

ASPECTOS FISIOLÓGICOS E CARACTERIZAÇÃO DA TOXIDEZ DE ÁCIDOS ORGÂNICOS VOLÁTEIS EM PLANTAS

PHYSIOLOGICAL ASPECTS AND CHARACTERIZATION OF VOLATILE ORGANIC ACIDS TOXICITY ON PLANTS

Flávio Anastácio de Oliveira Camargo¹ Everaldo Zonta²
Gabriel de Araújo Santos² Roberto Oscar Pereyra Rossiello²

- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA -

RESUMO

O manejo de resíduos orgânicos sob condições anaeróbias pode, durante a fase inicial do processo metabólico, levar à formação de ácidos orgânicos voláteis (C₁-C₄), cuja atividade fitotóxica determina perdas substanciais à produção vegetal. A caracterização da fitoxidez desses ácidos foi o objetivo da presente revisão. O tipo e quantidade dos ácidos produzidos durante o processo dependem, basicamente, da quantidade e qualidade do resíduo adicionado, sendo a fitoxidez diretamente relacionada ao comprimento da cadeia de carbonos e concentração dos ácidos e ao pH do meio em que se encontram. Os principais efeitos estão associados à inibição da germinação e da expansão radicular, como resultado de lesões causadas ao tecido meristemático da radícula ou de limitações à respiração, conduzindo à inibição da divisão celular.

Palavras-chave: fitotoxidez, pH, decomposição anaeróbia, matéria orgânica.

SUMMARY

Volatile organic acids (C₁-C₄) can be build up during the first stages of metabolic process under anaerobic conditions of organic residues management. The phytotoxicity can leads to significant losses of crop production. The phytotoxicity of this acids was the aim of this revision. The type and amount of acids produced during the process are basically dependent on the amount and quality of the residue and the phytotoxicity is directly related to the length of C compounds, to the acid concentration, and to the soil solution pH. The main effects, as germination inhibition and root expansion, are related to damaged root meristematic tissue or respiration inhibition and consequently leading to inhibition of cell division.

Key words: phytotoxicity, pH, anaerobic decomposition, organic matter.

INTRODUÇÃO

A incorporação de resíduos culturais ao solo antes de um novo plantio sofre potencialmente a desvantagem de que produtos fitotóxicos, oriundos do metabolismo do material orgânico incorporado, possam exercer efeitos negativos, limitando a germinação e o estabelecimento das plântulas (CAMARGO, 1992). Em condições anaeróbias, o problema é mais agravante, dada a baixa eficiência metabólica microbiana na conversão do carbono adicionado, levando a acumulação de compostos que afetam, de forma irreversível, a produtividade final das culturas estabelecidas nesse sistema (CAMARGO *et al.*, 1995a; BRANCHER *et al.*, 1996a).

Dos numerosos compostos formados pelo metabolismo anaeróbio, destacam-se os ácidos orgânicos, especialmente os ácidos alifáticos de cadeia curta, como o fórmico, o acético, o propiônico e o butírico (STEVENSON, 1967), que ocorrem, usualmente, na faixa de concentração de 0,1 a 10mmol L⁻¹. Dada a sua volatilidade, possuem curta vida média na solução, porém, são produzidos de forma contínua pela reciclagem microbiana

¹Professor do Departamento de Solos, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, CP 776, 90001-970, Porto Alegre, RS. Autor para correspondência. E-mail: fcamargo@vortex.ufrgs.br.

²Professor do Departamento de Solos, Instituto de Agronomia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Antiga rodovia Rio/SP, km 47, 23840-970, Itaguaí, RJ.

(SPOSITO, 1989). O tipo e a quantidade dos ácidos produzidos durante o processo, dependem, basicamente, da quantidade e qualidade do resíduo orgânico adicionado, da característica fermentativa da microbiota e das condições predominantes no solo (CAMARGO *et al.*, 1993a). A acumulação desses ácidos no solo afeta diretamente algumas culturas, principalmente pela inibição da respiração (ROBSON & TAYLOR, 1974), levando à diminuição no alongamento radicular (CAMARGO *et al.*, 1993b) e na absorção de nutrientes (RAO & MIKKELSEN, 1976, 1977ab; CAMARGO *et al.*, 1995b).

A fitoxidez dos ácidos orgânicos é dependente do pH. Em solos alagados, o pH tende à neutralidade após as primeiras semanas de submergência (CAMARGO *et al.*, 1999), onde deve predominar a forma não dissociada deles, a qual é considerada inofensiva às plantas (HARPER & LYNCH, 1981). Esse raciocínio está correto em relação à massa global do solo livre de raízes, porém, negligencia a situação real na rizosfera radicular. Com efeito, sendo NH_4^+ a forma de N predominante nesses solos, a sua absorção radicular causa um desbalanço de cátions em relação aos ânions absorvidos, o que é compensado pela extrusão ativa de H^+ , causando gradientes marcantes de acidez entre a rizosfera e a massa do solo livre das raízes, tal como mostrado em arroz, milho e outras culturas (FERNANDES *et al.*, 1981; FERNANDES & ROSSIELLO, 1986). Dessa forma, o valor do pH no espaço livre radicular pode ser 1 a 2 unidades menor do que na massa de solo (HARPER & LYNCH, 1981; FERNANDES & ROSSIELLO, 1986). Essa variação de pH pode ser responsável pela fitoxidez decorrente da presença de ácidos orgânicos em solos com pH neutro, cultivados com arroz (CHANDRASEKARAN & YOSHIDA, 1973).

A necessidade de estudos a respeito do comportamento e efeito dos metabólitos produzidos pela decomposição anaeróbia de material orgânico é verificada pela deficiente bibliografia existente, bem como pela ausência de informações a respeito do manejo da toxidez sob tais condições. Desse modo, procurou-se, no presente trabalho, abordar aspectos relacionados à ocorrência e distribuição de ácidos orgânicos voláteis no solo e as implicações fisiológicas da fitoxidez desses metabólitos.

Ocorrência e distribuição de ácidos orgânicos voláteis

A matéria orgânica do solo origina-se da deterioração de organismos vivendo em, ou, no solo, e de uma variedade de compostos derivados desses

organismos, bem como da adição de resíduos de origem vegetal e animal. Na fase orgânica do solo, tem sido isolado e identificado numerosos compostos (FLAIG, 1971; STEVENSON, 1994), que podem em uma aproximação mais grosseira, ser classificados em humificados e não humificados. Os compostos humificados são produzidos durante o processo de decomposição dos constituintes não humificados, e consistem de um grupo de compostos complexos e estáveis como ácido fúlvico e ácido húmico e os derivados do ácido benzóico. A formação deste último composto processa-se durante a degradação oxidativa dos compostos húmicos. As substâncias não humificadas podem ser liberadas pela decomposição do tecido animal, vegetal ou microbiano em suas formas originais ou ligeiramente modificadas. Essas formas incluem carboidratos, aminoácidos, pigmentos, hormônios e uma variedade de ácidos orgânicos. Estes últimos podem estender-se desde simples ácidos alifáticos até complexos aromáticos e heterocíclicos (TAN, 1986).

Ácidos orgânicos voláteis alifáticos monocarboxílicos de cadeia curta e baixo peso molecular tais como fórmico, acético, propiônico e butírico (C_1 a C_4) são os principais produtos da decomposição anaeróbia da matéria orgânica (Tabela 1). Entre esses ácidos, o acético é geralmente o principal ácido orgânico formado no processo. LYNCH (1976) verificou que o ácido acético era responsável por 63% da composição dos ácidos orgânicos produzidos na decomposição de celulose por microrganismos anaeróbios termofílicos. De modo geral, materiais orgânicos de fácil decomposição produzem maiores quantidades de ácidos do que materiais mais resistentes (TAKAI *et al.*, 1963; HARPER & LYNCH, 1981).

A palha de arroz é um material orgânico comumente adicionado ao solo pela colheita, sendo mais resistente à decomposição do que esterco e materiais mais concentrados em carboidratos. Em solos inundados, há indicações, quando da presença de palha, de produção de ácido acético significativamente mais elevada do que ácido butírico (Tabela 1). Observa-se, na tabela 1, que o pico máximo de produção desses metabólitos ocorre em torno da segunda semana após a incorporação da palha e, em menos de uma semana, para materiais mais facilmente decomponíveis.

Sintomas relacionados à toxidez

Na cultura do arroz, após aplicação de $56\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ de palha e esterco foi verificada uma elevada percentagem de esterilidade na panícula, manifestando os sintomas visíveis da doença "bico de papagaio" (BRANCHER *et al.*, 1996a). Essa deno-

Tabela 1 - Distribuição de ácidos orgânicos voláteis após a incorporação de materiais orgânicos no solo.

Tipo	Quantidade	Ácidos orgânicos voláteis					Referências
		Acético	Propiônico	Butírico	Outros	Total	
	- mg/kg -	----- mmol.kg ⁻¹ -----					
<i>Astragalus sinicus</i>	30	9,4 (7)			3,9 (4)	12,7 (7)	TAKIJIMA & SAKUMA (1961)
<i>Astragalus sinicus</i>	35	8,9 (14)			1,0 (14)	11,1 (14)	" "
<i>Astragalus sinicus</i>	52	16,0 (7)			1,5 (14)	20,6 (7)	" "
<i>Astragalus sinicus</i>	69	29,0 (4)			3,1 (7)	36,0 (4)	" "
Palha de arroz	100	14,0 (14)	1,3 (28)	4,8 (3)		16,2 (14)	GOTO & ONIKURA (1967)
Palha de trigo	100	9,2 (14)			1,3 (14)	10,5 (14)	" "
Capim italiano	100	5,9 (14)			0,3 (14)	6,3 (14)	" "
Composto	100	0,6 (14)			0,1 (14)	0,8 (14)	" "
Folha de Sesbania	2500	43,8 (5)	1,3 (5)	4,8 (3)			CHANDRASEKARAM & YOSHIDA (1973)
Palha de arroz	5000	13,3 (14)	3,8 (21)				RAO & MIKKESEN (1976)
Resíduos culturais	22400	10,0 (3)	2,0 (3)	0,6 (3)			FU & TABATABAI (1988)
Palha de trigo	10000	14,45 (14)	1,56 (14)	0,1 (14)			PAUL & BEAUCHAMP (1989)
Palha de arroz	20000					36,4 (14)	SHARMA <i>et al.</i> (1989)
Palha de arroz	2500					5,4 (1)	CAMARGO <i>et al.</i> (1993b)
Palha de arroz	5000					7,5 (7)	" "
Palha de arroz	10000					8,0 (1)	" "
Palha de arroz	20000					14,7 (1)	" "
Gramma de Ponta	10000	1,0 (28)			0,8 (28)	1,8 (28)	BAZIMAKENGA <i>et al.</i> (1995)
Azevém	5000	33,3 (28)	5,7 (28)	5,4 (28)	0,8 (28)	45,2 (28)	SOUZA <i>et al.</i> (2000)

Os números entre parênteses indicam os dias após a inundação, no qual foram feitas as determinações analíticas.

minação é dada em função das características morfológicas do grão atacado, ou seja, a lema cresce mais do que a palea e curva-se sobre esta, dando a forma de um bico (PEDROSO, 1985). Os sintomas se manifestam também sobre a rizosfera que apresenta um maior volume de raízes grosseiras, com algumas ramificações e pouco pelos radiculares e sobre a planta, que tende a emitir ramificações a partir dos nós inferiores, que por definição seriam perfilhos axiais (BRANCHER *et al.*, 1996a). Essa doença foi descrita como resultante de um múltiplo estresse nutricional causado, em última análise, por excessos de material orgânico em decomposição sob condições anaeróbias.

BABA *et al.* (1965) observaram a ocorrência de doença similar no Japão, ou seja, uma extrema esterilidade nas flores, chamada "hideri-aodachi" e com a mesma deformação de espiguetas descrita anteriormente. Sintomas e manejo semelhantes são também descritos para a doença fisiológica "straighthead" (BABA *et al.*, 1965). "Straighthead" é o sintoma de uma condição fisiológica que pode ser devido a várias causas. Sob vários nomes, ela ocorre em vários países e algumas vezes conduz a perdas significativas da produção de arroz. Além dos sintomas relacionados, a ausência do pistilo das flores afetadas, o que conduz à esterilidade, as folhas e caules apresentam coloração

verde escura e consistência rígida, sendo em alguns casos extremos, toda a planta afetada com várias anormalidades nas folhas e órgãos sexuais (BRANCHER *et al.*, 1996a).

A causa exata dessa doença é desconhecida, mas acredita-se que as desordens relacionadas podem estar associadas a condições desfavoráveis do solo, agravadas pelo alagamento contínuo. Nesse sistema, as doenças fisiológicas mais comuns que atacam a cultura do arroz são atribuídas à formação de ácidos orgânicos voláteis, ácido sulfídrico e altas concentrações de ferro reduzido (BRANCHER *et al.*, 1996b), pois quando as raízes são expostas a essas toxinas, elas são danificadas e suas funções fisiológicas obstruídas (TAKIJIMA, 1965). Entretanto, existem situações em que se verificam a presença de microsítios anaeróbios em ambiente aeróbio que podem levar à manifestação da toxidez de ácidos orgânicos em outras culturas que não o arroz, principalmente em situações de adição de resíduos ao solo, como no caso do plantio direto na palha que acumula, geralmente, uma maior umidade (CHOU & YOUNG, 1975; LYNCH, 1976; TANG & WAISS, 1978).

Em termos práticos, os prejuízos relacionados à toxidez de ácidos orgânicos estão associados à presença de material orgânico decompondo-se em condições de anaerobiose. Assim, é possível verifi-

car citações a respeito de diminuições no número de perfilhos de arroz irrigado (ANSUS & REIS, 1979), altura das plantas, número de perfilhos e de panículas (GOTO & ONIKURA, 1971) e do rendimento de grãos e de palhada (CAMARGO *et al.*, 1995a). Como a maior produção de ácidos ocorre na fase inicial do plantio, os efeitos descritos podem estar mais intimamente relacionados à fase de germinação de sementes, como o caso da cevada que apresentou uma inibição pelo ácido acético de 77% da germinação (LYNCH, 1980) do trigo (22% de germinação quando se testou o ácido acético, e nenhuma semente germinada quando se testaram os ácidos propiônico e butírico), do milho (56% de germinação quando se testou o ácido butírico) e da cevada (35% de germinação quando se testou o ácido propiônico e 12% quando se testou o ácido butírico) (KROGMEIER & BREMNER, 1990). Na fase subsequente de plântula, verifica-se um número maior de referências a respeito do efeito negativo de ácidos orgânicos sobre o alongamento radicular da cultura do arroz (TAKIJIMA, 1964; RAO & MIKKELSEN, 1977a; RAO & MIKKELSEN, 1977b; CAMARGO *et al.*, 1993b) da cevada (LYNCH, 1978; LYNCH, 1980; KROGMEIER & BREMNER, 1990), do trigo (LYNCH, 1978; TANG & WAISS, 1978; WALLACE & ELLIOTT, 1979; LYNCH, 1980; WALLACE & WHITEHEAD, 1980; KROGMEIER & BREMNER, 1990), do milho (LYNCH, 1980; KROGMEIER & BREMNER, 1990), da aveia (LYNCH, 1978) e do trevo (LYNCH, 1980). A maioria desses autores relatam, ainda, o efeito desses ácidos sobre o peso e altura de plântulas, bem como sobre a produção de matéria seca de raízes. Além desses parâmetros, o comprimento e área radicular foram citados, em termos de redução relativa, como os mais afetados (60 e 66%, respectivamente) pelos ácidos acético e butírico (CAMARGO *et al.*, 1993b). Esses autores observaram, ainda, que os efeitos acentuados do ácido butírico sobre a área radicular total permitem supor que esse parâmetro seja de maior relevância para avaliação da fitoxidez de ácidos de maior comprimento de cadeia.

Esses ácidos interferem, entre outros efeitos, na absorção de nutrientes, principalmente, na cultura do arroz irrigado (CAMARGO *et al.*, 1993b). TAKIJIMA *et al.* (1960) observaram que concentrações acima de 1mmol L^{-1} de ácido acético reduziram a absorção de P, K e Si dessa cultura. A redução nos teores de K foi significativa em presença de ácido butírico e acima de 40mmol L^{-1} de ácido acético (TANAKA & NAVASERO, 1967). Esse efeito deletério foi verificado na faixa de 0,0 a $0,2\text{mmol L}^{-1}$ de ácido butírico, reduzindo a absorção

de K, P, NH_4 , Mn, Mg e Ca, de forma mais acentuada que outros inibidores estudados (MITSUI *et al.*, 1954). Em geral, ácidos alifáticos monocarboxílicos de baixo peso molecular inibem a absorção de nutrientes, principalmente K, P, Ca, Mn, Mg e Si (MITSUI, 1960; BABA *et al.*, 1965).

Aspectos fisiológicos da toxidez

A fitoxidez de ácidos orgânicos voláteis está diretamente relacionada ao tipo e concentração de ácido e ao pH da solução em que se encontram (RAO & MIKKELSEN, 1977b; LYNCH, 1980; CAMARGO *et al.*, 1993b). Esses autores verificaram que o alongamento radicular era o principal indicador dos efeitos inibidores provocados pelos ácidos orgânicos, e que aumentam a sua fitoxidez conforme aumentam a concentração e o comprimento da cadeia de carbono (Figura 1). Observaram, ainda, que a redução do tamanho do sistema radicular foi acompanhada pela inibição da iniciação de novas raízes.

Como mencionado anteriormente, a fitoxidez dos ácidos é dependente do pH. Considerando-se a constante de dissociação (pK) do ácido acético, verifica-se que a pH 4,0, sua não-dissociação é de 85%, enquanto que a pH 6,5, 95%

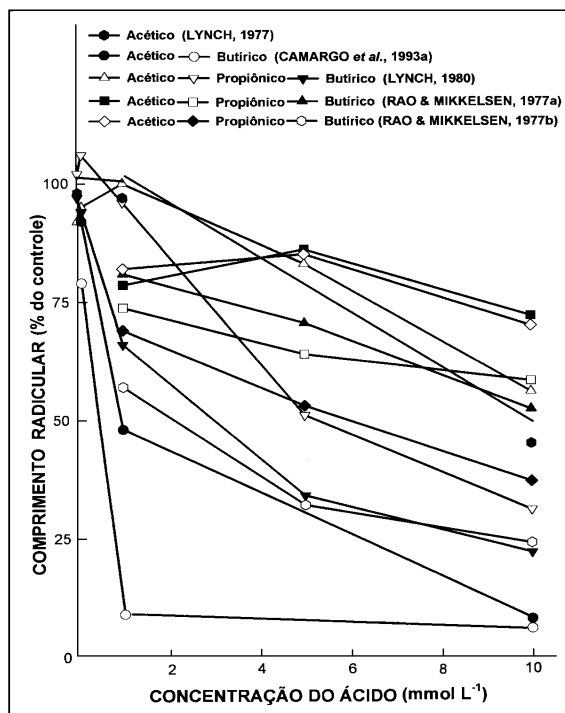


Figura 1 – Efeito de ácidos orgânicos voláteis sobre a expansão radicular de plântulas cultivadas em solução nutritiva.

do mesmo encontra-se como acetato (LYNCH, 1980). Portanto, o decréscimo do pH, levando ao aumento da forma não dissociada, determina um aumento da lipossolubilidade dos ácidos, nos componentes lipídicos da membrana, aumentando nela a permeabilidade, ou, de outra forma, diminuindo o seu coeficiente de reflexão (TANAKA & NAVASERO, 1967). Poderia ser esperado, por essas razões, que um valor baixo de pH resultasse mais fitotóxico como mostra a figura 2. MOLONEY *et al.* (1981) estudaram a resposta de segmentos apicais de raízes de milho em termos de porcentagem de extensão, quando expostas a soluções-tampão (fosfato-citrato, $10^{-3} \text{ mol L}^{-1}$) ajustadas a valores de pH entre 3 e 8. Esses autores observaram que houve estimulação máxima entre pH 4 e 5, com a porcentagem de extensão caindo rapidamente fora desses limites. No presente caso, tal tendência não se verifica, pois existe uma relação linear claramente expressa entre o comprimento radicular e pH (Figura 2). O mesmo tipo de relação foi obtida ao se considerar o comprimento da parte aérea.

De modo geral, esses efeitos podem ser o resultado de lesões causadas ao tecido meristemático

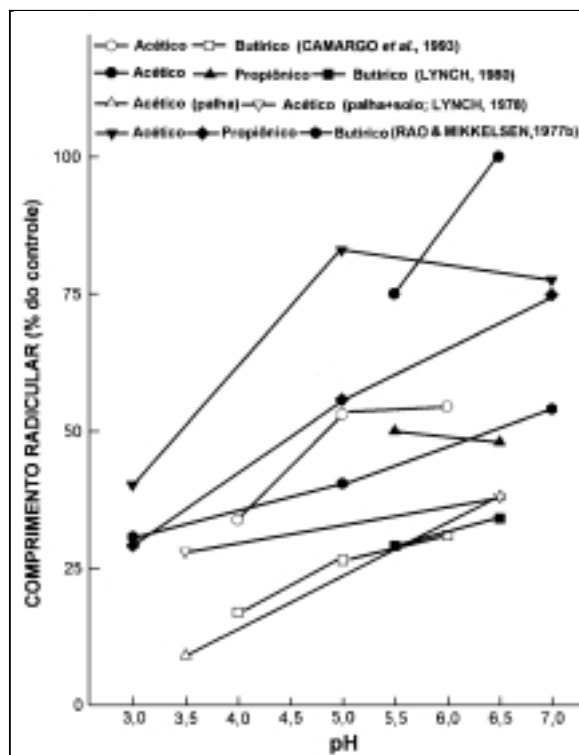


Figura 2 – Efeito de níveis de pH sobre a expansão radicular de plântulas cultivadas em solução nutritiva, na presença de ácidos orgânicos voláteis.

da radícula (CHOU & PATRICK, 1976) ou de inibição à respiração (ROBSON & TAYLOR, 1974), o que deve resultar em inibição da divisão celular. Por outro lado, essas fitoxinas são inibidores marcantes de funções mitocondriais, incluindo o desacoplamento da fosforilação oxidativa, assim como do transporte de metabólitos e de enzimas glicolíticas solúveis no citossol, e as ligadas a endomembranas, como as responsáveis pela síntese de polissacarídeos e a ATPase (RADAMOS *et al.*, 1976; WOJTCZACK, 1976; MORRÉ & MOLENHAUER, 1976; CHAN & HIGGINS, 1978).

LEE (1977) verificou que ácidos orgânicos causaram o efluxo de íons inorgânicos e material orgânico para o meio externo, o que implica a daniificação da integridade da plasmalema. O efeito combinado desses processos inibitórios deve conduzir a uma marcada redução do acúmulo vacuolar de solutos necessários ao influxo osmótico de água, responsável pela manutenção de turgescência positiva nas células. Geração de energia metabólica e funcionalidade da ATPase ligada à membrana celular são pré-requisitos para esse processo (FERNANDES & ROSSIELLO, 1986). A perda de turgescência subsequente interrompe, então, o estímulo básico à extensão da parede celular, e bloqueia os mecanismos de biossíntese responsáveis pela deposição de novo material estrutural na parede (TAIZ, 1984).

CONCLUSÕES

Produtos intermediários da decomposição do material orgânico do solo podem acumular-se no solo e afetar negativamente o desenvolvimento de plantas. Em condições anaeróbicas, os problemas são mais agravantes devido à acumulação de ácidos orgânicos voláteis alifáticos, monocarboxílicos e de cadeia curta. O efeito fitotóxico é dependente do comprimento da cadeia de carbonos e concentração desses ácidos, bem como, do pH da solução em que se encontram. O sistema radicular, na fase inicial do crescimento vegetal, é a estrutura mais afetada, principalmente, o alongamento e a emissão de pêlos radiculares. Esses sintomas estão associados à inibição à respiração, com conseqüente inibição da divisão celular.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANSUS, A.A.J., REYS, P.L. The effect of rice straw on the growth, Tiller production, and yield of transplanted rice. *Araneta Research Journal*, Bangladesh, v.26, n.1/2, p.28-46, 1979.
- BABA, I., INADA, K., TAKIJIMA, K. Mineral nutrition and the occurrence of physiological disease. In: IRRI. *The mineral nutrition of rice plant*. Baltimore: The John Hopkins, 1965. Cap.12, p.173-195.

- BAZIRAMAKENGA, R., SIMARD, R.R., LEROUX, G.D. Determination of organic acids in soil extracts by ion chromatography. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.27, 349-356, 1995.
- BRANCHER, A., CAMARGO, F.A.O., SANTOS, G.A. Occurrence of physiological disease in flooded rice fields. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.26, n.1, p.149-151, 1996a.
- BRANCHER, A., CAMARGO, F.A.O., SANTOS, G.A. Efeito da adubação orgânica, mineral e calagem no acúmulo de ferro pelo arroz irrigado. **Pesquisa Agropecuária Gaúcha**, Porto Alegre, v.2, n.1, p.101-106, 1996b.
- CAMARGO, F.A.O. **Caracterização da ação fitotóxica de ácidos orgânicos voláteis sobre a cultura do arroz**. Itaguaí - RS, 1992. 126p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Curso de Pós-graduação em Agronomia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 1992.
- CAMARGO, F.A.O., SANTOS, G.A., ROSSIELLO, R.O.P., *et al.* Produção de ácidos orgânicos voláteis pela planta de arroz sob condições anaeróbias. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v.17, n.3, p.337-342, 1993a.
- CAMARGO, F.A.O., SANTOS, G.A., ROSSIELLO, R.O.P. Efeito dos ácidos acético e butírico sobre o crescimento de plântulas de arroz. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.28, n.9, p.1011-1018, 1993b.
- CAMARGO, F.A.O., SANTOS, G.A., ROSSIELLO, R.O.P., *et al.* Incorporação de palha de arroz em um gleissolo e efeitos no rendimento da cultura do arroz irrigado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.30, n.7, p.983-987, 1995a.
- CAMARGO, F.A.O., SANTOS, G.A., ROSSIELLO, R.O.P., *et al.* Acúmulo de nutrientes pelo arroz influenciado pela incorporação de palha em gleissolo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v.19, n.2, p.243-247, 1995b.
- CAMARGO, F.A.O., SANTOS, G.A., ZONTA, E. Alterações eletro-química em solos inundados. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.29, n.1, p.171-180, 1999.
- CHAN, S.H.P., HIGGINS, E. Uncoupling activity of endogenous free fatty acids in rat liver mitochondria. **Canadian Journal of Biochemistry**, Ottawa, v.56, p.111-116, 1978.
- CHANDRASEKARAN, S., YOSHIDA, T. Effect of organic acid transformation in submerged soil on the growth of the rice plant. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v.19, p.39-45, 1973.
- CHOU, C.H., PATRICK, Z.A. Identification and phytotoxic activity of compounds produced during decomposition of corn and rye residues in soil. **Journal of Chemistry and Ecology**, New York, v.2, n.3, p.369-383, 1976.
- CHOU, C.H., YOUNG, C.C. Phytotoxic substances in twelve subtropical grasses. **Journal of Chemistry and Ecology**, New York, v.1, n.2, p. 183-193, 1975.
- FLAIG, W. Organic compounds in soil. **Soil Science**, Baltimore, v.111, p.19-33, 1971.
- FERNANDES, M.S., DIDONET, H.R., ROSSIELLO, R.O.P. Resposta de quatro cultivares de arroz à aplicação de nitrogênio amoniacal com um inibidor de nitrificação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.16, n.3, p.303-311, 1981.
- FERNANDES, M.S., ROSSIELLO, R.O.P. Aspectos do metabolismo e utilização do nitrogênio em gramíneas tropicais. In: MATTOS, H.B., WERNER, I.C., YAMADA, *et al.* (eds). **Calagem e adubação de pastagens**. [S.I]: Assoc. Bras. Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1986. p.93-123.
- FU, M.H., TABATABAI, M.A. Determination of organic acids in soils by high performance liquid chromatography. **Agronomy Abstracts**, New York, p.197, 1988.
- GOTOH, S., ONIKURA, Y. Organic acid in paddy soil. I. The production of organic acids in waterlogged soil in the presence of organic mater under laboratory condition. **Bulletin of Kyushu Agricultural Experimental Station**, Fukuoka, v.12, 235-249, 1967.
- GOTOH, S., ONIKURA, Y. Organic acids in flooded soil receiving added rice straw and their effect on the growth of rice. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v.17, n.1, p.1-8, 1971.
- HARPER, S.H.T., LYNCH, J.M. The chemical components and decomposition of wheat straw leaves, internodes and nodes. **Journal of Science of Food and Agriculture**, Baltimore, v.32, p.1057-1062, 1981.
- KROGMEIER, M.J., BREMNER, J.M. Effects of aliphatic acids on seed germination and seedling growth in soil. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v.21, n.7&8, p.547-555, 1990.
- LEE, R.B. Effects of roganic acids on the loss of ions from barley roots. **Journal of Experimental Botany**, New York, v.28. p.578-587, 1977.
- LYNCH, J.M. Products of soil microorganisms in relation to plant growth. **CRC-Critical Reviews in Microbiology**, New York, v.5, n.1, p.67-107, 1976.
- LYNCH, J.M. Production and phytotoxicity of acetic acid in anaerobic soils containing plant residues. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.10, p.133-135, 1978.
- LYNCH, J.M. Effects of organic acids on the germination of seeds and growth of seedling. **Plant, Cell and Environment**, London, v.3, p.255-259, 1980.
- MITSUI, S.K.K. **Inorganic nutrition fertilization and soil amelioration for lowland rice**. Tokyo : Yokendo, 1960. 107p.
- MITSUI, S.K.K., AJO, S., KUMASAWA, K., ISHIWARA, T. The nutrient uptake of rice plant influenced by H₂S and butyric acid abundantly evolved under water-logged soil conditions. **Soil Science**, Baltimore, v.5, p.367-368, 1954.
- MOLONEY, M.M., ELLIOT, M.C., CLELAND, R.E. Acid growth effects in maize roots: evidence for a link between auxin-economy and proton extrusion in the control of root growth. **Planta**, v.152, p.285-291, 1981.
- MORRÉ, D.I., MOLLEUNHAUER, H.H. Interaction among cytoplasm, endomembranes an the cell surface. In: STOCKING, C.R., HEBER, U. (eds). **Encyclopedia of plant physiology: transport in plants**. Berlin : Springer-Verlag, 1976. p.228-334.

- PAUL, J.W., BEAUCHAMP, E.G. Rapid extraction and analysis of volatile fatty acids in soil. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v.20, n.1/2, p.85-94, 1989.
- PEDROSO, B.A. **Arroz irrigado. Obtenção e manejo de cultivares**. 2.ed. Porto Alegre : Sagra, 1985. 175p.
- RADAMOSS, C.S., UYEDA, K., JOHNSTON, J.M. Studies on the fatty acid inactivation of phosphofrutokinase. **Journal of Biology Chemistry**, New York, v.251, n.1, p.98-107, 1976.
- RAO, D.N., MIKKELSEN, D.S. Effect of rice straw incorporation on rice plant growth and nutrition. **Agronomy Journal**, Madison, v.68, n.5, p.752-755, 1976.
- RAO, D.N., MIKKELSEN, D.S. Effect of acetic, propionic, and butyric acids on young rice seedlings growth. **Agronomy Journal**, Madison, v.69, n.6, p.923-928, 1977a.
- RAO, D.N., MIKKELSEN, D.S. Effects of acetic, propionic, and butyric acids on rice seedlings growth and nutrition. **Plant and Soil**, The Hague, v.47, p.323-334, 1977b.
- ROBSON, T.W., TAYLOR, A.B. Effect of acetic acid on the respiration of parts of oat seedlings. **American Journal of Botany**, New York, v.28, n.10, p.135, 1974.
- SHARMA, P.K., DE DATTA, S.K., REDULLA, C.A. Effect of percolation on nutrient kinetics and rice yield in tropical rice soils. **Plant and Soil**, The Hague, v.119, p.121-126, 1989.
- SOUSA, R.O., PERALBA, M.C.R., MEURER, E.J., *et al* . Ácidos orgânicos em solos alagados. In: REUNIÃO SUL BRASILEIRA DE CIÊNCIA DO SOLO, 3., 2000, Pelotas, RS. **Resumos...** Pelotas : NRS-SBCS, 2000. (no prelo).
- SPOSITO, G. **The chemistry of soils**. Oxford : Orford University, 1989. 222p.
- STEVENSON, F.J. Organic acids in soil. In: McLAREN, A.D., PETERSON, G.H. (eds). **Soil biochemistry**. Arnold : [s.n.], 1967. p.119-146.
- STEVENSON, F.J. **Humus chemistry genesis composition and reactions**. 2.ed. New York : Jonh Willey & Sons, 1994. 4943p.
- TAN, K.H. Degradation of soil minerals by organic acids. In: HUANG, P.M., SCHNITZER, M. (eds). **Interactions of soil minerals with natural organics and microbes**. Madison : Soil Science Society of America, 1986. p.1-25.
- TANAKA, A., NAVASERO, S.A. Carbon dioxide and organic acids in relation to the growth of rice. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v.13, p.25-30, 1967.
- TAKAI, T., KOYAMA, T., KAMURA, T. Microbial metabolism in reduction process of paddy soils. Part 2. Effect of iron and organic matter on the reduction process. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v.9, p.176-180, 1963.
- TAIZ, L. Plant cell expansion: regulation of cell wall mechanical properties. **Annual Review of Plant Physiology**, New York, v.35, p.585-657, 1984.
- TAKIJIMA, Y. Studies on organic acids in paddy field soils with reference to their inhibitory effects on the growth of rice plants. Part 1. Growth inhibiting action of organic acids and absorption and decomposition of them by soils. **Soil Science and Plant Nutrition**, v.10, p.14-21, 1964.
- TAKIJIMA, Y. Studies on the mechanism of root damage of rice plants in the peat paddy fields. Part 2. Status of roots in the rhizosphere and the occurrence of root damage. **Soil Science and Plant Nutrition**, v.11, p.20-27, 1965.
- TAKIJIMA, Y., SHIOJIMA, M., ARITA, Y. Metabolism of organic acids in soils and their harmful effects on paddy growth. II. Effect of organic acids on root elongation and nutrient absorption of rice plants. **Journal of Science Plant Manure**, Tokyo, v.31, n.3, p.441-446, 1960.
- TAKIJIMA, Y., SAKUMA, H. Production of organic acids in waterlogged soil-treated with green manure (Chinese milk vetch) and its relation to growth inhibition of rice seedlings. **Journal of Science Soil Manure**, Tokyo, v.32, p.559-564, 1961.
- TANG, C.S., WAISS, A.C. Short-chain fatty acids as growth inhibitors in decomposing wheat straw. **Journal of Chemistry and Ecology**, New York, v.4, n.2, p.225-232, 1978.
- WALLACE, J.M., WHITEHAND, L.C. Adverse synergistic effects between acetic, propionic, butyric and valeric acids on the growth of wheat seedling roots. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.12, p.445-446, 1980.
- WALLACE, J.M., ELLIOTT, L.F. Phytochemicals from anaerobically decomposing wheat straw. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v.11, p.325-330, 1979.
- WOJTCZAK, L. Effects of long-chain fatty acids on Acyl-CoA on mitochondrial permeability, transport, and energy-coupling processes. **Journal of Bioenergetics of Biomembranes**, London, v.8, n.2, p.293-311, 1976.