

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Hortaliças
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento



O produtor pergunta, a Embrapa responde

*Rita de Fátima Alves Luengo
Adonai Gimenez Calbo*

Editores Técnicos

Embrapa Informação Tecnológica

Brasília, DF

2011

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Informação Tecnológica

Parque Estação Biológica (PqEB), Av. W3 Norte (final)
CEP 70770-901 Brasília, DF
Fone: (61) 3448-4236
Fax: (61) 3448-2494
www.embrapa.br/liv
vendas@sct.embrapa.br

Embrapa Hortaliças

Rodovia BR-060, km 9 (Brasília-Anápolis)
Caixa Postal 218 – Fazenda Tamanduá
CEP 70359-970 Ponte Alta, Gama, DF
Fone: (61) 3385-9000
Fax: (61) 3556-5744
www.cnph.embrapa.br
sac@cnph.embrapa.br

Produção editorial: Embrapa Informação Tecnológica
Coordenação editorial: *Fernando do Amaral Pereira*
Lucilene Maria de Andrade
Juliana Meireles Fortaleza

Supervisão editorial: *Erika do Carmo Lima Ferreira*
Revisão de texto: *Aline Pereira de Oliveira*
Normalização bibliográfica: *Márcia Maria Pereira de Souza*
Projeto gráfico da coleção: *Mayara Rosa Carneiro*
Editoração eletrônica: *Mário César Moura de Aguiar*
Ilustrações do texto: *Marco Antônio Guimarães Melo/ADIntra Empresarial*
Arte-final da capa: *Mário César Moura de Aguiar*
Foto da capa: *Rita de Fátima Alves Luengo*

1ª edição

1ª impressão (2011): 1.500 exemplares

Todos os direitos reservados

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte,
constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Informação Tecnológica

Pós-colheita de hortaliças : o produtor pergunta, a Embrapa responde / editores técnicos, Rita de Fátima Alves Luengo, Adonai Gimenez Calbo. – Brasília, DF : Embrapa Informação Tecnológica, 2011.

251 p. : il. ; 16 cm x 22 cm. – (Coleção 500 perguntas, 500 respostas).

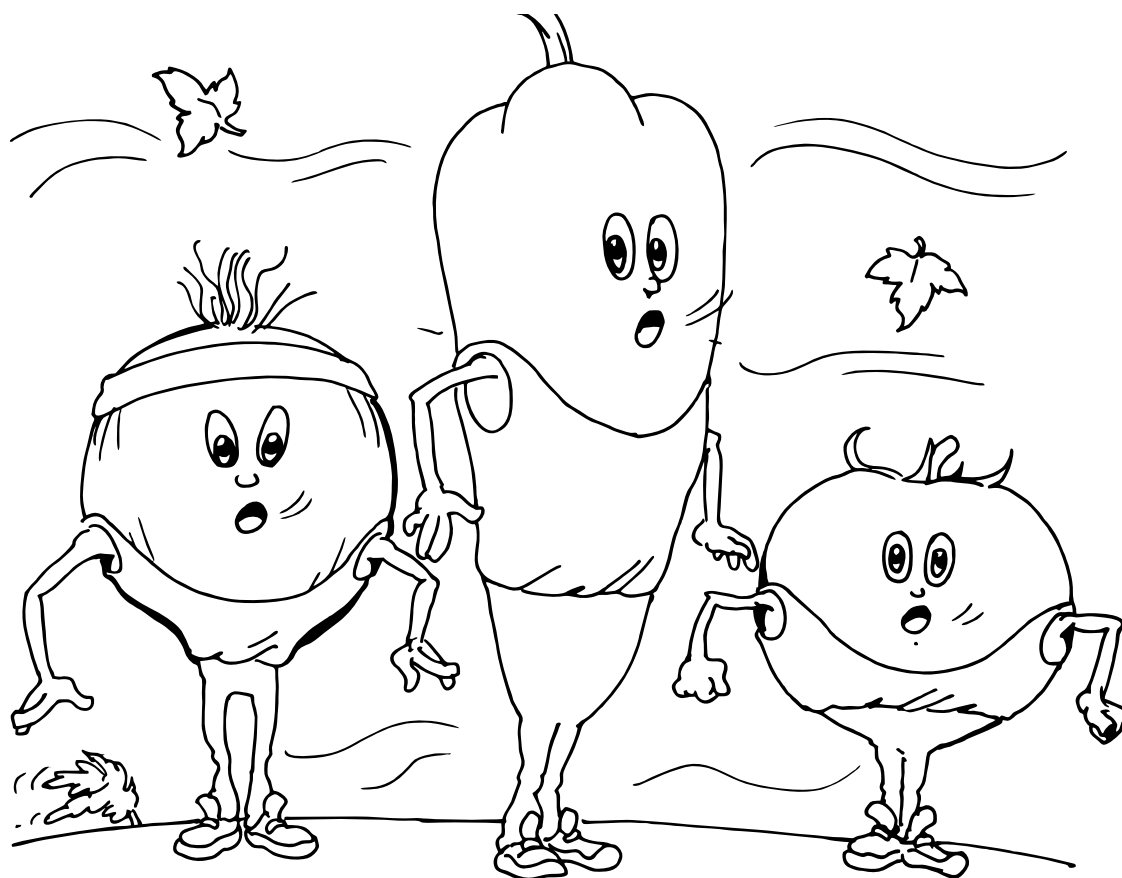
ISBN 978-85-7383-522-9

1. Armazenamento. 2. Comercialização. 3. Embalagem. 4. Perda pós-colheita. 5. Processamento mínimo. I. Luengo, Rita de Fátima Alves. II. Calbo, Adonai Gimenez. III. Embrapa Hortaliças. IV. Coleção.

CDD 635.04

© Embrapa 2011

5 **Respiração**



*Adonai Gimenez Calbo
Gilmar Paulo Henz*

108

Qual a importância da respiração para o armazenamento de frutas e hortaliças?

A respiração é o principal processo metabólico envolvido na fisiologia pós-colheita de hortaliças e frutas. A elevação da temperatura causa um aumento exponencial da taxa de respiração e também causa redução exponencial da vida útil das frutas e hortaliças, compatível com os efeitos da temperatura sobre a respiração na maioria dos produtos vegetais.

109

Por que o armazenamento de frutas e hortaliças depende da respiração?

A manutenção da vida e da qualidade nas frutas e hortaliças é possível graças ao consumo contínuo de energia metabólica, na forma de ATP (Trifosfato de adenosina). Com essa energia, as células vegetais mantêm sua resistência à deterioração, turgescência e viço, fazendo uso de diversos tipos de processos de síntese e de transporte molecular. Para isso, as células precisam continuamente da energia produzida na respiração.

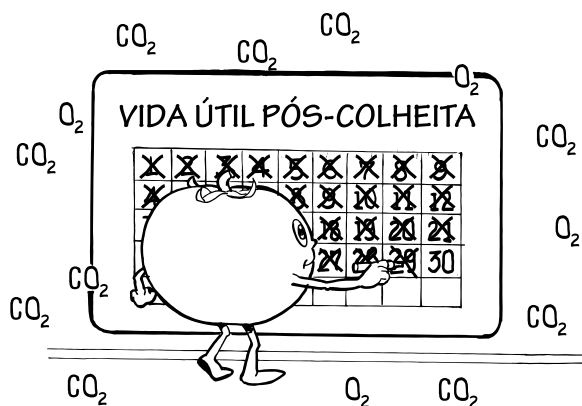
Resumindo, a respiração é efetivamente uma queima, na qual o ATP, isto é, energia, é produzido enquanto açúcares e outras moléculas são oxidadas, queimadas e convertidas em dióxido de carbono (CO_2) e água (H_2O).

No conjunto, a capacidade de armazenamento – ou vida útil – de frutas e hortaliças é modulada mediante a maneira pela qual importantes fatores de armazenamento aumentam ou diminuem a velocidade com que a respiração é envolvida no consumo das reservas de nutrientes orgânicos do órgão. Desses fatores de armazenamento, os mais importantes são a temperatura e a concentração de gases, como CO_2 , O_2 e etileno. Assim, a capacidade de armazenamento é, em tese, limitada pela exaustão das reservas de nutrientes orgânicos, e também de água, que a respiração e demais processos associados causam às frutas e hortaliças.

110

A concentração dos principais gases envolvidos na respiração também afeta o armazenamento de frutas e hortaliças?

Sim. O armazenamento em concentrações reduzidas de O_2 e elevadas de CO_2 , que causam reduções de longo prazo na taxa de respiração, também ocasionam aumento da vida útil de pós-colheita.



111

O que são os volumes gasosos intercelulares dos vegetais?

São volumes contendo ar na atmosfera interna do vegetal. Esses volumes gasosos intercelulares, em geral, são formados durante o desenvolvimento dos tecidos, graças à ação da pressão de turgescência celular que causa separação parcial das células por meio da lamela média, de modo a formar volumes de ar entre as células conforme essas, inicialmente prismáticas, passam a ter os cantos arredondados, durante o desenvolvimento e maturação. Menos frequentemente, os volumes gasosos são formados por degradação ou lise de células em tecidos que desenvolvem aerênquima, especialmente no caso de plantas adaptadas a ambientes inundados.

112

Quais as funções dos volumes gasosos intercelulares?

Os volumes gasosos intercelulares formam a principal via para a difusão de oxigênio até o interior das células em órgãos volumosos, como abóbora e maçã. Isso ocorre porque a difusão do O_2 no ar é cerca de 10 mil vezes mais rápida do que na fase líquida, dissolvido na água das células. Assim, pela mesma razão, os volumes gasosos intercelulares também são a rota mais rápida para que CO_2 , etileno e outros gases deixem o interior das células nas quais foram produzidos.

113 O que é atmosfera interna?

Os volumes gasosos intercelulares, por onde permeia o oxigênio, constituem a maior parte da atmosfera interna dos órgãos vegetais. Outros volumes gasosos, no entanto, ocorrem em cavidades e lóculos. Muitos frutos, por exemplo, contêm volumes gasosos mais ou menos volumosos em cavidades locais, como ocorre na abóbora, melão e tomate.

114 É possível analisar a atmosfera interna de um vegetal?

Sim. Uma forma de coletar gases da atmosfera interna de frutos é extraindo-os, com uma seringa, de órgãos com cavidade, como o melão, ou de órgãos ricos em volumes gasosos intercelulares, como a maçã e o jiló. O estudo da composição da atmosfera interna é valioso para compreender a fisiologia das plantas, visto que são essas concentrações da atmosfera interna para CO_2 , O_2 , etileno e outros compostos voláteis que determinam as respostas de amadurecimento, desenvolvimento e senescência.

115 O que é respiração?

A respiração é o processo bioquímico que ocorre no interior das células para a formação de energia na forma de ATP e $\text{NadH} + \text{H}^+$, na glicólise e no ciclo de Krebs, ou de $\text{NadPH} + \text{H}^+$ e açúcares de 4, 5 e 7 carbonos, na rota das pentoses. Nessas rotas respiratórias, os carboidratos são oxidados a CO_2 , e a maior parte da energia na forma de $\text{NadH} + \text{H}^+$ é convertida em ATP na cadeia respiratória, caso haja O_2 , e formar H_2O , em oxidases terminais como a citocromo C oxidase e a ubiquinol oxidase. A respiração e suas trocas gasosas decorrentes são processos acoplados, distintos e não simultâneos.

116 O que são trocas gasosas de O_2 e de CO_2 ?

As trocas gasosas ocorrem à medida que ocorre o equilíbrio entre O_2 na fase líquida das células e O_2 na fase gasosa dos volumes intercelulares, isto é, um equilíbrio que depende da solubilidade do componente gasoso no líquido. Nas trocas gasosas, deve-se enfatizar que os tecidos dermais são altamente impermeáveis a gás, exceto em aberturas de estômatos, de lenticelas e de ferimentos no tecido dermal.

117 Qual a relação entre respiração e composição da atmosfera interna?

A relação entre a taxa de respiração e a concentração de CO_2 na atmosfera interna é linear e mediada pelo transporte de gases por meio de volumes gasosos tortuosos, no interior da polpa e da casca da fruta ou hortaliça. Por simplicidade, é comum que toda a resistência às trocas gasosas seja atribuída à resistência da casca. Isso é uma aproximação razoável para órgãos com cutícula, como a maçã, ou com periderme bem desenvolvida, como a batata. Essa noção decorre do conhecimento de que na epiderme não há aberturas de volumes gasosos para a atmosfera, exceto em estruturas especializadas, como os estômatos e as lenticelas.

A relação entre a taxa de respiração e a concentração de O_2 e CO_2 na atmosfera interna é proporcional ao parâmetro denominado de resistência à difusão ou de fator de conversão. Assim, sabendo-se o fator de conversão e a taxa de respiração, calcula-se a concentração da atmosfera interna. Evidentemente, de maneira inversa, calcula-se a taxa de respiração quando se sabe a concentração da atmosfera interna.

118

Quais são os fatores que influenciam a resistência à difusão?

A resistência à difusão é um parâmetro que pode depender do estágio de desenvolvimento, da cultivar e dos tratamentos pós-colheita empregados. Por exemplo, pode-se aumentar substancialmente a resistência à difusão com o uso de cera sobre toda a superfície do órgão. No caso particular de tomate, a aplicação de gordura de coco, apenas na inserção do pedúnculo, já é suficiente para aumentar várias vezes a resistência difusiva e, em consequência, atrasar o amadurecimento de frutos verde-maduros em cerca de uma semana. Isso é um aumento expressivo de conservação pós-colheita com um tratamento economicamente viável.

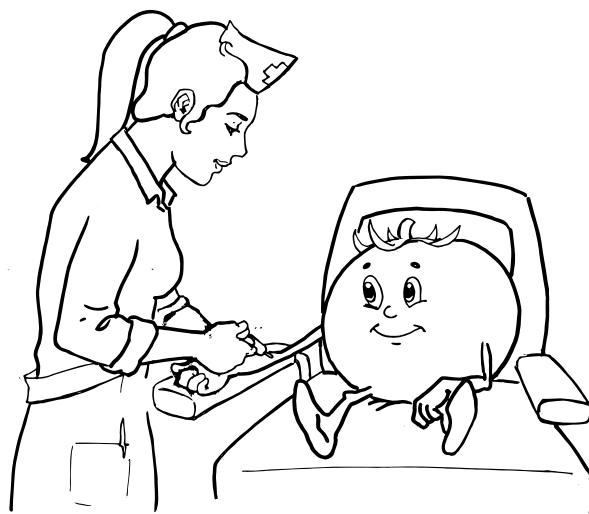
119

Como se faz amostragem da atmosfera interna de frutas e hortaliças?

Há diversos métodos para amostrar a atmosfera interna de frutas e hortaliças. Um método que é pouco invasivo e que possibilita amostragens repetidas ao longo do tempo no mesmo órgão é o da câmara externa, ou método de Devaux.

Câmara externa é uma pequena cuba de, por exemplo, 5 mL, colada contra a superfície do órgão e da qual se pode tirar amostras gasosas em equilíbrio com a atmosfera interna do órgão, com uma seringa. Por ser um método que não causa ferimentos ao fruto, a técnica da câmara externa de Devaux possibilita amostragens periódicas, para acompanhar, por exemplo, o amadurecimento de frutos.

Um outro método mais simples e mais popular, porém muito mais invasivo, é a extração em passos de 0,1 mL a



cada 10 ou 15 minutos com uma seringa mantida inserida no órgão até a tomada do volume total necessário, por exemplo, 0,5 mL.

120 Qual é o valor do volume gasoso de um órgão vegetal?

Geralmente, o volume gasoso de um órgão vegetal é relativamente pequeno. Por exemplo, um fruto de maçã de 100 g pode ter cerca de 20 mL de volume gasoso intercelular; a batata-doce pode ter 6 mL de ar em 100 g da raiz tuberosa; a batata pode ter apenas 0,5 mL de ar em 100 g do tubérculo.

121 Como evidenciar os principais sítios de trocas gasosas em frutas e hortaliças?

A técnica do borbulhamento talvez seja a forma mais simples para evidenciar os locais onde ocorrem as principais trocas gasosas em frutas e hortaliças. Para isso, introduz-se um pequeno fluxo de ar comprimido, de uma fonte com suficiente pressão, no interior do órgão, mediante a inserção de um tubo rijo no centro do fruto. A seguir, o fruto é imerso em uma cuba de água para se verificar em quais locais na superfície do fruto, ou outro órgão, ocorre borbulhamento. Nos sítios mais abertos ocorre maior borbulhamento.

O método do borbulhamento, evidentemente, é mais fácil de ser aplicado em órgãos com cavidade, como os frutos de melão ou abóbora, porém é uma técnica que pode ser utilizada com eficiência em muitos outros produtos como, por exemplo, a pera, o tomate e a maçã. Os ensaios de borbulhamento podem ser efetuados aplicando-se cortes tangenciais e longitudinais para verificar assimetrias e variações de permeabilidade ao ar na polpa de frutos e outros órgãos. Nesses testes, evidencia-se que a casca é uma importante barreira à passagem do ar comprimido.

122 Como se mede a composição da atmosfera interna de frutas e hortaliças?

A composição da atmosfera interna em geral é medida em cromatógrafo a gás. Alternativamente, pode ser medida com um instrumento muito simples, denominado de “Facile”. No cromatógrafo a gás, normalmente, injeta-se 1 mL de amostra, porém, para a medição de atmosfera interna é melhor fazer injeções menores, com volume na ordem de 0,1 mL a 0,2 mL.

123 Como se faz a leitura da atmosfera interna no Facile?

Os volumes de gás que são medidos no Facile são da ordem de 0,1 mL. O Facile é um equipamento antigo e representa uma atualização do aparelho de Bonnier & Mangin. A medição das porcentagens de CO_2 e O_2 nesse instrumento é efetuada por diferença de três medições: primeiro, uma medição do volume de ar introduzido na pipeta; segundo, o volume de ar na pipeta após a remoção do CO_2 , o que é feito introduzindo-se, algumas vezes uma solução de KOH na pipeta; e, finalmente, uma leitura da amostra gasosa sem oxigênio após se introduzir uma solução de pirogalol em meio alcalino para a absorção do O_2 .

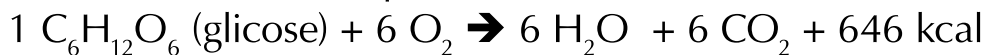
124 Quais as aplicações do Facile?

Por ter sensibilidade na ordem de 0,5% de CO_2 ou de O_2 , o Facile deve ser utilizado apenas para estudos de atmosfera interna de frutas e hortaliças e para estudos de concentrações em atmosferas modificadas e controladas. Em razão de sua baixa sensibilidade, o Facile não deve ser utilizado para medir respiração diretamente.

125 Como a taxa respiratória é estimada?

Para responder a essa questão, deve-se definir a reação da respiração a ser estudada para, desse modo, definir-se o substrato ou

o produto a ser mensurado. Isso é indispensável porque a respiração é um processo complexo e a sua estimativa depende daquilo que se mede em um ensaio. Por isso, essa resposta será apresentada de maneira parcial e se restringirá a respiração como uma medida do consumo de glicose, um substrato particular, sob disponibilidade suficiente de O_2 e considerando que o CO_2 é um produto final, conforme se sumariza na equação abaixo:



126

Quais métodos podem ser utilizados para estimar a respiração?

De acordo com a equação descrita acima, é relativamente fácil imaginar alguns métodos de estimar a taxa respiratória, seja através da medida do consumo dos substratos glicose e O_2 , seja pela medida dos produtos H_2O , CO_2 ou calor, no caso em quilocalorias.

Um outro aspecto é que a respiração pode ser estimada por medidas na fase gasosa, de acordo com a evolução de CO_2 ou com o consumo de O_2 , ou de acordo com medições da variação da concentração dessas substâncias na fase líquida das células ou de organelas isoladas.

127

Como é o método de consumo de O_2 para medir respiração?

O consumo do O_2 dissolvido na fase líquida tem sido usado para estudar a bioquímica da respiração em suspensões de mitocôndrios isolados de tecidos vegetais. Nesses ensaios, a quantidade do O_2 consumido da suspensão é medida no eletrodo de oxigênio.

O uso de eletrodos para acompanhar a evolução de CO_2 em meio líquido, aparentemente, tem sido menos útil. Essas técnicas de medição na fase líquida, ainda que interessantes, apresentam dificuldades para a obtenção de resultados padronizados de respiração. No entanto, com eletrodo de O_2 , por exemplo, pode-se

acompanhar a variação da concentração da atmosfera interna de órgãos intactos de acordo com o consumo de O_2 pelos tecidos.

128

Como é o método da redução de matéria seca para medir respiração?

A medida da redução da matéria seca no tempo é uma estimativa da exaustão de reservas em um intervalo de tempo, usualmente grande, de semanas ou meses. A exaustão é relevante porque órgãos destacados consomem suas reservas orgânicas, de matéria seca, através da respiração. Na prática, no entanto, dificilmente um produto sofre redução de matéria seca superior a 20% sem perder completamente suas qualidades para consumo humano.

Para avaliar a matéria seca, o comum, por enquanto, é a pesagem. Nessa técnica, a grande dificuldade é depender da secagem das amostras. O problema é que não há como fazer medições repetidas na mesma amostra, pois essa é “sacrificada” durante o processo de secagem.

Desse modo, a medição de redução de matéria seca tem sido muito menos precisa e muito mais difícil do que medidas gasométricas, não destrutivas, que são realizadas repetidamente na mesma amostra. Imagina-se que, no futuro, a variação de matéria seca poderá ser avaliada por métodos espectroscópicos não destrutivos, o que facilitaria muito as medições de respiração e, principalmente, as medições da produtividade vegetal, que raramente são efetuadas por essa simples razão.

129

Quais os métodos mais indicados para medir respiração?

Presentemente, os métodos mais práticos e utilizados são os que envolvem medidas de consumo de O_2 e de evolução de CO_2 , na fase gasosa. A cromatografia gasosa e o analisador infravermelho têm sido os instrumentos mais utilizados. Outras tecnologias que podem ser citadas nessa linha são a detecção paramagnética de

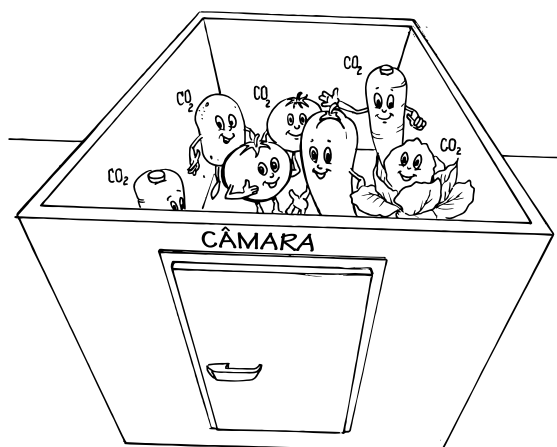
oxigênio, as manometrias e as volumetrias, com auxílio de reagentes químicos.

Para pós-colheita, em particular, a cromatografia gasosa tem sido mais conveniente para amostras da atmosfera de frascos com produtos vegetais, em sistema aberto ou fechado, dos quais se queira medir CO_2 , O_2 e outros componentes gasosos. O analisador infravermelho, ou *Infrared Gas Analyzer* (IRGA), possibilita medições mais precisas de evolução de CO_2 e de água. Entretanto, trata-se de um instrumento mais prático para estudos de ecofisiologia do que medições de respiração aplicada a estudos de conservação pós-colheita de produtos agrícolas. A razão disso é o fato do IRGA, em geral, ser instrumento designado para a operação em sistema aberto, ou de estado estacionário, de amostras individuais.

130 Como funciona um sistema fechado?

No sistema fechado, os órgãos são acondicionados em uma câmara de volume conhecido, na qual o volume de ar, ou volume morto, é o volume do frasco menos volume do produto. Nesse sistema, de uma maneira simplificada, a respiração é calculada de acordo com o

aumento da concentração de CO_2 durante um intervalo de tempo, sem considerar o aumento da concentração do CO_2 na atmosfera interna do fruto e a solubilidade desse gás na água das células.



131 Como funciona um sistema aberto?

No sistema aberto, o produto é colocado em uma câmara com entrada e saída, por onde atravessa uma vazão conhecida de ar. No sistema aberto, as medições são iniciadas após um período de "lavação", isto é, após um período no qual o produto do tempo

pela vazão, corresponda a um volume de “lavação” igual a pelo menos cinco vezes o volume da câmara na qual o produto sob estudo é acondicionado. A diferença entre a concentração de CO_2 na entrada e na saída, multiplicada pela vazão de ar e dividida pela massa do produto estima a taxa de respiração.

Um diferencial do sistema aberto é possibilitar repetidas amostragens e até medições contínuas no tempo. Outro diferencial do sistema aberto é a possibilidade de estudar respiração em sistemas com atmosferas modificadas e controladas. Por ser um sistema de estado estacionário, os erros de não se considerar o aumento da concentração do CO_2 na atmosfera interna do órgão e o aumento da quantidade de CO_2 dissolvido na fase líquida do órgão são menos relevantes.

132 O que é um respirômetro?

Um respirômetro pode ser qualquer sistema para medir a evolução CO_2 ou o consumo de O_2 .

Em pós-colheita, um sistema simples que deixou de ser popular, é feito com um dessecador (câmara hermética) ligado a um manômetro, ou transdutor de pressão. No fundo do dessecador coloca-se uma solução de KOH (ou NaOH) para absorver CO_2 . Assim, o órgão consome O_2 na respiração e o CO_2 liberado nesse processo é capturado pela solução de KOH. Como consequência, o número de moléculas de gás na câmara diminui, causando uma redução proporcional na pressão do ar (Δp).

Assim, Δp multiplicado pelo volume de ar contido na câmara (V_M) e dividido pela pressão barométrica local (p_B) é uma estimativa do consumo respiratório de oxigênio. O volume de ar contido na câmara (V_M) é o volume da câmara, menos o volume do produto, menos o volume da solução de KOH e menos o volume da placa perfurada do dessecador. O CO_2 capturado na solução de KOH inicialmente conhecida também pode ser determinado por titulação, um método considerado trabalhoso.

Fazendo uso de hidróxido de bário, Van Afferden desenvolveu um método muito sensível baseado na mesma ideia, porém fazendo uso de medição de condutividade da solução de hidróxido de bário ao invés de utilizar titulação. Além de medir por manometria, a câmara hermética pode também ser ligada a uma pipeta e, nesse caso, utiliza-se volumetria a pressão e temperatura constante para fazer a medição de respiração.

133

Quais os cuidados necessários para o uso das técnicas de manometria e volumetria?

As manometrias e volumetrias requerem pelo menos os seguintes cuidados para a obtenção de resultados satisfatórios:

- Nos primeiros 10 minutos após o fechamento da câmara, a pressão (ou o volume) varia mais por aumento do número de moléculas de vapor de água do que pela própria respiração. Assim, a variação de pressão inicial enquanto o sistema entra em equilíbrio de temperatura e de pressão de vapor deve ser descontada, o que pode se feito desconectando-se o tubo que liga a câmara hermética ao manômetro.
- O local do ensaio não deve ser sujeito a incidência direta de luz do sol, que aumenta a temperatura e causa erro de aumento de pressão do ar, e aumento de pressão de vapor de água, causados por aumento da temperatura.
- Preferencialmente, deve-se montar também uma câmara hermética com água sem o produto e utilizá-la para corrigir a leitura para variações de temperatura, pressão de vapor de água e de pressão barométrica, que ocorram durante o ensaio. Uma câmara hermética de referência deve ser utilizada tanto em respirômetro de manometria a volume e temperatura constantes, quanto em respirômetro de volumetria a pressão e temperatura constantes.

134 Quais os problemas no uso destas técnicas?

Mesmo com os cuidados explicitados acima, as manometrias e volumetrias, assim como outros métodos de medir trocas gasosas, como o IRGA e o cromatógrafo a gás, podem apresentar erros na estimativa da taxa de respiração devido aos volumes gasosos intercelulares e, principalmente, devido à solubilidade do CO₂ e do O₂ na água e nos demais componentes moleculares dos órgãos vegetais.

135 Há algum método simples de medir respiração que possa ser utilizado demonstrativamente em cursos introdutórios e no segundo grau?

Sim. A solubilidade do CO₂ em água é cerca de 30 vezes maior do que a do O₂. Aproveitando-se dessa diferença de solubilidade, Nery e Calbo, (1994) desenvolveram um método para medir a respiração de órgãos volumosos intactos, como tomate, maçã e batata, utilizando manometria a volume constante. À época, os autores sabiam que procedimento análogo também poderia ser feito por volumetria a pressão constante, que é ainda mais simples.

Esses dois métodos são formas de quantificar e de evidenciar que a respiração ocorre de acordo com a difusão nos volumes gasosos intercelulares e a solubilização do CO₂ e O₂ na água da fase líquida das células vegetais.

136 O que é coeficiente respiratório? Qual a sua aplicabilidade?

Coeficiente respiratório (RQ) é um número adimensional obtido pela razão entre as taxas de evolução de CO₂ e de consumo de O₂:

$$RQ = \text{CO}_2 \text{ liberado} / \text{O}_2 \text{ consumido}$$

O coeficiente respiratório é utilizado para avaliar o metabolismo basal. RQ igual ou próximo de 1,0 é indicativo de predominância do consumo respiratório de carboidratos, como a sacarose e o amido. RQ reduzido em direção a 0,7 é indicativo do consumo predominante de ácidos graxos, que são moléculas ricas em energia devido ao teor relativamente alto de átomos de hidrogênio.

Entretanto, quando há predominância do consumo de ácidos orgânicos de cadeia curta, substâncias que tem mais oxigênio em suas moléculas, o coeficiente respiratório é aumentado em direção a 1,3.

137 O que é glicólise na respiração aeróbica? Qual a sua função?

A glicólise, também denominada fermentação, é uma conversão anaeróbica de glicose em ácido pirúvico com produção de energia em forma de ATP e $\text{NadH} + \text{H}^+$. Os organismos aeróbicos retiveram a capacidade de desenvolver etapas anaeróbicas do metabolismo e, nesse contexto, na presença de concentrações suficientes de oxigênio, a glicólise poderia ser considerada como uma reação de formação de ácido pirúvico para a alimentação da produção de energia nos mitocôndrios. Em condição anaeróbica, no entanto, o ácido pirúvico é convertido em substâncias que atravessam facilmente as membranas, como o etanol e o CO_2 , por ação da enzima álcool desidrogenase, como ocorre em frutos de pera e em raízes tuberosas de batata-doce.

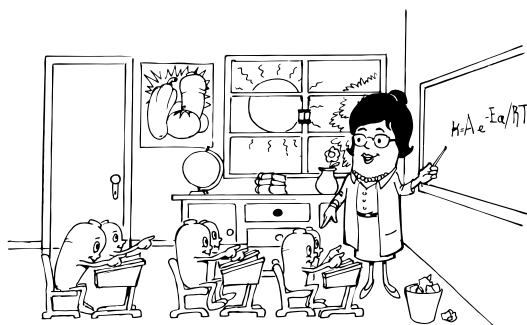
Na maioria das plantas, entretanto, o ácido pirúvico é convertido em ácido láctico pela enzima láctico desidrogenase, como ocorre, por exemplo, nos tubérculos de batata. De um ponto de vista estrito, a denominação glicólise foi inicialmente utilizada apenas para a conversão de glicose em ácido láctico.

Assim, para organismos aeróbicos, a glicólise é a principal rota para a formação de ácido pirúvico, que é posteriormente convertido em energia nos mitocôndrios. A produção de energia e de poder redutor na glicólise, propriamente dita, é modesta: 2 ATP e 2 $\text{NadH} + \text{H}^+$. Porém, a glicólise é a principal rota de produção

do ácido pirúvico que alimenta os mitocôndrios, onde, após a descarboxilação, por ação da enzima piruvato desidrogenase – uma enzima que não requer O_2 –, gera-se o Acetil-CoA. Esse é metabolizado por reações do ciclo Krebs e da cadeia de transporte de elétrons (onde se dá a fosforilação oxidativa), que desse modo complementam a glicólise e possibilitam oxidação de carboidratos até CO_2 e água, com geração adicional de quantidade muito maior de energia e de poder redutor na presença de O_2 , do que em meio anaeróbico.

138

Como a temperatura influencia a taxa de respiração e a deterioração dos órgãos vegetais?



A temperatura afeta diretamente as reações bioquímicas, de acordo com a equação de Arrhenius:

$$k = A e^{-E_a/RT} \text{ , onde:}$$

k = constante de equilíbrio da reação química

A = parâmetro de ajuste

E_a = energia de ativação a ser vencida para que uma reação possa ocorrer

R = constante dos gases

T = temperatura absoluta, em graus Kelvin

Para as reações bioquímicas, tem-se observado que a cada dez graus que se aumenta a temperatura, a velocidade das reações aumenta entre 2 a 6 vezes, dependendo do processo e da faixa de temperatura. A equação de Arrhenius e as relações físico-químicas desenvolvidas por Van't Hoff são importantes para determinar a energia de ativação em reações bioquímicas.

139 O que é "Q₁₀"?

Q₁₀ é um termo técnico utilizado em pós-colheita que significa que ocorre um aumento da velocidade da respiração a cada dez graus de aumento da temperatura. Essa relação pode ser definida na forma da seguinte equação:

$$Q_{10} = R_{T+10} / R_T \text{ onde:}$$

R_T = taxa de respiração na temperatura T

R_{T+10} = taxa de respiração a uma temperatura 10 °C mais elevada

Para utilizar resultados obtidos em temperaturas que não são exatamente separadas de 10 °C, ou quando são feitos ensaios com diferentes temperaturas, o Q₁₀ pode ser estimado através da expressão:

$$Q_{10} = (R_2/R_1)^{10/(T_2-T_1)}$$

140 O que é climatérico? Qual sua importância?

Durante a fase de amadurecimento, ao final do desenvolvimento ou maturação de alguns frutos, ocorre um aumento na taxa de respiração ao qual se denominou climatérico.

Após o desenvolvimento da cromatografia gasosa, por volta de 1955, verificou-se que o aumento de respiração climatérica era sempre acompanhado por um pico de evolução de etileno. O aumento de respiração climatérica depende de temperatura e, em condições ótimas, pode representar um aumento de 2 a 4 vezes, dependendo do fruto, em comparação com as taxas de respiração pré-climatéricas. Sob temperaturas reduzidas, a elevação climatérica da respiração pode não se manifestar.

141

Qual a importância de se saber se determinado produto é climatérico?

Tecnologicamente, a importância do padrão climatérico de respiração está atualmente relacionado a práticas comerciais de pós-colheita, tais como:

- Determinação do ponto de colheita por meio de medições de concentração de etileno na atmosfera interna ao campo.
- Climatização de frutos pela aplicação de etileno (<50 mL m⁻³), útil para acelerar e uniformizar o amadurecimento de tomate.
- Aplicação de etileno (<50 mL m⁻³) para uniformizar o amadurecimento de banana.

142

Qual a diferença de resposta ao etileno entre frutos climatéricos e frutos não climatéricos?

Do ponto de vista de fisiologia vegetal, há similaridades e diferenças nas respostas de frutos climatéricos e não climatéricos ao tratamento com etileno.

Similar é o fato de, sob ação de etileno exógeno, ocorrer aumento de respiração e da ação de enzimas, como aquelas que causam a degradação da clorofila, e aceleração da senescência. Como diferença, nos frutos climatéricos, esses efeitos de aplicação de etileno com doses e durações suficientes são irreversíveis na medida em que esses órgãos adquirem a capacidade de produzirem etileno endógeno por um efeito denominado autocatalítico, de acordo com o padrão climatérico típico do órgão.

As implicações tecnológicas da noção climatérico em associação com o controle do etileno como regulador de crescimento são muito variadas. A isso se soma que variados estudos sobre a ocorrência de pico climatérico, até mesmo em folhas e outros órgãos, têm sido causa de novos desenvolvimentos conceituais para explicar controles metabólicos e hormonais em plantas.

143**Como a taxa de respiração é influenciada pelas concentrações de O_2 e de CO_2 da atmosfera?**

Há uma tendência de se atribuir os efeitos de atmosferas controladas e modificadas à redução da respiração dos produtos, em decorrência das correlações entre diminuição de respiração e aumento da vida útil nesses ambientes. Considerando-se os fundamentos da glicólise, do ciclo de Krebs, da fosforilação oxidativa e do km da citocromo oxidase ($<0,1\% O_2$), é difícil de se imaginar proporcionalidade entre a concentração de O_2 na atmosfera e taxa de respiração.

A razão disso é que, apesar do O_2 ser um reagente, a respiração é um processo por demais irreversível, no qual ocorre grande dissipação de energia livre. De um mole de glicose (180 g) aproveita-se 320 kcal, enquanto 366 kcal dos 686 kcal disponíveis na queima de um mole de glicose são perdidos como calor.

O mesmo argumento de irreversibilidade, associado a um km para a citocromo oxidase inferior a $0,1\%$ de O_2 , também é um indicativo de que não deva haver redução da taxa de respiração causada, diretamente, pela ação de massas na reação química, devido ao aumento da concentração de CO_2 na atmosfera de armazenamento.

144**As altas concentrações de O_2 e de CO_2 da atmosfera sempre causam esses efeitos?**

Não. Existem vários exemplos nos quais o armazenamento em atmosferas com elevadas concentrações de CO_2 e reduzidas concentrações de O_2 causam expressivas reduções na taxa de respiração em frutas e hortaliças. Assim, parece surpreendente que níveis de O_2 menores que 10% possam causar redução na respiração, e que sob atmosferas com $2,5\%$ de O_2 , a taxa de respiração de frutos de tomate seja reduzida à metade da respiração em uma atmosfera com 21% de O_2 .

A explicação desse fenômeno pode envolver respostas homeostáticas do órgão durante o armazenamento em períodos longos. Nessas respostas, não só é importante a carga energética, como também o efeito de longo prazo das concentrações reduzidas de O_2 que causam redução na síntese de etileno e que também causam diminuição da ação do etileno. Para a síntese do etileno, a ACC oxidase tem um K_m da ordem de 5%, de modo que requer concentrações elevadas de O_2 para produzir etileno. Adicionalmente, sabe-se também que o K_m do oxigênio para a ação do etileno é da ordem de 5% de O_2 , e que a ação biológica do etileno é competitivamente inibida, de maneira significativa, por concentrações de CO_2 superiores a 1%.

Parte dos efeitos de reduções de taxa de respiração causadas por concentrações de CO_2 elevadas (>1%), que são observados principalmente em frutos climatéricos, podem ainda ser explicados pelo resultado sobre a ação do etileno, tendo-se em vista que em concentrações elevadas o CO_2 causa inibição competitiva da ação biológica do etileno. Assim, parte da redução da taxa de respiração pode estar associada ao atraso no amadurecimento e a um efeito análogo a reduzir a concentração de etileno no ambiente, o que sabidamente causa redução na taxa de respiração.