Dados de Informações Ambientais**. Disponível em: <https://bdiaweb.ibge.gov.br/#/home>. Acesso em: 17 nov. 2024.

ICMBio. Plano de Manejo do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros. Brasília/DF, 2021. Disponível em: https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/biodiversidade/unidade-de-conservacao/unidades-de-biomas/cerrado/lista-de-ucs/parna-da-chapada-dos-veadeiros/arquivos/Plano_de_Manejo_9730998_PM_VERSAO_FINAL_PNCV_2021_10_01_versao_final_pos_portaria.pdf. Acesso em: 31/03/2025.

FERREIRA, Fernanda Gomes *et al.* Diversity and indicator species in the Cerrado biome, Brazil. **Australian Journal of Crop Science**, v. 11, n. 8, p. 1042-1050, 2017.

IPBES. The IPBES assessment report on land degradation and restoration. Montanarella, L., Scholes, R., and Brainich, A. (eds.). **Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services**, Bonn, Germany, 2018.

JOHAN, Prisca Divra *et al.* Phosphorus transformation in soils following co-application of charcoal and wood ash. **Agronomy**, v. 11, n. 10, p. 2010, 2021.

JORDAN, N.R.; LARSON, D.L.; HUERD, S.C. Soil modification by invasive plants: effects on native and invasive species of mixed-grass prairies. **Biological Invasions**, 10, 177–190, 2008.

KLINK, Carlos A. *et al.* The role of vegetation on the dynamics of water and fire in the cerrado ecosystems: Implications for management and conservation. **Plants**, v. 9, n. 12, p. 1803, 2020.

KNAPP, Sonja. The link between diversity, ecosystem functions, and ecosystem services. In: **Atlas of Ecosystem Services: Drivers, Risks, and Societal Responses**. Cham: Springer International Publishing, 2019. p. 13-15. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96229-0_3

LAMBERS, Hans *et al.* Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. **Annals of botany**, v. 98, n. 4, p. 693-713, 2006.

LAMBERS, Hans *et al.* Metabolic adaptations of the non-mycotrophic Proteaceae to soils with low phosphorus availability. **Annual Plant Reviews Volume 48: Phosphorus Metabolism in Plants**, v. 48, p. 289-335, 2015.

LAMBERS, Hans. Phosphorus acquisition and utilization in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 73, n. 1, p. 17-42, 2022.

LAMONT, Byron B. Structure, ecology and physiology of root clusters—a review. **Plant and Soil**, v. 248, n. 1, p. 1-19, 2003.

LANNES, L.S. *et al.* Native and alien herbaceous plants in the Brazilian Cerrado are (co-)limited by different nutrients. **Plant Soil**, 400, 231–243, 2016.

LANNES, Luciola S. *et al.* Species richness both impedes and promotes alien plant invasions in the Brazilian Cerrado. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 11365, 2020. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68412-5>

LAUGHLIN, Daniel C. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. **Ecology letters**, v. 17, n. 7, p. 771-784, 2014.

Lenth R. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. **R package version 1.11.2-00001**, 2025. <https://rvlenth.github.io/emmeans/>.

LEPSCH, Igo F. **Formação e conservação dos solos**. Oficina de textos, 2016.

LI, Minggang *et al.* Secretion of phytase from the roots of several plant species under phosphorus-deficient conditions. **Plant and soil**, v. 195, n. 1, p. 161-169, 1997.

LIRA-MARTINS, Demetrius *et al.* Soil properties and geomorphic processes influence vegetation composition, structure, and function in the Cerrado Domain. **Plant and Soil**, v. 476, n. 1, p. 549-588, 2022. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05517-y>

LIRA-MARTINS, Demétrius *et al.* Soil acidification controls invasive plant species in the restoration of degraded Cerrado grasslands. **Restoration Ecology**, v. 33, n. 1, p. e14294, 2025.

LOPES, Alfredo Scheid. **Manual de fertilidade do solo**. São Paulo: ANDA/POTAFOS, 1989.

LOUW-GAUME, A.E. *et al.* Temporal differences in plant growth and root exudation of two *Brachiaria* grasses in response to low phosphorus supply. **Tropical Grasslands-Forrajões Tropicais**, 5, 3, 103–116, 2017.

MapBiomias. Destaques do mapeamento anual de cobertura e uso da terra - Bioma Cerrado - MapBiomias Brasil Coleção 9 (1985-2023), MapBiomias Data, V1; Factsheet-Cerrado_C9_17.09.24_FG-e-AG_v3.pdf, Disponível em: 2025. <https://doi.org/10.58053/MapBiomias/K8GSYM>. Acessado em: 25 Jul 2025.

MARGALEF, Olga *et al.* Global patterns of phosphatase activity in natural soils. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 1337, 2017.

MAZZOCHINI, Guilherme G. *et al.* Effects of grass functional diversity on invasion success by exotic grasses in Cerrado grasslands. **Journal of Applied Ecology**, v. 61, n. 2, p. 271-280, 2024.

MENDES, I. de C.; DOS REIS JÚNIOR, F. B. Microrganismos e disponibilidade de fósforo (P) nos solos: uma análise crítica. **Série Documentos nº 85**, Embrapa Cerrados, Planaltina, 2003.

MUINDI, Esther Dr Mwende. Understanding soil phosphorus. **International Journal of Plant & Soil Science**, v. 31, n. 2, p. 1-18, 2019.

MURPHY, JAMES; RILEY, John P. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. **Analytica chimica acta**, v. 27, p. 31-36, 1962.

NUNES, Flancer Novais *et al.* Atividade de fosfatases em gramíneas forrageiras em resposta à disponibilidade de fósforo no solo e à altura de corte das plantas. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 32, p. 1899-1909, 2008.

PARR, Catherine L. *et al.* Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. **Trends in ecology & evolution**, v. 29, n. 4, p. 205-213, 2014.

PELLEGRINI, Adam FA. Nutrient limitation in tropical savannas across multiple scales and mechanisms. **Ecology**, v. 97, n. 2, p. 313-324, 2016.

PELLIZZARO, Keiko Fueta *et al.* "Cerrado" restoration by direct seeding: field establishment and initial growth of 75 trees, shrubs and grass species. **Brazilian Journal of Botany**, v. 40, n. 3, p. 681-693, 2017.

PENN, Chad J.; CAMBERATO, James J. A critical review on soil chemical processes that control how soil pH affects phosphorus availability to plants. **Agriculture**, v. 9, n. 6, p. 120, 2019.

PERRY, Laura G. *et al.* Immobilizing nitrogen to control plant invasion. **Oecologia**, v. 163, n. 1, p. 13-24, 2010. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1580-x>

PIVELLO, Vânia Regina; SHIDA, Cláudia Nagako; MEIRELLES, Sérgio Tadeu. Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. **Biodiversity & Conservation**, v. 8, n. 9, p. 1281-1294, 1999.

RAO, C.S., GROVER, M., KUNDU, S., DESAI, S. Soil Enzymes. **Encyclopedia of Soil Science**, Third Edition, India, 2017. DOI: 10.1081/E-ESS3-120052906

RAUPP, Paola; CARRILLO, Yolima; NIELSEN, Uffe N. Soil health to enhance ecological restoration and conservation. **Journal of Sustainable Agriculture and Environment**, v. 3, n. 4, p. e70022, 2024. <https://doi.org/10.1002/sae2.70022>

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2024. <https://www.R-project.org/>.

RHEINHEIMER, D. D. *et al.* Ciclo biogeoquímico do fósforo, diagnóstico de disponibilidade e adubação fosfatada. **Porto Alegre: Autores**, 2020.

RIGHI, Dominique; MEUNIER, Alain. Origin of clays by rock weathering and soil formation. In: **Origin and mineralogy of clays: clays and the environment**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1995. p. 43-161. https://doi.org/10.1007/978-3-662-12648-6_3

RIBEIRO, J.F.; WALTER, B.M.T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P.; RIBEIRO, J.F. (eds). **Cerrado: ecologia e flora**. Embrapa Informação Tecnológica, 2008, 151-212.

SALMONA, Yuri Botelho *et al.* A worrying future for river flows in the Brazilian Cerrado provoked by land use and climate changes. **Sustainability**, v. 15, n. 5, p. 4251, 2023.

SAMPAIO, A.B. *et al.* Lessons on direct seeding to restore Neotropical savanna. **Ecological Engineering**, 138, 148-154, 2019.

SCHULZE, Ernst-Detlef; *et al.* **Plant ecology**. Springer Science & Business Media, 2019.

SILVA-COELHO, Augusto. Combination of techniques to control invasive grasses and restore Brazillian savannah - steps to achieve large-scale restoration. **Dissertação de mestrado em ecologia**, Universidade de Brasília, Instituto de Biociências, Brasília, 2022. <http://repositorio.unb.br/handle/10482/43566>

SILVA, Lucas Lopes e. Ecologia vegetal e ciência agrícola em face à intensificação sustentável da agricultura: atividade de fosfatase ácida e consórcios na produção de milho no Cerrado. 2025. 113 f. **Tese de doutorado em agronomia**, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Faculdade de Engenharia, Ilha Solteira, 2025. <https://hdl.handle.net/11449/310350>

SOKAL, Robert R.; ROHLF, F. James. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 1995.

STEWART, B.A. (eds) **Advances in Soil Science**, vol 16, ed 1, 1991. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3144-8>

STRÖM, L. *et al.* Organic acid mediated P mobilization in the rhizosphere and uptake by maize roots. **Soil Biology & Biochemistry**, 34, 12002, 703-710, 2002.

TABATABAI, M. Ali; BREMNER, John M. Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. **Soil biology and biochemistry**, v. 1, n. 4, p. 301-307, 1969. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(69\)90012-1](https://doi.org/10.1016/0038-0717(69)90012-1)

TAN, Kim H. **Principles of soil chemistry**. CRC press, 2010.

TANG, Dan *et al.* Why are some invasive plant species so successful in nutrient-impooverished habitats in south-western Australia: A perspective based on their phosphorus-acquisition strategies. **Functional Ecology**, v. 39, n. 2, p. 635-652, 2025. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14726>

TEIXEIRA, Paulo César *et al.* **Manual de métodos de análise de solo**. Embrapa, Brasília, 2017. <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1085209>

TEODORO, Grazielle Sales *et al.* Specialized roots of Velloziaceae weather quartzite rock while mobilizing phosphorus using carboxylates. **Functional Ecology**, v. 33, n. 5, p. 762-773, 2019. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13324>

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO (USP). Seção de materiais didáticos do IGc-USP. Disponível em: <<https://didatico.igc.usp.br/rochas/metamorficas/quartzito/>>. Acesso em: 20 jul. 2025.

VANCE, E.D.; BROOKES, P. C. & JENKINSON, D.S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. **Soil Biology and Biochemistry**, v.19, n.6, p.703-707, 1987.

VELDMAN, J.W. *et al.* Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. **Frontiers in Ecology and the Environment**, 13, 3, 154-62, 2015.

WEIDLICH, Emanuela WA *et al.* Controlling invasive plant species in ecological restoration: A global review. **Journal of Applied Ecology**, v. 57, n. 9, p. 1806-1817, 2020. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13656>

WIEDERHECKER, Ana *et al.* Ten years of directing seeding restoration in the Brazilian savanna: Lessons learned and the way forward. **Journal of Environmental Management**, v. 365, p. 121576, 2024. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.121576>.

ZEMUNIK, Graham *et al.* High abundance of non-mycorrhizal plant species in severely phosphorus-impooverished Brazilian campos rupestres. **Plant and Soil**, v. 424, n. 1, p. 255-271, 2018.

ZHAO, Yuanyuan; LIU, Zhifeng; WU, Jianguo. Grassland ecosystem services: a systematic review of research advances and future directions. **Landscape Ecology**, v. 35, n. 4, p. 793-814, 2020.

APÊNDICE

Artigo submetido a revista Plant and Soil

Influence of invasive *Urochloa decumbens* on soil phosphorus fractions and phosphatase activity in Neotropical savanna restoration

Gabriela Caroliny Silva-Bueno
Universidade de Brasília, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas,
Brasília, Distrito Federal, Brazil
e-mail: gabrielacsb@gmail.com
ORCID: <https://orcid.org/0009-0002-3108-2013>

Patrícia de Britto Costa
Universidade estadual de Campinas, Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de
Biologia, Campinas, São Paulo, Brazil
e-mail: patricia.britto.costa@gmail.com
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1445-2900>

Lucy Rowland
College of Life and Environmental Sciences, University of Exeter, Exeter, EX4 4RJ,
United Kingdom
e-mail: l.rowland@exeter.ac.uk
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0774-3216>

Isabel Belloni Schmidt
Universidade de Brasília, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas,
Brasília, Distrito Federal, Brazil
e-mail: isabelbschmidt@gmail.com
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9420-6509>

ABSTRACT

Background and Aims Controlling exotic invasive grasses (EIG) is one of the main challenges for the ecological restoration of tropical grassland and savanna ecosystems. EIG can alter the physical, chemical, and biological properties of the soil to improve its nutrient acquisition. Understanding these plant–soil feedback mechanisms may point to more effective long-term alternatives for controlling these species. Our study aimed to investigate phosphorus fractions and the effects of *Urochloa decumbens* (signalgrass) on the availability of this nutrient in soils of the Brazilian savanna (Cerrado).

Methods We analyzed soil characteristics in three areas with different levels of biological invasion by signalgrass, including sequential phosphorus fractionation and quantification of acid phosphatase activity. Soil samples were collected in contrasting plant pairs (native species paired with signalgrass), except in the Highly Invaded Restoration Area, where no native grasses remained.

Results Occluded phosphorus and moderately labile phosphorus together accounted for 95% of total soil phosphorus in the three areas studied. Although no significant differences were found in available phosphorus content or phosphatase activity between the rhizospheres of native and invasive species within the same area, the generalized linear models applied across all sites indicated that the presence of signalgrass has a positive effect on phosphorus availability, and that its dominance and establishment time significantly influence enzyme activity.

Conclusion Ecological restoration of formerly fertilized areas can adopt techniques to reduce adsorbed soil phosphorus, to limit the positive plant–soil feedback of invasive grasses, or to strengthen these mechanisms in native species.

Keywords: Cerrado; ecological restoration; grasslands; plant–soil interaction; phosphorus; savanna.

Introduction

Grassland and savanna ecosystems play a crucial role in providing multiple ecosystem services, especially water provision, carbon sequestration, and forage production (Zhao *et al.*, 2020). Nevertheless, it is estimated that about 50% of these areas are degraded (IPBES, 2018). In this context, ecological restoration emerges as a strategy to recover the composition, structure, and processes of degraded ecosystems, restoring their capacity to deliver ecosystem services (Knapp, 2019). Tropical grasslands and savannas occupy about 20% of the Earth's surface (Parr *et al.*, 2014), and one of the main technical challenges for restoring these ecosystems is the control of exotic invasive grasses (EIG) (Buisson *et al.*, 2019; Sampaio *et al.*, 2019), predominantly C4 species (Weidlich *et al.*, 2019). When not adequately managed, these species rapidly dominate the area, competitively exclude native vegetation, and hinder a successful ecological restoration trajectory (Wiederhecker *et al.*, 2024). In addition to changing floristic composition and reducing species richness, they alter the natural fire regime (D'Antonio & Vitousek, 1992; Gorgone-Barbosa *et al.*, 2015), promoting feedback cycles that perpetuate their dominance and pose a threat to local biodiversity (Damasceno *et al.*, 2018; Hoffmann & Haridasan, 2008). Invasive species are effective colonizers due to their high seed production (Begon *et al.*, 2007) and have the ability to modify the physical, chemical, and biological properties of the soil to enhance nutrient acquisition in ways that competitively benefit themselves through a positive plant–soil feedback mechanism (Jordan *et al.*, 2008).

Tropical grasslands and savannas are dominated by shallow, nutrient-poor soils with high concentrations of toxic metals (Veldman *et al.*, 2015). Phosphorus is one of the most limiting nutrients for plant development in these ecosystems, as it naturally occurs in very low concentrations (Pellegrini, 2016). In the Cerrado, for example, soil solution P levels commonly fall below 0.1 ppm (Mendes & Reis Junior, 2003). Phosphorus availability in the soil solution depends on chemical processes (dissolution of primary and secondary minerals), physico-chemical processes (adsorption and desorption of P by soil particles), and biological processes (mineralization of organic P) (Johan *et al.*, 2010). In highly weathered soils, chemical processes are less relevant since most mineral phosphorus has already been mobilized over time (Lepsch, 2016). By contrast,

high levels of iron and aluminum oxides and clay, typical of soils with advanced pedogenesis (Lepsch, 2016), are the main factors in phosphorus retention in acidic soils due to their strong chemical bonds with inorganic and organic phosphates (occluded and moderately labile phosphorus) (Alovisi *et al.*, 2020; Fink *et al.*, 2016; Johan *et al.*, 2010; Stewart, 1991; Mendes & Reis Junior, 2003). Biological processes, which involve phosphate immobilization and mineralization by microorganisms and plants, are considered the most relevant processes for phosphorus acquisition by certain plant species in highly weathered soils without fertilization (Gatiboni *et al.*, 2007).

When there is a nutrient deficit, vegetation influences the physico-chemical process by exuding carboxylates that dissolve FePO_4 , AlPO_4 , and $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ (Lowe-Gaume *et al.*, 2017) and solubilize phosphates adsorbed to Fe and Al oxides (Schulze *et al.*, 2019). Regarding the biological process, vegetation increases phosphatase and phytase activity, either through its own exudation or through symbiotic associations with microorganisms. This mechanism increases the mineralization of organic P (Ström *et al.*, 2002; Schulze *et al.*, 2019). The literature provides wide evidence for the use of these strategies by C4 grasses, especially during biological invasions of tropical grasslands and savannas in soils with low phosphorus availability (Baptistella *et al.*, 2021; Lowe-Gaume *et al.*, 2017; Nunes *et al.*, 2008). *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D.Webster, an African grass species commonly invasive in tropical areas on other continents, showed the highest phytase production under low phosphorus conditions among the 16 species compared (Li *et al.*, 1997). Lowe-Gaume *et al.* (2017) identified increased oxalate and phosphatase exudation by *Urochloa decumbens* under reduced phosphorus availability.

In the Cerrado, the EIG are predominantly African C4 species such as *Urochloa* spp., *Melinis minutiflora* P.Beauv., and *Andropogon gayanus* Kunth (Sampaio *et al.*, 2019; Pivello *et al.*, 1999; Wiederhecker *et al.*, 2024), and phosphorus is the main limiting nutrient for the development of these species in the biome (Bustamante *et al.*, 2012; Castro *et al.*, 2023; Lannes *et al.*, 2016). Ecological restoration of the Cerrado is urgent, especially to restore the hydrological cycle of this biome that is known as Brazil's "water tank," since it contributes to the water supply of 8 out of 12 major Brazilian river basins (Klink *et al.*, 2020). The most biodiverse savanna on the planet (Durigan &

Ratter, 2016) has already lost more than 48% of its original vegetation cover (MapBiomas, 2025), which, combined with the effects of climate change, is expected to result in a loss of about 33% in river flow by 2050 (Salmona *et al.*, 2023).

In addition to the environmental, social, and economic importance presented above, restoration of the Cerrado is required to comply with the Native Vegetation Protection Law (Federal Law No. 12,651/2012) (Brasil, 2012) and to meet Brazil's target of restoring 12 million hectares of native vegetation by 2030 (Federal Decree No. 8,972/2017) (Brasil, 2017). The restoration of open areas in the Cerrado using species of different life forms is recent and has faced reinvasion by EIG as its main obstacle, especially in areas converted to pasture (Sampaio *et al.*, 2019; Wiederhecker *et al.*, 2024). Among the most commonly used techniques for controlling EIG in open ecosystems are prescribed burning, manual weeding, and herbicide application (Assis *et al.*, 2021; Weidlich *et al.*, 2019). If it becomes possible to understand the soil nutrient acquisition mechanisms of EIG well enough to interfere with these processes, it may be possible to carry out more effective long-term ecological restoration actions (Tang *et al.*, 2024). Therefore, our study investigated (i) soil phosphorus fractions as part of its biogeochemical in savanna areas under restoration in Chapada dos Veadeiros National Park (Goiás, Brazil); and (ii) whether *Urochloa decumbens* influences phosphorus availability in these areas by increasing acid phosphatase activity. We hypothesized that (i) the restoration areas, due to their land-use history, would have higher concentrations of phosphorus in all reservoirs except mineral P, which depends on the parent rock; (ii) phosphorus would be more accumulated in the occluded fraction in all areas; (iii) we will detect the occurrence of plant–soil feedback mechanisms by *Urochloa decumbens* that improve P acquisition, and that (iv) acid phosphatase activity and phosphorus availability observed in the rhizosphere of *Urochloa decumbens* would be higher than those observed in the rhizosphere of native species.

Materials and Methods

Study Areas

The study was conducted in the Chapada dos Veadeiros National Park (CVNP), a conservation unit covering 240,611 hectares in the northeastern region of the state of

Goiás, Brazil (Fig. 1a and Fig. 1b). The park is located within the Cerrado biome, characterized by its seasonality with a wet summer and dry winter lasting from four to seven months, an average annual rainfall of 1,675 mm, and an average annual temperature of 21 °C. According to the Köppen classification, the climate is categorized as tropical semi-humid type Aw, typical of tropical savannas (ICMBIO, 2021).

The three study areas are located in Mulungu, between Morro da Baleia and the Mulungu stream (14°07'00"S 47°38'21"W) (Fig. 1c), where approximately 150 hectares are under ecological restoration. The areas are formed on concretionary petric plinthosol soil (IBGE, 2023) and are situated on a topographic slope. The original phytophysognomy was *Cerrado Ralo* (Coutinho *et al.*, 2019), a phytophysognomic subdivision of the Cerrado *stricto sensu*, characterized by a tree cover ranging from 5% to 20% (Ribeiro & Walter, 2008).

The first area (Fig. 1d), named "Native Cerrado" (NC), is characterized by well-preserved native savanna vegetation. Covering approximately 16 hectares, it is at an early stage of biological invasion by exotic invasive grasses, which were mainly found along the fragment's edges. It is located at the base of a rocky outcrop, Morro da Baleia, a quartzite highly resistant to weathering and composed mainly of quartz (Dardenne & Campos, 2000; USP, 2025). Due to its proximity to Morro da Baleia, the area receives sediments resulting from quartzite erosion, lying on this same parent rock or in the transition zone to the metasiltstone (Dardenne & Campos, 2000).

The area named "Moderately Invaded Restoration Area" (MIRA) (Fig. 1e) covers approximately 3 hectares and is situated at a lower elevation compared to the others, experiencing periodic flooding during the rainy season. Ecological restoration activities began in 2019 and included the following interventions: one prescribed burn, two harrowings, and application of glyphosate before and after direct seeding of native grasses, shrubs, and subshrubs (Silva-Coelho, 2022). Seeding took place in January 2021, and since then the area has not received further interventions. By the time of our study, the area presented an intermediate stage of reinvasion by exotic grasses, especially *Urochloa decumbens* and *Andropogon gayanus*.

The “Highly Invaded Restoration Area” (HIRA) (Fig. 1f) is located between the other two areas, both geographically and topographically. With an approximate size of 1.4 hectares, it underwent an ecological restoration attempt in 2013 that included mowing, two harrowings, and direct seeding of native grasses, shrubs, and tree species (Pellizzaro *et al.*, 2017). After these interventions, the area was abandoned and suffered reinvasion by exotic grasses. In 2022, it had a recorded cover of more than 80% exotic invasive grasses, with more than 55% represented by species of the genus *Urochloa* (Wiederhecker *et al.*, 2024). This advanced stage of reinvasion persisted until May 2024, when the samples for this study were collected.

Both restoration areas were previously converted to agriculture and later to pasture. Abandoned since the 80’s, with no management or presence of cattle, they were dominated mainly by *Urochloa decumbens*, *Andropogon gayanus*, and *Melinis minutiflora* at the beginning of the ecological restoration processes (Coutinho *et al.*, 2019). HIRA and MIRA lie on metasiltstone, a parent rock less resistant to weathering than quartzite (De Toledo, 2014), formed by the deposition of fine clay and silt particles, followed by metamorphic processes (Dardenne & Campos, 2000).

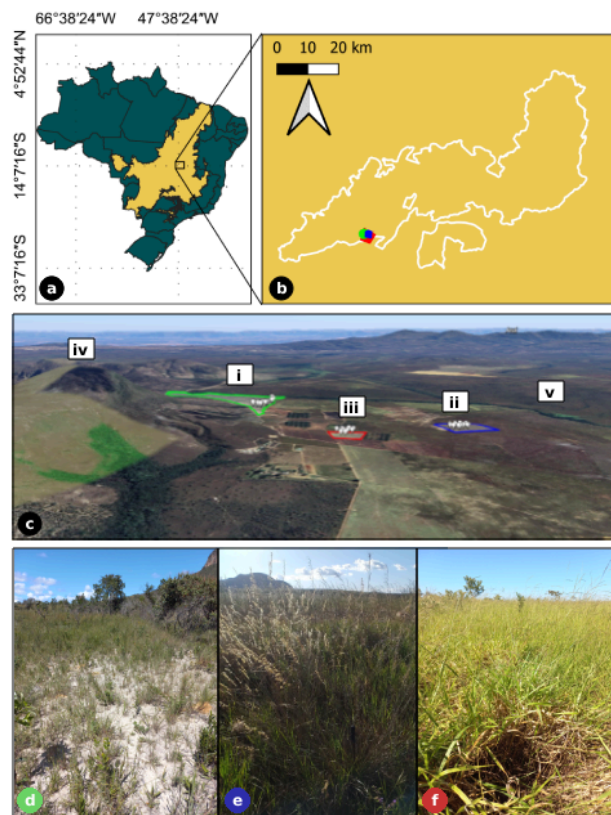


Fig. 1 Study areas: (a) Map of Brazil with Cerrado biome highlighted in yellow; (b) Limits of Chapada dos Veadeiros National Park, Goiás, Brazil; (c) 3D satellite view using the Google Earth Pro platform (2025), where i = “Native Cerrado” area (NC), ii = “Moderately Invaded Restoration Area” (MIRA), iii = “Highly Invaded Restoration Area” (HIRA), iv = Morro da Baleia, and v = Mulungu Stream; (d) NC Cerrado *sensu stricto* in an early stage of invasion by exotic invasive grasses (EIG); (e) MIRA, abandoned pasture in an intermediate stage of reinvasion by EIG four years after ecological restoration interventions; and (f) HIRA, abandoned pasture in an advanced stage of reinvasion by EIG eleven years after ecological restoration interventions

Soil Sampling

In each area, the most abundant native grass species was selected for comparison with *Urochloa decumbens* (signalgrass). Simple soil samples were collected at a depth of 0–10 cm in the rhizosphere of native and *Urochloa decumbens* individuals paired at a distance of 2–3 meters apart, to minimize root interference between species.

Thus, in NC, the sampled plant pairs were *Echinolaena inflexa* (Poir.) Chase and *Urochloa decumbens*; in MIRA, *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert and *Urochloa decumbens*; and in HIRA, samples were collected only in the rhizosphere of *Urochloa decumbens* individuals, due to the lack of sufficient native grass cover for

replication. Accordingly, five “Species/Area” data groups were defined: (1) *Echinolaena inflexa*/NC, (2) Signalgrass/NC, (3) *Loudetiopsis chrysothrix*/MIRA, (4) Signalgrass/MIRA, and (5) Signalgrass/HIRA. For each group, ten independent replicates were collected, maintaining a minimum distance of 10 meters between sampling points.

For the sampling procedure, individuals were cut using a machete, removing as much aboveground biomass as possible, including the litter layer. Then, soil was collected using a digger directly at the plant’s base. Sampling units were selected by random walking through the areas, prioritizing patches or larger individuals of each species to maximize the measured effect. At each point, two soil samples were collected and stored separately in plastic bags. One sample was kept cool in an ice chest or refrigerator until laboratory analysis for microbial biomass, while the other was kept at room temperature for the remaining soil analyses.

Soil Analyses

The cooled samples were sent as collected for microbial biomass analysis by the Instituto Agronômico (IAC) in Campinas. The remaining samples were air-dried and sieved through a 2 mm mesh for acid phosphatase quantification, in collaboration with Embrapa Cerrados, and for general physicochemical characterization and sequential phosphorus fractionation at Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ-USP) (Table 1).

Table 1 Soil attributes evaluated in each sample collected in the grass rhizosphere and the respective analysis method

| Soil attributes | Methods of analyses |
|---|---|
| Microbial biomass content | Fumigation-extraction with K_2SO_4 (Vance <i>et al.</i> , 1987) |
| Clay, silt, and sand contents | Granulometry Bouyoucos (Dane & Topp, 2002) |
| pH (H_2O) | Electrochemical measurement (Teixeira <i>et al.</i> , 2017) |
| pH (KCl 1 mol L^{-1}) | Electrochemical measurement (Teixeira <i>et al.</i> , 2017) |
| P, K contents | Mehlich-1 extraction (Teixeira <i>et al.</i> , 2017) |
| Ca, Mg, Al contents | KCl 1 mol L^{-1} extraction (Teixeira <i>et al.</i> , 2017) |
| Potential acidity (H+Al) | Calcium acetate extraction pH 7 (Teixeira <i>et al.</i> , 2017) |
| Organic matter content | Extraction with potassium dichromate and determination by titration (Camargo <i>et al.</i> , 2009) |
| Acid phosphatase activity | Colorimetry with p-nitrophenyl phosphate (Tabatabai & Bremner, 1969) |
| Sequential phosphorus fractioning (Dick & Tabatabai, 1977; Gatiboni & Condron, 2021; Murphy & Riley, 1962): | |
| Available P | Mehlich-3 extraction |
| Inorganic moderately labile P | NaOH 0,5 mol L^{-1} extraction |
| Inorganic and organic moderately labile P | Extraction with NaOH 0,5 mol L^{-1} after autoclave digestion with H_2SO_4 and $(NH_4)_2S_2O_8$ |
| Mineral P (non labile) | HCl 1 mol L^{-1} extraction |
| Total P | Soil digestion with H_2SO_4 e H_2O_2 in a digestion block |
| Occluded P (no labile) | Subtraction of available P, inorganic P, organic P, and mineral P from total P. |

Statistical Analyses

Statistical analyses were performed using R software version 4.4.2 (R Core Team, 2024). We calculated means and corresponding standard deviations for all soil attributes evaluated in each data group. To verify the existence of significant differences

among groups, we used generalized linear models (GLM) with inverse Gaussian distribution and inverse link function, followed by multiple comparisons using Tukey's method through the *emmeans* function from the *emmeans* package (Lenth, 2025).

To evaluate how phosphorus is distributed across the different reservoirs, we used the results of sequential phosphorus fractionation to quantify the relative percentage of each phosphorus fraction within the data groups. In this case, we used the available phosphorus (Mehlich-3) value, as this was the extraction method applied in the sequential phosphorus fractionation.

Additionally, to investigate the influence of plant species on phosphorus availability, we tested whether there was a significant difference (p -value < 0.05) in available phosphorus (Mehlich-1) content and acid phosphatase activity between native and exotic invasive species pairs (groups 1–2 and 3–4). Data normality was verified using the Shapiro–Wilk test, with ANOVA applied for parametric data or the Kruskal–Wallis test with Dunn's post-hoc test for non-parametric data.

Finally, we assessed the relevance of plant species in explaining variation in acid phosphatase activity and phosphorus availability through automated selection of generalized linear models using the *dredge* function from the *MuMIn* package (Bartoń, 2024). Models were specified with inverse Gaussian distribution and inverse link function. Explanatory variables with a Spearman correlation coefficient equal or greater than $|0.80|$ were excluded (Sokal & Rohlf, 1997). For models with acid phosphatase as the response variable, we excluded variables representing inorganic phosphorus fractions (moderately labile, occluded, and mineral), since phosphatase exclusively catalyzes the mineralization of organic phosphates (Margalef *et al.*, 2017). For modeling phosphorus availability (Mehlich-1), calcium, potassium, and magnesium were excluded, as they do not bind with phosphate in acidic soils (Muindi, 2019). The variables "species" and "area" were included in the models as categorical factors. Only models with $\Delta AIC \leq 2$ were considered, as recommended by Burnham & Anderson (2002).

Results

Soil Characterization

The soil in the Moderately Invaded Restoration Area (MIRA) was classified as clayey in texture, while the soils in the Highly Invaded Restoration Area (HIRA) and Native Cerrado (NC) were classified as sandy clay loam and sandy loam, respectively (Table 2). The pH of group 1 (*Echinolaena inflexa*/NC) was 0.4 units lower than the average of the restoration area groups, which did not differ significantly from each other (Table 2).

Organic matter content, potential acidity, and cation exchange capacity were approximately 42%, 22%, and 27% lower, respectively, in the native area compared to the average of the two restoration areas, but were statistically similar between paired plant groups within each area (Table 2).

The levels of Ca, Mg, and K were significantly lower in group 1 (*Echinolaena inflexa*/NC) than in all other groups, showing differences between the species pairs in the native area. In contrast, the Al content was higher in both NC groups compared to all groups from the restoration areas (Table 2). Microbial biomass was significantly higher in group 3 (*Loudetiopsis chrysothrix*/MIRA) than in the two native area groups, with no significant differences observed among the remaining groups (Table 2).

Table 2 Mean and standard deviation values of the soil physicochemical characteristics in the rhizosphere of the five sampled data groups "Plant species/Area": (1) *Echinolaena inflexa* (F)/Native Cerrado (NC), (2) Signalgrass (S)/Native Cerrado, (3) *Loudetiopsis chrysothrix* (BP)/Moderately Invaded Restoration Area (MIRA), (4) Signalgrass/Moderately Invaded Restoration Area, and (5) Signalgrass/Highly Invaded Restoration Area (HIRA). Values with the same letters in the same row indicate no statistically significant difference between groups (p -value > 0.05)

| | Area NC | | MIRA | | HIRA | |
|--|---------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| | Plant species | F | S | BP | S | S |
| | Data group identification | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Clay (%) | | 19.15 ±2.33 ^a | 19.73 ±2.61 ^a | 46.63 ±2.21 ^b | 47.35 ±2.41 ^b | 30.23 ±2.99 ^c |
| Silt (%) | | 18.41 ±7.05 ^a | 17.22 ±6.86 ^a | 32.43 ±8.21 ^b | 31.99 ±8.82 ^b | 14.50 ±3.75 ^a |
| Sand (%) | | 62.44 ±6.40 ^a | 63.04 ±6.85 ^a | 20.94 ±6.73 ^b | 20.66 ±7.07 ^b | 55.27 ±4.81 ^a |
| pH (H ₂ O) | | 4.98 ±0.17 ^a | 5.14 ±0.18 ^{ab} | 5.40 ±0.11 ^c | 5.43 ±0.08 ^c | 5.31 ±0.13 ^{bc} |
| Organic matter (mg kg ⁻¹) | | 25 630.00 ±4 187.00 ^a | 27 210.00 ±4.537.00 ^a | 46 470.00 ±4 099.00 ^b | 47 480.00 ±4 438.00 ^b | 41 540.00 ±2 886.00 ^b |
| K (mmolc kg ⁻¹) | | 0.94 ±0.08 ^c | 1.56 ±0.46 ^a | 2.05 ± 0.54 ^b | 2.62 ±0.68 ^b | 1.87 ±0.28 ^{ab} |
| Ca (mmolc kg ⁻¹) | | 0.50 ±0.27 ^d | 1.17 ±0.60 ^a | 4.43 ±1.75 ^{bc} | 5.52 ±1.90 ^b | 2.06 ±0.519 ^{ac} |
| Mg (mmolc kg ⁻¹) | | 0.39 ±0.14 ^c | 1.04 ±0.58 ^a | 1.83 ±0.74 ^{ab} | 2.39 ±1.03 ^b | 1.94 ±0.40 ^b |
| Al (mmolc kg ⁻¹) | | 16.62 ±2.59 ^a | 15.17 ±2.16 ^a | 11.45 ±3.53 ^b | 10.68 ±2.51 ^b | 11.27 ±1.17 ^b |
| H+Al (mmolc kg ⁻¹) | | 51.55 ±6.02 ^a | 52.31 ±6.52 ^a | 66.54 ±6.69 ^b | 69.27 ±7.02 ^b | 64.40 ±3.72 ^b |
| Sum of Ca, Mg, and K (mmolc kg ⁻¹) | | 1.83 ±0.33 ^c | 3.77 ±1.40 ^d | 8.31 ±2.47 ^{ab} | 10.53 ±2.85 ^a | 5.88 ±1.08 ^b |
| Cationic Exchange Capacity (CEC) (mmolc kg ⁻¹) | | 53.38 ±6.02 ^a | 56.08 ±7.04 ^a | 74.85 ±5.93 ^{bc} | 79.80 ±6.31 ^b | 70.28 ±4.03 ^c |
| Ca, Mg, and K saturation (%) | | 3.30 ±0.82 ^d | 6.70 ±2.36 ^a | 11.20 ±3.52 ^{bc} | 13.10 ±3.93 ^b | 8.40 ±1.43 ^{ac} |
| Al saturation (%) | | 90.00 ±2.54 ^a | 80.00 ±6.65 ^a | 57.40 ±11.12 ^{bc} | 50.60 ±10.77 ^b | 65.80 ±4.83 ^c |

| | | | | | |
|--|---------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|
| Microbial biomass (mg C kg ⁻¹) | 399.22 ±69.71 ^a | 395.13 ±68.46 ^a | 506.62 ±70.12 ^{bc} | 480.70 ±91.61 ^{ab} | 460.16 ±89.23 ^{ab} |
| Acid phosphatase (mg p-nitrofenol kg ⁻¹) | 579.33 ±152.49 ^{ab} | 557.90 ±108.46 ^a | 644.55 ±77.92 ^{ac} | 735.99 ±188.72 ^{bc} | 805.96 ±89.49 ^c |
| Available P (Mehlich-1) (mg kg ⁻¹) | 2.38 ±0.27 ^a | 2.57 ±0.34 ^a | 1.67 ±0.21 ^b | 1.80 ±0.50 ^b | 1.94 ±0.19 ^b |
| Available P (Mehlich-3) (mg kg ⁻¹) | 3.18 ±0.39 ^a | 3.62 ±0.88 ^a | 3.35 ±0.57 ^a | 3.61 ±0.72 ^a | 3.87 ±0.60 ^a |
| Inorganic moderately labile P (mg kg ⁻¹) | 15.67 ±3.65 ^a | 15.63 ±2.88 ^a | 22.44 ±2.80 ^b | 23.50 ±3.40 ^b | 20.48 ±0.84 ^b |
| Organic moderately labile P (mg kg ⁻¹) | 11.66 ±4.80 ^a | 11.36 ±5.02 ^a | 21.72 ± 9.04 ^b | 22.46 ±7.08 ^b | 27.76 ±12.50 ^b |
| Total moderately labile P (mg kg ⁻¹) | 27.33 ±2.75 ^a | 26.99 ±3.13 ^a | 44.16 ±7.60 ^b | 45.97 ±7.61 ^b | 48.24 ±12.46 ^b |
| Occluded P (mg kg ⁻¹) | 95.40 ±11.54 ^a | 95.86 ±9.17 ^a | 203.14 ±37.76 ^b | 205.55 ±44.62 ^b | 246.83 ±16.60 ^b |
| Mineral P (mg kg ⁻¹) | 0.40 ±0.17 ^a | 0.45 ±0.11 ^a | 0.097 ±0.10 ^b | 0.077 ±0.03 ^b | 0.26 ±0.17 ^a |
| Total P (mg kg ⁻¹) | 126.32 ±10.36 ^a | 126.91 ±8.51 ^a | 250.74 ±38.88 ^b | 255.20 ±40.99 ^b | 299.19 ±20.26 ^c |

Soil Phosphorus Fractions

Through sequential phosphorus fractionation, we observed that the content of P in primary minerals (Mineral P) was 1.7 times higher in NC than in HIRA and 4.8 times higher than in MIRA, with no significant difference between paired plant groups (Table 2).

Occluded phosphorus, as well as all moderately labile phosphorus fractions, showed higher values in the restoration areas, with no significant differences between the plant pairs (Table 2). Furthermore, when analyzing the proportional values of the different P fractions instead of the absolute values (Fig. 2), we observed that NC showed the lowest accumulation of phosphorus in the occluded P reservoir and the highest in the total moderately labile and available reservoirs compared to the groups in the restoration areas, regardless of the plant under which the soil was collected.

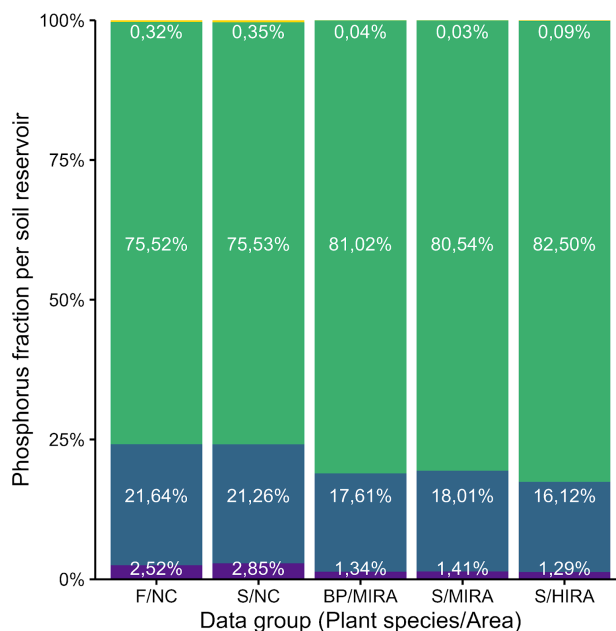


Fig. 2 Phosphorus fractions in the rhizosphere soil of the five data groups: (1) *Echinolaena inflexa* (F)/Native Cerrado (NC), (2) Signalgrass (S)/Native Cerrado, (3) *Loudetiopsis chrysothrix* (BP)/Moderately Invaded Restoration Area (MIRA), (4) Signalgrass/Moderately Invaded Restoration Area, and (5) Signalgrass/Highly Invaded Restoration Area (HIRA). The stacked bars represent the proportion of phosphorus accumulated in each soil reservoir. From bottom to top, the purple bar shows the percentage of available phosphorus (Mehlich-3), the blue bar shows total moderately labile phosphorus, the green bar shows occluded phosphorus, and the yellow bar shows phosphorus in primary and secondary minerals

The available phosphorus (Mehlich-1) showed a significant difference between the Native Cerrado and the restoration areas, but no difference was observed between the paired plant groups within each area (Table 2). Group 5 (Signalgrass/HIRA) showed higher phosphatase activity than groups 1 (*Echinolaena inflexa*/NC) and 2 (Signalgrass/NC), by 39% and 44%, respectively. However, it did not differ from any of the MIRA groups (Table 2).

Effect of Grass Species on Phosphorus Availability

The results of the ANOVA or Kruskal–Wallis tests, to assess available P (Mehlich-1) and acid phosphatase activity between native and exotic invasive species pairs in NC and MIRA, showed no statistical differences for either variable (Table 3).

Table 3 Assessment of significant differences in mean soil acid phosphatase activity and phosphorus availability between the rhizosphere of the native species and *Urochloa decumbens* within the Native Cerrado (NC) and the Moderately Invaded Restoration Area (MIRA). Analyses were performed using ANOVA (F) for parametric data and the Kruskal-Wallis test (H) for non-parametric data

| Area | Response variable | F | H | p-value |
|------|-------------------------|-------|---------|---------|
| NC | Available P (Mehlich-1) | | 1.8956 | 0.169 |
| | Acid phosphatase | 0.131 | | 0.721 |
| MIRA | Available P (Mehlich-1) | | 0.12751 | 0.721 |
| | Acid phosphatase | | 0.96571 | 0.326 |

The selection of generalized linear models for available P (Mehlich-1) showed strong evidence (p -value < 0.001) that phosphorus availability increases with decreasing clay content, moderate evidence (p -value < 0.01) that available P increases with the presence of signalgrass (species factor 2), and reasonable evidence (p -value < 0.05) that available P increases with decreasing pH and increasing organic matter content (Table 4). Additionally, we observed that clay content, pH, species, and organic matter showed a high degree of importance (AIC weight equal to 1.00) in explaining phosphorus availability, followed by microbial biomass, occluded phosphorus, phosphatase activity, and finally, aluminum.

Table 4 Estimated coefficients, standard errors, z-test p-values, and sum of Akaike weights for each explanatory variable, considering all selected generalized linear models (full average) with available phosphorus (Mehlich-1) as the response variable. Only models with $\Delta AIC \leq 2$ were considered

| Explanatory variable | Coefficients | Std. Error | p-value | Sum of AIC weights |
|-----------------------|------------------------|-----------------------|-------------------------|--------------------|
| Intercept | $-4.413 \cdot 10^{-1}$ | $3.300 \cdot 10^{-1}$ | 0.19071 | |
| Clay | $6.647 \cdot 10^{-1}$ | $1.161 \cdot 10^{-1}$ | $<2 \cdot 10^{-16}$ *** | 1.00 |
| pH (H ₂ O) | $1.518 \cdot 10^{-1}$ | $5.766 \cdot 10^{-2}$ | 0.01018* | 1.00 |
| Species (factor 1) | $-5.705 \cdot 10^{-2}$ | $2.868 \cdot 10^{-2}$ | 0.05340 | 1.00 |
| Species (factor 2) | $-5.382 \cdot 10^{-2}$ | $1.848 \cdot 10^{-2}$ | 0.00473** | |
| Organic matter | $-3.910 \cdot 10^{-6}$ | $1.484 \cdot 10^{-6}$ | 0.01040* | 1.00 |
| Microbial biomass | $1.780 \cdot 10^{-4}$ | $1.038 \cdot 10^{-4}$ | 0.09296 | 0.90 |
| Occluded P | $2.954 \cdot 10^{-4}$ | $1.860 \cdot 10^{-4}$ | 0.11848 | 0.86 |
| Acid phosphatase | $5.637 \cdot 10^{-5}$ | $5.375 \cdot 10^{-5}$ | 0.30133 | 0.68 |
| Al | $-3.044 \cdot 10^{-3}$ | $3.786 \cdot 10^{-3}$ | 0.43305 | 0.51 |

Note: The global model included the following explanatory variables: species (three-level factor: 0 = *Echinochloa inflexa*; 1 = *Loudetiopsis chrysothrix*; 2 = Signalgrass), area (three-level factor: 0 = Native Cerrado; 1 = Moderately Invaded Restoration; 2 = Highly Invaded Restoration), microbial biomass, pH, organic matter, acid phosphatase, Al, moderately labile total P, occluded P, and clay contents. One outlier was removed based on Cook's distance (sample 6RB). Significance levels: < 0.001: ***; < 0.01: **; < 0.05: *.

The selection of generalized linear models for acid phosphatase activity (Table 5) indicated *area* as the most important variable, with a total evidence weight equal to 1.00, followed by the sum of Ca, Mg, and K. Aluminum and pH showed low importance, and species were irrelevant in the modeling. Additionally, only the Highly Invaded Restoration Area showed a statistically significant effect on the variation in phosphatase activity ($p\text{-value} < 0.01$). Despite the lack of relevance of the species in the GLM for acid phosphatase, there was an increasing trend in the enzyme activity median from group 2 to group 5 (Fig. 3).

Table 5 Estimated coefficients, standard errors, z-test p-values, and sum of Akaike weights for each explanatory variable, considering all selected generalized linear models (full average) with acid phosphatase as the response variable. Only models with $\Delta AIC \leq 2$ were considered

| Explanatory variable | Coefficients | Std. Error | p-value | Sum of AIC weights |
|-----------------------|------------------------|-----------------------|-----------|--------------------|
| Intercept | $1.715 \cdot 10^{-3}$ | $7.619 \cdot 10^{-4}$ | 0.02710* | |
| Area (factor 1) | $-1.730 \cdot 10^{-4}$ | $1.868 \cdot 10^{-4}$ | 0.36367 | 1.00 |
| Area (factor 2) | $-4.677 \cdot 10^{-4}$ | $1.396 \cdot 10^{-4}$ | 0.00107** | |
| Sum of Ca, Mg, and K | $-2.369 \cdot 10^{-5}$ | $2.462 \cdot 10^{-5}$ | 0.34280 | 0.67 |
| Al | $-3.363 \cdot 10^{-6}$ | $1.099 \cdot 10^{-5}$ | 0.76307 | 0.17 |
| pH (H ₂ O) | $3.216 \cdot 10^{-5}$ | $1.444 \cdot 10^{-4}$ | 0.82694 | 0.14 |

Note: The global model included the following explanatory variables: species (three-level factor: 0 = *Echinolaena inflexa*; 1 = *Loudetiopsis chrysothrix*; 2 = Signalgrass), area (three-level factor: 0 = Native Cerrado; 1 = Moderately Invaded Restoration; 2 = Highly Invaded Restoration), microbial biomass, pH, organic matter, sum of Ca, Mg, and K, available P (Mehlich-1), Al, and moderately labile organic P. Significance levels: < 0.001: ***; < 0.01: **; < 0.05: *.

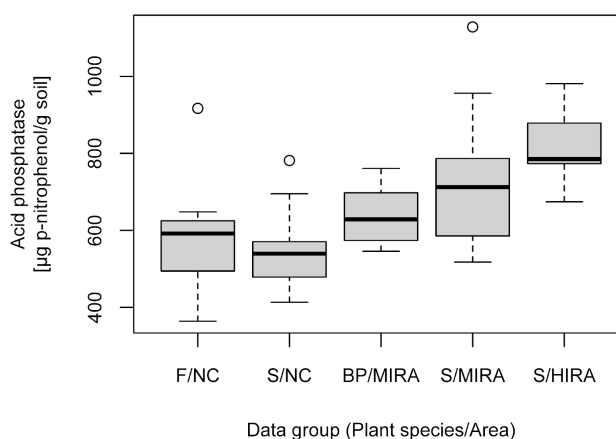


Fig. 3 Acid phosphatase activity in the rhizosphere soil of the five data groups: (1) *Echinolaena inflexa* (F)/Native Cerrado (NC), (2) Signalgrass (S)/Native Cerrado, (3) *Loudetiopsis chrysothrix* (BP)/Moderately Invaded Restoration Area (MIRA), (4) Signalgrass/Moderately Invaded Restoration Area, and (5) Signalgrass/Highly Invaded Restoration Area (HIRA)

Discussion

Soil Phosphorus Fractions

The higher mineral P content observed in Native Cerrado is mainly related to the low weathering rate, favored by the high resistance of quartzite and good soil drainage. Evidence supporting this hypothesis is the intermediate mineral P content in the HIRA,

located in an intermediate topographic position (non-flooded) and characterized by a soil texture between the three areas, with intermediate water retention as well. Additionally, the lowest mineral P content was recorded in the MIRA, which undergoes periodic flooding and develops on metasilite, conditions that favor greater weathering and loss of primary minerals (Tan, 2010). Another reason for the difference in mineral P content among the areas is the land use history. The addition of lime and fertilizers intensify the chemical weathering process, reducing the mineral P content (Hartmann *et al.*, 2013).

The higher levels of occluded and moderately labile P in the restoration areas are a legacy of the land use history with the addition of phosphate fertilizers during the agricultural production period, associated with the greater presence of clay and Fe and Al oxides, which promote phosphate adsorption. The lower available P content (Mehlich-1) observed in the restoration areas can also be explained by the higher clay and Fe and Al oxides contents, together with the greater abundance of vegetation, which further reduces the nutrient's availability through uptake. Additionally, the Native Cerrado area has a more abundant mineral P pool, which once weathered, tends to be in the form of moderately labile or available phosphate due to the low amount of adsorbing particles in a sandy soil, which also increases phosphorus exposure to leaching (Tan, 2010). The pH of the native area also promotes higher phosphorus availability than the ones of the restoration areas (Penn & Camberato, 2019).

It is evident that, as a result of past fertilization, total phosphorus (Total P) concentrations in the restoration areas have nearly doubled and have persisted in the soil since the 1980s. Furthermore, the analysis of phosphorus fraction percentages (Fig.2) shows that the relative proportion of each phosphorus pool has remained relatively stable across all groups, despite multiple restoration interventions, variations in soil physical and chemical properties, and differences across plant species. This finding is highly relevant for the ecological restoration of areas that have been formerly fertilized, as it highlights the legacy effect of phosphorus inputs, which enhances the competitive advantage of species capable of mobilizing less labile forms of phosphorus.

Effect of Grass Species on Phosphorus Availability

Although there was no significant difference in phosphorus availability between native and exotic invasive species pairs (Table 3), the model selection results for available P (Table 4) showed that the presence of signalgrass may be associated with greater phosphorus availability in the soil. Although the associated coefficient is negative, in practice there is an increase in the expected mean of available phosphorus compared to the reference group (*Echinolaena inflexa*) due to the "inverse" link function. We attribute the lack of significant difference between pairs to the small effect that the plant has on phosphorus availability (coefficient = $-5.382 \cdot 10^{-2}$) and to the dynamic nature of soil characteristics, which makes this effect imperceptible. Furthermore, the experimental design does not allow cause-and-effect relationships to be proven, and a controlled experiment is needed to isolate variables.

Among the possible strategies to increase phosphorus availability by plants, we focused on acid phosphatase exudation. The lack of statistical difference observed between the mean acid phosphatase activity in the rhizosphere of native and invasive exotic species pairs (Table 3) and the lack of species relevance in the generalized linear model (Table 5) indicate that there is no difference in phosphatase activity at the individual scale. However, the model pointed out area (factor 2), which corresponds to HIRA, as the most relevant and significant variable explaining the variation in acid phosphatase activity. This suggests that, from a community perspective, the presence and dominance of signalgrass imply higher overall acid phosphatase activity. The increasing trend in enzyme activity median from group 2 to group 5 (Fig. 3) supports the hypothesis that the exotic invasive grass, as well as its establishment time and dominance, influence enzyme activity.

Group 5 (Signalgrass/HIRA) shows the longest establishment time for signalgrass in between the areas (since 2012 with no management) and the highest acid phosphatase value, followed by group 4, which also corresponds to signalgrass's rhizosphere, but with a shorter establishment time (since January 2021 with no management). Additionally, group 4 (Signalgrass/MIRA) has a higher median than group 3 (*Loudetiopsis chrysothrix*/MIRA). Groups 3 and 4 are in the same area, plants are established for a similar period, indicating that possibly the soil characteristics and establishment time are not the main influencing factors in this case, but rather the

species itself, either through greater enzyme exudation by signalgrass or through associations with microorganisms with higher phosphatase production. Finally, with the lowest acid phosphatase value is group 2 (Signalgrass/NC), plant with the shortest establishment time, since it is a native area in an early stage of biological invasion. Group 1 (*Echinolaena inflexa*/NC) stands out from this trend, possibly due to a long establishment time of the native species at the site combined with high phosphatase productivity by *Echinolaena inflexa* grass or associated microorganisms, or even as a result of the high plant biodiversity in native Cerrado areas (de Souza *et al.*, 2022; Ferreira *et al.*, 2017; Lannes *et al.*, 2020).

Our study supports existing scientific evidence by indicating that although clay content and Fe and Al oxides are the main factors impacting phosphorus availability to plants, species, pH, and organic matter are also relevant (Table 4). Additionally, our results indicate that acid phosphatase activity is one of the mechanisms by which signalgrass mobilizes phosphorus, and that greater dominance and longer establishment time of signalgrass amplify the effect of this positive plant–soil feedback. These findings demonstrate that acid phosphatase represents a significant legacy effect of *Urochloa decumbens* pastures, which may pose a challenge for ecological restoration. The same likely applies to carboxylates and other root exudates.

Ecological Considerations and Applications in Restoration

The mechanisms that maximize moderately labile or occluded phosphorus uptake by signalgrass may contribute to reinvasion and competitive exclusion of native species in open restoration areas in the Cerrado, due to the high growth and reproduction rates of invasive exotic grasses (Baruck, Ludlow & Davis, 1985). In this context, we envision three pathways for developing techniques to control signalgrass in these ecosystems, like reducing adsorbed soil phosphorus, minimizing the positive plant–soil feedback of invasive exotic grasses, or maximizing these mechanisms in the native species community.

Developing techniques that decrease occluded and moderately labile phosphorus, bringing nutrient conditions closer to the low-phosphorus soils found in native areas, could weaken the positive plant–soil feedback from signalgrass for

phosphorus acquisition, thereby reducing its competitive advantage over native species.

For the second alternative, future studies should deepen the investigation of the main phosphorus acquisition mechanisms used by invasive exotic grasses in the Cerrado. Understanding these mechanisms is essential for developing techniques to restrict them, and therefore, minimizing their effect. In this sense, we propose developing soil management techniques to immobilize phosphorus, such as reverse fertilization, combined with direct seedling of native species that are not phosphorus-limited.

This management proposal is based on research aimed at nitrogen immobilization for controlling invasive plants limited by this nutrient, usually through the addition of labile C, such as sucrose or straw (Gannett *et al.*, 2024; Perry *et al.*, 2010). Soil acidification is another technique that also aims to reduce nutrient availability in the soil and has been tested in the Cerrado. Lira-Martins *et al.* (2025) observed a 71% reduction in invasive grass biomass by adding ferrous sulfate to lower the pH for four months. Ferrous sulfate, in addition to lowering soil pH, also immobilizes phosphorus by binding it with iron. Unlike African C4 grasses, native Cerrado herbaceous plants appear to be co-limited by cations (K, Ca, Mg, Mn, Zn, B, Cu, or Mo) (Lannes *et al.*, 2016). This means that mobilizing only phosphorus may be more beneficial for restoration success than acidification, as it reduces the availability of the limiting nutrient for exotic species without reducing it for natives.

These techniques are still incipient and need further studies to understand their long-term impact on the community and large-scale applicability. Additionally, to correctly select species, it is necessary to expand knowledge about limiting resources for Cerrado herbaceous and shrub plants, which is still poorly studied. Soil management aiming to minimize the positive plant–soil feedback of invasive exotic grasses is promising in the long term because it worsens soil conditions for invasive species while facilitating the establishment of native ones, generally adapted to soils with lower phosphorus availability (Perry *et al.*, 2010).

The third pathway seeks to maximize the positive plant–soil feedback of native species. For this, we recommend that future studies focus on selecting native species with physiological and morphological traits that maximize phosphorus uptake, providing

the community with a greater competitive advantage over invasive exotic grasses. Examples include high exudation of carboxylates, chelating agents, and phosphatases, such as the grass *Chloris barbata* (Silva, 2025; Lambers *et al.*, 2022); greater capacity for phosphorus relocation during leaf senescence, as observed in *Stylosanthes guianensis*, *Actinocephalus bongardii*, and *Paepalanthus elongatus*. This strategy may be more effective if the plant has a lower N:P ratio, indicating that phosphorus is not a limiting nutrient, as in *Syngonanthus verticillatus*, *Paepalanthus argyropus*, and *Vellozia resinosa* (de Campos, 2012). Roots with specializations such as proteoid roots (cluster roots), found in some species of the Proteaceae family, like *Roupala montana* Aubl. (de Campos, 2012; Lambers *et al.*, 2015; Lamont, 2003), dauciform roots, common in many Cyperaceae, sand-binding roots found in *Discocactus placentiformis* (Abrahão *et al.*, 2014), or vellozioid roots found in *Barbacenia tomentosa* and *Barbacenia macrantha* (Teodoro *et al.*, 2019). All these root specialisations are known for their high exudation of carboxylates, which mobilize organic and inorganic phosphorus adsorbed to soil particles (Lambers *et al.*, 2015; Lambers *et al.*, 2006). Associations with arbuscular mycorrhizal fungi do not appear to be a commonly used nutrient acquisition strategy by species from nutrient-poor sites. Rocky grasslands in the Cerrado, for example, showed 48% soil cover by non-mycorrhizal plant species (Zemunik *et al.*, 2018).

The morphology of invasive exotic grasses leads to a soil occupation pattern very different from some of the native species mentioned above, such as *Paepalanthus elongatus*. Therefore, it is important to use a combination of species that restores the ecosystem's structure and functions according to the reference physiognomy. A diverse species selection, each with attributes that favor its establishment and/or facilitate the establishment of other native species, reduces vacant niches and creates a community more resistant to competitive exclusion (Funk *et al.*, 2008). A restoration species selection based on functional traits has been recommended to reduce the amount of trial-and-error experiments and increase the efficiency of restoration research (Laughlin, 2014; Lira-Martins *et al.*, 2022; Mazzochini *et al.*, 2023).

Finally, we emphasize that soil conditions are the foundation for the establishment, growth, and long-term resilience of the community (Buisson *et al.*, 2021; Raupp *et al.*, 2024). Most restoration projects focus on plant species, but plant–soil interactions are the basis for effective ecological restoration (Eviner & Hawkes, 2008).

Therefore, deepening our knowledge of soil science and plant–soil interactions in Cerrado grassland and savanna ecosystems is essential for efficiently restoring these ecosystems.

Conclusion

The studied restoration areas presented the lowest content of mineral P and available phosphorus, and the highest of moderately labile and occluded P. When looking into proportional values of each phosphorus reservoir, the occluded and moderately labile phosphorus fractions together accounted for more than 95% of the phosphorus in all areas studied. The occluded P alone represented more than 75% of total P. This reflects high nutrient retention in soil particles, which reduces its availability to plants.

We did not find higher phosphorus availability in the rhizosphere of *Urochloa decumbens* compared to that of native species. However, the generalized linear model identified the presence of *Urochloa decumbens* as one of the most relevant variables for phosphorus availability, alongside clay content, pH, organic matter, microbial biomass, and occluded phosphorus contents. Additionally, our findings demonstrate acid phosphatase activity as a plant–soil feedback mechanisms by which *Urochloa decumbens* mobilizes phosphorus, with its effect amplified by greater dominance and longer establishment time. Although we did not observe significant differences in enzyme activity at the individual plant scale between native and invasive grasses, the community-level patterns indicate that signalgrass leaves a lasting legacy of elevated acid phosphatase activity in the soil.

References

- Abrahão, A., Lambers, H., Sawaya, A. C. H. F., Mazzafera, P., & Oliveira, R. (2014) Convergence of a specialized root trait in plants from nutrient-impoverished soils: phosphorus-acquisition strategy in a nonmycorrhizal cactus. *Oecologia*, 176(2), 345-355
- Acosta-Martínez, V., & Ali Tabatabai, M. (2011). Phosphorus cycle enzymes. *Methods of soil enzymology*, 9, 161-183

Alovisi, A. M. T., Cassol, C. J., Nascimento, J. S., Soares, N. B., da Silva Junior, I. R., da Silva, R. S., & da Silva, J. A. M. (2020) Soil factors affecting phosphorus adsorption in soils of the Cerrado, Brazil. *Geoderma Regional*, 22, e00298

Assis, G. B., Pilon, N. A., Siqueira, M. F., & Durigan, G. (2021) Effectiveness and costs of invasive species control using different techniques to restore cerrado grasslands. *Restoration Ecology*, 29, e13219

Baruch, Z., Ludlow, M. M., & Davis, R. (1985). Photosynthetic responses of native and introduced C4 grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia*, 67(3), 388-393

Baptistella, J. L. C., Llerena, J. P. P., Domingues-Júnior, A. P., Fernie, A. R., Favarin, J. L., & Mazzafera, P. (2021). Differential responses of three *Urochloa* species to low phosphorus availability. *Annals of Applied Biology*, 179(2), 216-230

Bartoń, K. (2024). MuMIn: multi-model inference. R package version 1.48.4

Begon, M., & Townsend, C. R. (2023). *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas* (Vol. 4). Artmed editora

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (Eds.). (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. New York, NY: Springer New York

Bot, A., & Benites, J. (2005). *The importance of soil organic matter: Key to drought-resistant soil and sustained food production* (Vol. 80). Food & Agriculture Org.

Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F. A., Durigan, G., Overbeck, G. E., Fidelis, A., ... & Veldman, J. W. (2019). Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*, 94(2), 590-609

Bustamante, M. M., de Brito, D. Q., Kozovits, A. R., Luedemann, G., de Mello, T. R., de Siqueira Pinto, A., ... & Takahashi, F. S. (2012). Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). *Plant Ecology*, 213(5), 795-808

Brasil (2012) Lei nº 12.651, de 25 de maio de 2012. In: Diário Oficial da União. http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2011-2014/2012/lei/l12651.htm. Accessed 25 Jul 2025

Brasil (2017) Decreto nº 8.972, de 23 de janeiro de 2017. In: Diário Oficial da União. http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2015-2018/2017/decreto/d8972.htm. Accessed 25 Jul 2025

Buisson, E., Fidelis, A., Overbeck, G. E., Schmidt, I. B., Durigan, G., Young, T. P., ... & Silveira, F. A. (2021). A research agenda for the restoration of tropical and subtropical grasslands and savannas. *Restoration ecology*, 29, e13292.

De Camargo, O. A. (1986). Métodos de análise química, mineralógica e física de solos do Instituto Agrônômico de Campinas. IAC.

Castro, P. R. D. C., Kluge, R. A., Carvalho, M. E. A., Silva, M. S. D., Fava, R. D., Nicolai, A. B., & Salib, N. C. (2023). Braquiárias: ecofisiologia. <https://www.esalq.usp.br/biblioteca/sites/default/files/publicacoes-a-venda/pdf/SPR%2080.pdf>. Accessed 25 Jul 2025

Coutinho, A. G., Alves, M., Sampaio, A. B., Schmidt, I. B., & Vieira, D. L. M. (2019). Effects of initial functional-group composition on assembly trajectory in savanna restoration. *Applied Vegetation Science*, 22(1), 61-70.

Damasceno, G., Souza, L., Pivello, V. R., Gorgone-Barbosa, E., Giroldo, P. Z., & Fidelis, A. (2018). Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. *Biological Invasions*, 20(12), 3621-3629.

Dane, J. H., & Topp, C. G. (Eds.). (2020). *Methods of soil analysis, Part 4: Physical methods*. John Wiley & Sons.

D'Antonio, C. M., & Vitousek, P. M. (1992). Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual review of ecology and systematics*, 63-87.

Dardenne, M.A.; Campos, J.E.G. (2000) Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO Sítio de grande beleza cênica do centro-oeste brasileiro SIGEP 96. Sítios

Geológicos e Paleontológicos do Brasil. <https://sigep.eco.br/sitio096/sitio096.pdf>.

Accessed 25 Jul 2025

de Campos, M. C. R. (2011). Phosphorus-acquisition and phosphorus-conservation mechanisms of plants native to south-western Australia or to Brazilian rupestrian fields. University of Western Australia.

de Souza, G. F., Ferreira, M. C., & Munhoz, C. B. R. (2022). Decrease in species richness and diversity, and shrub encroachment in Cerrado grasslands: A 20 years study. *Applied Vegetation Science*, 25(3), e12668.

de Toledo, M. C. M. (2014). Intemperismo e pedogênese. In *Geologia*. USP/UNIVESP/EDUSP.

Dick, W. A., & Tabatabai, M. A. (1977). Determination of orthophosphate in aqueous solutions containing labile organic and inorganic phosphorus compounds (Vol. 6, No. 1, pp. 82-85). American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America.

Durigan, G., & Ratter, J. A. (2016). The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology*, 53(1), 11-15.

Eviner, V. T., & Hawkes, C. V. (2008). Embracing variability in the application of plant–soil interactions to the restoration of communities and ecosystems. *Restoration Ecology*, 16(4), 713-729. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100x.2008.00482.x>

Fink, J. R., Inda, A. V., Tiecher, T., & Barrón, V. (2016). Iron oxides and organic matter on soil phosphorus availability. *Ciencia e agrotecnologia*, 40(4), 369-379.

Funk, J. L., Cleland, E. E., Suding, K. N., & Zavaleta, E. S. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in ecology & evolution*, 23(12), 695-703.

Gannett, M., DiTommaso, A., Sparks, J. P., & Kao-Kniffin, J. (2024). Microbial nitrogen immobilization as a tool to manage weeds in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 366, 108904. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.108904>.

Gatiboni, L.C., Kaminski, J., Rheinheimer, D. Dos S., Kaminski, J., Flores, J.P.C. (2007) Biodisponibilidade de formas de fósforo acumuladas em solo sob sistema plantio direto. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, v.31, p.691-699. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832007000400010>

Gatiboni, L. C., Kaminski, J., Rheinheimer, D. D. S., & Brunetto, G. (2008). Fósforo da biomassa microbiana e atividade de fosfatases ácidas durante a diminuição do fósforo disponível no solo. *Pesquisa agropecuária brasileira*, 43, 1085-1091.

Gatiboni, L. C., & Condrón, L. M. (2021). A rapid fractionation method for assessing key soil phosphorus parameters in agroecosystems. *Geoderma*, 385, 114893. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114893>.

Gorgone-Barbosa, E., Pivello, V. R., Bautista, S., Zupo, T., Rissi, M. N., & Fidelis, A. (2015). How can an invasive grass affect fire behavior in a tropical savanna? A community and individual plant level approach. *Biological Invasions*, 17(1), 423-431.

Hartmann, J., West, A. J., Renforth, P., Köhler, P., De La Rocha, C. L., Wolf-Gladrow, D. A., ... & Scheffran, J. (2013). Enhanced chemical weathering as a geoengineering strategy to reduce atmospheric carbon dioxide, supply nutrients, and mitigate ocean acidification. *Reviews of Geophysics*, 51(2), 113-149.

Hoffmann, W. A., & Haridasan, M. (2008). The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology*, 33(1), 29-36.

IBGE (2024) Mapeamento de Recursos Naturais (MRN) Escala 1:250 000 Versão 2023. Banco de Dados de Informações Ambientais. Disponível em: <https://bdiaweb.ibge.gov.br/#/home>. Accessed 17 Nov 2024

ICMBio (2021) Plano de Manejo do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros. https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/biodiversidade/unidade-de-conservacao/unidades-de-biomas/cerrado/lista-de-ucs/parna-da-chapada-dos-veadeiros/arquivos/Plano_de_Manejo_9730998_PM_VERSAO_FINAL_PNCV_2021_10_01_versao_final_pos_portaria.pdf. Accessed 31 Mar 2025

Ferreira, F. G., Machado, E. L. M., de Melo e Silva-Neto, C., Silva, M. C., Medeiros, M. M., Gonzaga, A. P. D., ... & Fagg, J. M. F. (2017). Diversity and indicator species in the Cerrado biome, Brazil. *Australian Journal of Crop Science*, 11(8), 1042-1050.

IPBES (2018) The IPBES assessment report on land degradation and restoration. Montanarella, L., Scholes, R., and Brainich, A. (eds.). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services

Johan, P. D., Ahmed, O. H., Omar, L., & Hasbullah, N. A. (2021) Phosphorus transformation in soils following co-application of charcoal and wood ash. *Agronomy*, 11(10), 2010

Jordan, N. R., Larson, D. L., & Huerd, S. C. (2008). Soil modification by invasive plants: effects on native and invasive species of mixed-grass prairies. *Biological Invasions*, 10(2), 177-190.

Klink, C. A., Sato, M. N., Cordeiro, G. G., & Ramos, M. I. M. (2020). The role of vegetation on the dynamics of water and fire in the cerrado ecosystems: Implications for management and conservation. *Plants*, 9(12), 1803.

Knapp, S. (2019). The link between diversity, ecosystem functions, and ecosystem services. In *Atlas of Ecosystem Services: Drivers, Risks, and Societal Responses* (pp. 13-15). Cham: Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-96229-0_3

Lambers, H., Shane, M. W., Cramer, M. D., Pearse, S. J., & Veneklaas, E. J. (2006). Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. *Annals of botany*, 98(4), 693-713.

Lambers, H., Clode, P. L., Hawkins, H. J., Laliberté, E., Oliveira, R. S., Reddell, P., ... & Weston, P. (2015). Metabolic adaptations of the non-mycotrophic Proteaceae to soils with low phosphorus availability. *Annual Plant Reviews Volume 48: Phosphorus Metabolism in Plants*, 48, 289-335.

Lambers, H. (2022). Phosphorus acquisition and utilization in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 73(1), 17-42.

Lamont, B. B. (2003). Structure, ecology and physiology of root clusters—a review. *Plant and Soil*, 248(1), 1-19.

Lannes, L. S., Bustamante, M. M., Edwards, P. J., & Olde Venterink, H. (2016). Native and alien herbaceous plants in the Brazilian Cerrado are (co-) limited by different nutrients. *Plant and Soil*, 400(1), 231-243.

Lannes, L. S., Karrer, S., Teodoro, D. A., Bustamante, M. M., Edwards, P. J., & Olde Venterink, H. (2020). Species richness both impedes and promotes alien plant invasions in the Brazilian Cerrado. *Scientific reports*, 10(1), 11365. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68412-5>

Laughlin, D. C. (2014). Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology letters*, 17(7), 771-784.

Lenth R (2025). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.11.2-00001, <https://rvlenth.github.io/emmeans/>.

Lepsch, I. F. (2016). *Formação e conservação dos solos*. Oficina de textos.

Li, M., Osaki, M., Madhusudana Rao, I., & Tadano, T. (1997). Secretion of phytase from the roots of several plant species under phosphorus-deficient conditions. *Plant and soil*, 195(1), 161-169.

Lira-Martins, D., Nascimento, D. L., Abrahão, A., de Britto Costa, P., D'Angioli, A. M., Valezio, E., ... & Oliveira, R. S. (2022). Soil properties and geomorphic processes influence vegetation composition, structure, and function in the Cerrado Domain. *Plant and Soil*, 476(1), 549-588. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05517-y>

Lira-Martins, D., Xavier, R. O., Mazzochini, G. G., Verona, L. S., Andreuccetti, T., Martins, E. S., ... & Oliveira, R. S. (2025). Soil acidification controls invasive plant species in the restoration of degraded Cerrado grasslands. *Restoration Ecology*, 33(1), e14294.

Lopes, A. S. (1989). *Manual de fertilidade do solo* (p. 153). São Paulo: ANDA/POTAFOS.

Louw-Gaume, A. E., Schweizer, N., Rao, I. M., Gaume, A. J., & Frossard, E. (2017). Temporal differences in plant growth and root exudation of two *Brachiaria* grasses in response to low phosphorus supply. *Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales*, 5(3), 103-116.

MapBiomias. (2025) Destaques do mapeamento anual de cobertura e uso da terra - Bioma Cerrado - MapBiomias Brasil Coleção 9 (1985-2023), MapBiomias Data, V1; Factsheet-Cerrado_C9_17.09.24_FG-e-AG_v3.pdf.

<https://doi.org/10.58053/MapBiomias/K8GSYM>

Margalef, O., Sardans, J., Fernández-Martínez, M., Molowny-Horas, R., Janssens, I. A., Ciais, P., ... & Penuelas, J. (2017). Global patterns of phosphatase activity in natural soils. *Scientific reports*, 7(1), 1337.

Mazzochini, G. G., Lira-Martins, D., de Barros, F. V., Oliveira, A. C. C., Xavier, R. O., Furtado, M. N., Verona, L. S., Viani, R. A. G., Rowland, L., & Oliveira, R. S. (2023). Effects of grass functional diversity on invasion success by exotic grasses in Cerrado grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 00, 1–10. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14561>

Mendes, I. D. C., & Dos Reis Júnior, F. B. (2003). Microrganismos e disponibilidade de fósforo (P) nos solos: uma análise crítica. Série Documentos n° 85, Embrapa Cerrados.

Muindi, E. D. M. (2019). Understanding soil phosphorus. *International Journal of Plant & Soil Science*, 31(2), 1-18.

Murphy, J. A. M. E. S., & Riley, J. P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica chimica acta*, 27, 31-36.

Nunes, F. N., Cantarutti, R. B., Novais, R. F., Silva, I. R. D., Tótola, M. R., & Ribeiro, B. N. (2008). Atividade de fosfatases em gramíneas forrageiras em resposta à disponibilidade de fósforo no solo e à altura de corte das plantas. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 32, 1899-1909.

Parr, C. L., Lehmann, C. E., Bond, W. J., Hoffmann, W. A., & Andersen, A. N. (2014). Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in ecology & evolution*, 29(4), 205-213.

Pellegrini, A. F. (2016). Nutrient limitation in tropical savannas across multiple scales and mechanisms. *Ecology*, 97(2), 313-324.

Pellizzaro, K. F., Cordeiro, A. O., Alves, M., Motta, C. P., Rezende, G. M., Silva, R. R., ... & Schmidt, I. B. (2017). "Cerrado" restoration by direct seeding: field establishment and initial growth of 75 trees, shrubs and grass species. *Brazilian Journal of Botany*, 40(3), 681-693.

Penn, C. J., & Camberato, J. J. (2019). A critical review on soil chemical processes that control how soil pH affects phosphorus availability to plants. *Agriculture*, 9(6), 120.

Perry, L. G., Blumenthal, D. M., Monaco, T. A., Paschke, M. W., & Redente, E. F. (2010). Immobilizing nitrogen to control plant invasion. *Oecologia*, 163(1), 13-24. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1580-x>

Pivello, V. R., Shida, C. N., & Meirelles, S. T. (1999). Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity & Conservation*, 8(9), 1281-1294.

Rao, C.S., Grover, M., Kundu, S., Desai, S. (2017) Soil Enzymes. Encyclopedia of Soil Science, 3rd Edition. DOI: 10.1081/E-ESS3-120052906

Raupp, P., Carrillo, Y., & Nielsen, U. N. (2024). Soil health to enhance ecological restoration and conservation. *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*, 3(4), e70022. <https://doi.org/10.1002/sae2.70022>

R Core Team. (2024) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Rheinheimer, D. D., Somavilla, A., Oliveira, L. D., & Tiecher, T. (2020). Ciclo biogeoquímico do fósforo, diagnóstico de disponibilidade e adubação fosfatada. *Porto Alegre: Autores*.

Righi, D., & Meunier, A. (1995). Origin of clays by rock weathering and soil formation. In *Origin and mineralogy of clays: clays and the environment* (pp. 43-161). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-12648-6_3

Ribeiro, J.F.; Walter, B.M.T. (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P.; RIBEIRO, J.F. (eds). Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Informação Tecnológica, 151-212.

Salmona, Y. B., Matricardi, E. A. T., Skole, D. L., Silva, J. F. A., Coelho Filho, O. D. A., Pedlowski, M. A., ... & Souza, S. A. D. (2023). A worrying future for river flows in the Brazilian Cerrado provoked by land use and climate changes. *Sustainability*, 15(5), 4251.

Sampaio, A. B., Vieira, D. L., Holl, K. D., Pellizzaro, K. F., Alves, M., Coutinho, A. G., ... & Schmidt, I. B. (2019). Lessons on direct seeding to restore Neotropical savanna. *Ecological Engineering*, 138, 148-154.

SCHULZE, E., *et al.* (2019) Plant ecology. Springer Science & Business Media.

Silva-Coelho, A. (2022) Combination of techniques to control invasive grasses and restore Brazilian savannah - steps to achieve large-scale restoration [Master's dissertation, Universidade de Brasília]. Repositório Institucional da UnB. <http://repositorio.unb.br/handle/10482/43566>

SILVA, L.L. e. (2025) Ecologia vegetal e ciência agrícola em face à intensificação sustentável da agricultura: atividade de fosfatase ácida e consórcios na produção de milho no Cerrado [Doctoral thesis, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"]. Repositório Institucional UNESP. <https://hdl.handle.net/11449/310350>

Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1995). Biometry: the principles and practice of statistics in biological research.

Stewart, B.A. (Eds) (1991) *Advances in Soil Science* (1st ed.), 16. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3144-8>

Ström, L., Owen, A. G., Godbold, D. L., & Jones, D. L. (2002). Organic acid mediated P mobilization in the rhizosphere and uptake by maize roots. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(5), 703-710.

Tabatabai, M. A., & Bremner, J. M. (1969). Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil biology and biochemistry*, 1(4), 301-307. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(69\)90012-1](https://doi.org/10.1016/0038-0717(69)90012-1)

Tan, K. H. (2010). *Principles of soil chemistry*. CRC press.

Tang, D., Yan, L., Fisher, J. L., Kang, H., Dallongeville, P., Wasaki, J., ... & Lambers, H. (2025). Why are some invasive plant species so successful in nutrient-impoverished habitats in south-western Australia: A perspective based on their phosphorus-acquisition strategies. *Functional Ecology*, 39(2), 635-652. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14726>

Teixeira, P. C., Donagemma, G. K., Fontana, A., & Teixeira, W. G. (2017). Manual de métodos de análise de solo. Embrapa. <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1085209>

Teodoro, G. S., Lambers, H., Nascimento, D. L., de Britto Costa, P., Flores-Borges, D. N., Abrahão, A., ... & Oliveira, R. S. (2019). Specialized roots of Velloziaceae weather quartzite rock while mobilizing phosphorus using carboxylates. *Functional Ecology*, 33(5), 762-773. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13324>

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO (USP). Seção de materiais didáticos do IGc-USP. <https://didatico.igc.usp.br/rochas/metamorficas/quartzito/>. Accessed: 20 Jul 2025

Vance, E.D., Brookes, P. C., Jenkinson, D.S. (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, v.19, n.6, p.703-707

Veldman, J. W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G. W., Le Stradic, S., Mahy, G., ... & Bond, W. J. (2015). Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(3), 154-162

- Weidlich, E. W., Flórido, F. G., Sorrini, T. B., & Brancalion, P. H. (2020). Controlling invasive plant species in ecological restoration: A global review. *Journal of Applied Ecology*, 57(9), 1806-1817. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13656>
- Wiederhecker, A., Ferreira, M. C., Rodrigues, S. B., Sampaio, A. B., Schmidt, I. B., Ribeiro, J. F., ... & Vieira, D. L. M. (2024). Ten years of directing seeding restoration in the Brazilian savanna: Lessons learned and the way forward. *Journal of Environmental Management*, 365, 121576. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.121576>.
- Zemunik, G., Lambers, H., Turner, B. L., Laliberté, E., & Oliveira, R. S. (2018). High abundance of non-mycorrhizal plant species in severely phosphorus-impooverished Brazilian campos rupestres. *Plant and Soil*, 424(1), 255-271.
- Zhao, Y., Liu, Z., & Wu, J. (2020). Grassland ecosystem services: a systematic review of research advances and future directions. *Landscape Ecology*, 35(4), 793-814.