

Foto: Gilmar P. Henz



## Respiração de Frutas e Hortaliças

Adonai Gimenez Calbo<sup>1</sup>  
Celso L. Moretti<sup>2</sup>  
Gilmar P. Henz<sup>3</sup>

### Importância da respiração para o armazenamento de frutas e hortaliças

A capacidade de armazenamento de frutas e hortaliças depende de várias reações metabólicas moduladas por temperatura, transpiração e a concentração de gases na atmosfera, como CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub> e etileno. A respiração é o principal processo fisiológico 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. Armazenamento em concentrações reduzidas de O<sub>2</sub> e elevadas de CO<sub>2</sub>, que causam reduções de longo prazo na taxa de respiração, também causam aumento da vida útil de pós-colheita.

### Volumes Gasosos Intercelulares

Volumes gasosos intercelulares são volumes contendo ar na atmosfera interna do vegetal. Em geral, estes volumes gasosos intercelulares são formados durante o desenvolvimento dos tecidos graças à ação da pressão de turgescência celular que causa parcial separação das células através da lamela média de modo a formar volumes de ar entre as células. Estas células têm um formato inicialmente prismático e passam a ter os cantos arredondados durante o desenvolvimento e maturação. Menos freqüentemente, 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 (ESAU, 1964).

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. Isto ocorre porque a difusão do O<sub>2</sub> no ar é cerca de 10.000 vezes mais rápida do que na fase líquida, dissolvido na água das células (CALBO et al., 1995). Assim, pela mesma razão,

<sup>1</sup> Eng. Agr., PhD., Embrapa Instrumentação Agropecuária, São Carlos, SP. E-mail: adonai@cnpdia.embrapa.br

<sup>2</sup> Eng. Agr., DSc., Embrapa Hortaliças, Brasília-DF. E-mail: moretti@cnph.embrapa.br

<sup>3</sup> Eng. Agr., DSc., Embrapa Hortaliças, Brasília-DF. E-mail: gilmar@cnph.embrapa.br

os volumes gasosos intercelulares também são a rota mais rápida para que CO<sub>2</sub>, etileno e outros gases deixem o interior das células nas quais foram produzidos.

Sem o transporte rápido do O<sub>2</sub> por difusão os volumes gasosos intercelulares, órgãos volumosos como a melancia o melão ou a berinjela deteriorariam antes de atingir as dimensões que conhecemos. O equilíbrio de gases entre a fase líquida e a fase gasosa é determinante nestes casos e é governada pela solubilidade de gases como o O<sub>2</sub> e o CO<sub>2</sub> em água como função da temperatura (NERY; CALBO, 1994).

A quantidade de volumes gasosos nos tecidos de algumas frutas e hortalças importantes é ilustrado na Tabela 1.

## Atmosfera interna

Os volumes gasosos intercelulares, por onde permeia o oxigênio e entra em equilíbrio com a fase líquida das células, constitui a maior parte da atmosfera interna na maioria dos órgãos vegetais. Outros volumes gasosos, no entanto, ocorrem em cavidades e lóculos. Muitos frutos, por exemplo, contêm volumes gasosos mais ou menos extensivos em cavidades locais, como nos frutos de abóbora, melão e tomate.

Uma forma de coletar gases da atmosfera interna de frutos é a extração 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 determinante para a respiração e a fisiologia das plantas visto que são estas concentrações da atmosfera interna para CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, etileno e outros compostos voláteis que determinam as respostas de amadurecimento, desenvolvimento e senescência.

## Diferença de respiração e trocas gasosas de O<sub>2</sub> e de CO<sub>2</sub>

A respiração é o processo bioquímico que ocorre no interior das células para a formação de energia na forma de ATP e NadH + H<sup>+</sup> na glicólise e no ciclo de Krebs ou de NadPH + H<sup>+</sup> e açúcares de 4, 5 e 7 carbonos na rota das pentoses. Nestas rotas respiratórias, os carboidratos são oxidados a CO<sub>2</sub>, enquanto que a maior parte da energia na forma de NadH + H<sup>+</sup> é convertida em ATP na cadeia respiratória, e caso haja O<sub>2</sub> e formar H<sub>2</sub>O, 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. Já as trocas gasosas ocorrem à medida que ocorre o equilíbrio entre O<sub>2</sub>

**Tabela 1.** Volume gasoso (V<sub>G</sub>) em porcentagem de volume para algumas hortalças (s- erro padrão da média, n - número de repetições).

Hortalça	Cultivar	Método	V <sub>G</sub> %	s	n
Abóbora	Jacarezinho	Calbo e Sommer, 1987	5,47	0,44	6
Batata	Achat	Picnometria, Calbo e Nery, 1994	0,3	0,1	7
Batata	Achat	Calbo e Sommer, 1987	1,15	0,18	7
Batata	Bintje	Calbo e Sommer, 1987	1,87	0,1	11
Batata-baroa	-	Calbo e Sommer, 1987	1,36	0,16	6
Batata-doce	Brazlândia Branca	Calbo e Sommer, 1987	5,62	0,26	3
Batata-doce	Brazlândia Rosada	Calbo e Sommer, 1987	6,89	0,07	2
Batata-doce	Brazlândia Roxa	Calbo e Sommer, 1987	8,02	0,17	3
Beterraba	-	picnometria, Calbo e Nery, 1994	3,25	0,07	2
Beterraba	-	semi-picnometria, Calbo e Nery, 1994	2,50	0,14	2
Cebola	São Paulo	Calbo e Sommer, 1987	10,13	1,76	7
Cenoura	Brasília	Picnometria, Calbo e Nery, 1994	2,12	0,01	7
Cenoura	Brasília	Calbo e Sommer, 1987	2,70	0,52	9
Chuchu	-	Calbo e Sommer, 1987	2,75	0,09	6
Mandioca	-	Calbo e Sommer, 1987	4,12	0,06	6
Maracujá	Amarelo	Calbo e Sommer, 1987	30,15	4,81	10
Tomate	Kada	Calbo e Sommer, 1987	4,98	0,11	6
Tomate	Kada Gigante	Calbo e Sommer, 1987	9,84	1,68	6

na fase líquida das células e O<sub>2</sub> na fase gasosa dos volumes intercelulares, isto é, um equilíbrio que depende da solubilidade do componente gasoso na interface líquido/gás nos volumes gasosos intercelulares. 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.

## Relação entre respiração e composição da atmosfera interna

a relação entre a taxa de respiração e a concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera interna é linear e mediada pelo transporte de gases através de volumes gasosos tortuosos, no interior polpa e da casa da fruta ou hortaliça. Por simplicidade, é comum que toda a resistência às trocas gasosas seja atribuída à resistência da casca. Isto é uma

aproximação razoável para órgãos com cutícula, como a maçã, ou com periderme bem desenvolvida, como a batata. Esta 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<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub> 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. A unidade da resistência à difusão ou fator de conversão é L kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. Valores experimentais da resistência à difusão para algumas frutas e hortaliças são apresentados na Tabela 2.

**Tabela 2.** Taxa de respiração e resistência difusiva aproximada de algumas frutas e hortaliças a 20 °C.

Produto	respiração (ml kg <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	Padrão respiratório	resistência difusiva (L kg <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )
Abacate ( <i>Persea americana</i> )	30	climatérico	0,7
Abóbora cv. Jacarezinho ( <i>Cucurbita máxima</i> )	45	climatérico	0,6
Alface cv. Baba ( <i>Lactuca sativa</i> )	75	não-climatérico	0,084
Alho cv. Amaranite ( <i>Allium sativum</i> )	20	não climatérico	0,5
Banana ( <i>Musa spp</i> )	30	climatérico	1,9
Batata cv. Russet ( <i>Solanum tuberosum</i> )	20	não-climatérico	3,8
Batata-baroa ( <i>Arracacia xanthorrhiza</i> )	18	não-climatérico	0,97
Batata-doce ( <i>Ipomoea batatas</i> )	13	não-climatérico	1,9
Buriti ( <i>Mauritia vinifera</i> ) <sup>1</sup>	20	climatérico	reduz de 3,0 para 0,5 no amadurecimento
Cebola cv. São Paulo ( <i>Allium cepa</i> )	7	não-climatérico	6,5
Chuchu ( <i>Sechium edule</i> )	20	não-climatérico	0,9
Gueroba ( <i>Syagrus oleracea</i> ) <sup>1</sup>	50	climatérico	0,96
Kiwi cv. Hayward ( <i>Actinidia deliciosa</i> )	7	climatérico	1,6
Laranja ( <i>Citrus sinensis</i> )	17	não-climatérico	4,9
Maçã cv. Golden Delicious ( <i>Malus domestica</i> )	12	climatérico	3,0
Mandioca ( <i>Manihot esculenta</i> )	15	não-climatérico	1,5
Manga ( <i>Mangifera indica</i> )	60	climatérico	1,5
Maracujá amarelo ( <i>Passiflora edulis</i> )	45	climatérico	1,6
Melão rendilhado ( <i>Cucumis melo var. reticulatus</i> )	30	climatérico*	2,5
Pepino ( <i>Cucumis sativus</i> )	30	não-climatérico	1,1
Pêssego	35	climatérico*	1,0
Pêra ( <i>Pyrus communis</i> )	14	climatérico	2,0
Tomate cv. Kada ( <i>Lycopersicum esculentum</i> )	25	climatérico*	1,6

\* Há genótipos não-climatéricos conhecidos nestas espécies.

\*\* A taxa de respiração é muito dependente da cultivar e da condição fisiológica.

\*\*\* A resistência difusiva depende de cultivar e é afetada por tratamentos, como a aplicação de cera.

<sup>1</sup> Adaptado de Santelli (2006)

## 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 resistência à difusão com o uso de cera sobre toda a superfície do órgão. No caso particular dos frutos 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. Isto é um aumento expressivo de conservação pós-colheita com um tratamento economicamente viável.

## Função do O<sub>2</sub> na respiração

A principal função do O<sub>2</sub> na respiração aeróbica é comoceptor final de elétrons. Na respiração, em geral, a citocromo oxidase, uma enzima com enorme afinidade por oxigênio que possui km possivelmente inferior a 0,1% de O<sub>2</sub>, é a enzima que transfere os elétrons para o oxigênio molecular. Nery e Calbo (1994), por exemplo, por manometria a volume constante de órgãos volumosos estimaram valores de km de 0,0447% O<sub>2</sub>, ou 40 Pa (0,004 atm), para tubérculos de batata, valor próximo ao km estimado anteriormente por Yocum e Hanckett (1957) por outra técnica manométrica em *Aroid spadix*. Assim, por simples aplicação da equação de Michaelis-Menten deve-se esperar que concentrações de O<sub>2</sub> mitocondriais correspondentes a uma pressão parcial inferior 0,1% de O<sub>2</sub>, já seja suficiente para se obter mais da metade da taxa máxima de respiração.

Por esta razão, Nery e Calbo (1994) observaram que enquanto a concentração da atmosfera interna de raízes de batata-doce e de tubérculos de batata era reduzida de 16 kPa (.18 % de O<sub>2</sub>) até 1 kPa (.1,0 % de O<sub>2</sub>) havia uma redução muito modesta da taxa de respiração. Estes ensaios efetuados por manometria volume constante de órgãos volumosos, possibilitava medir ao mesmo tempo a taxa de consumo de O<sub>2</sub> e a concentração da atmosfera interna de O<sub>2</sub> nestes órgãos volumosos, durante ensaios de curta duração, de cerca de uma hora.

Sobre este tipo de ensaio é importante observar que as raízes de batata-doce e os tubérculos de batata tinham apenas .18% de O<sub>2</sub>, enquanto a atmosfera local do laboratório continha 20,9% de O<sub>2</sub>. Em outras palavras a concentração de O<sub>2</sub> na atmosfera

interna de frutas e hortaliças é menor que a da atmosfera que o cerca.

Assim, a primeira vista, parece surpreendente que em ensaios de armazenamento, muito mais longos, usualmente sejam reportadas substanciais reduções da taxa de respiração quando produtos, especialmente frutos climatéricos, apresentem taxa de respiração substancialmente reduzidas, quando armazenados em concentração de O<sub>2</sub> equivalentes a 5 e 10% O<sub>2</sub>, em ambientes de atmosferas controladas e de armazenamento hipobárico. Para a interpretação deve-se lembrar que nestes ensaios a concentração da atmosfera interna é menor do que a atmosfera controlada aplicada e a isto se soma o fato de que a produção e a ação biológica do etileno requerem concentrações relativamente elevadas de O<sub>2</sub> na atmosfera interna do produto. O etileno modula o amadurecimento e as próprias taxas de respiração. Outra causa menor de redução na taxa de respiração é que a planta apresenta diversas outras oxidases como AAC oxidase e polifenol oxidase que também consomem O<sub>2</sub>, porém com uma afinidade muito menor do que a oxidase final da respiração, a citocromo oxidase.

Assim, deve-se cuidar para que a concentração de O<sub>2</sub> na atmosfera interna nunca se aproxime de zero para evitar fermentação e perda do produto. Para isto, a concentração da atmosfera de armazenamento deve ser estabelecida de acordo com tabelas experimentais de acordo com a espécie, cultivar e temperatura de armazenamento, sem entrar em outros aspectos importantes de atmosfera controlada como o estágio de amadurecimento. Caso estes cuidados não sejam seguidos, então a concentração de extinção da respiração aeróbia pode ser atingida, e neste caso as fermentações passam a ser a forma de obtenção de energia e caso a disponibilidade de O<sub>2</sub> não seja rapidamente restabelecida, então a deterioração se estabelece após algumas horas ou dias, dependendo do produto.

## Ácidos orgânicos localização e seu papel na respiração

Os mitocôndrios são organelas diminutas com diâmetro entre 0,5 e 2 micrometros usualmente de pH relativamente alcalino com relação ao citoplasma. Deste modo nos mitocôndrios os ácidos orgânicos usualmente apresentam-se sem o próton na forma de bases conjugadas como o oxalacetato e o malato, onde possuem função quase catalítica, ao possibilitar a conversão do ácido pirúvico em CO<sub>2</sub> e água através do ciclo de Krebs e da cadeia respiratória. Mesmo em células vegetais com 100 ou mais mitocôndrios o volume mitocondrial é apenas uma fração centesimal do volume da célula vegetal, de modo que não é nesta organela que se

encontra a maior parte dos açúcares e ácidos orgânicos celulares.

O sabor, o aroma e até a aparência de frutas e hortaliças, em geral, depende mais das apreciáveis quantidades de açúcares, ácidos orgânicos, sais e substâncias orgânicas ativas no vacúolo. O vacúolo, ou vacúolos, é uma organela que pode ocupar mais de 80% do volume de células maduras e por se manterem em equilíbrio osmótico com o citoplasma, evidentemente contém, volumetricamente, proporcional quantidade de solutos. Tipicamente mais ácido que o citoplasma, o pH do vacúolo é da ordem de 4 a 5,5, porém em certos órgãos pode ser muito mais ácido e assim em certos frutos cítricos o pH chega a ordem 2. Além da riqueza em ácidos orgânicos e açúcares o vacúolo pode possuir outras substâncias características de cada espécie particular, como, por exemplo, as antocianinas que dão cor entre o vermelho e o azul dependendo pH da solução vacuolar. A antocianina é vermelho violeta em pH igual ou menor que 3, vermelho azulado em pH ao redor de 4,5 e azul escuro/púrpura em pH ao redor de 6, como em frutos de açaí.

Para o acúmulo de ácidos orgânicos, sacarose e outras substâncias no vacúolo as plantas utilizam variados sistemas de transporte ativo (com consumo de ATP) e passivo (sem consumo de energia metabólica) específicos para açúcares, ácidos orgânicos,  $H^+$ ,  $K^+$ ,  $Na^+$  e outras substâncias através das organelas celulares e em particular através da membrana do tonoplasto, que separa o vacúolo do citoplasma. Deste modo, há uma relação metabólica estreita entre a produção de energia pela componente mitocondrial da respiração e todo o funcionamento das plantas, incluindo o transporte de solutos no floema e o acúmulo de substâncias variadas nos vacúolos, que são, entre outras coisas, indispensáveis para possibilitar as nossas impressões sensoriais sobre as frutas e hortaliças.

## O que é climatérico e 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, e em comparação com as taxas de respiração pré-climatéricas. Sob temperaturas reduzidas, alguns frutos, como o tomate, simplesmente deixam de apresentar o pico climatérico em temperaturas reduzidas, no caso 8 °C. Outro aspecto importante que se observa é que o pico da evolução de etileno se tornou evidente bem antes de haver certeza sobre o início do pico de evolução respiratória de  $CO_2$ . Voltando novamente à comparação entre os picos de evolução de  $CO_2$  e de etileno também se pode observar que a magnitude relativa do aumento da evolução da produção de etileno foi centenas de vezes maior do que para o pico do  $CO_2$ , como é típico em estudos deste tipo.

Tecnologicamente, a importância do padrão climatérico de respiração está atualmente relacionado a práticas comerciais de pós-colheita como: determinação do ponto de colheita, através de medições de concentração de etileno na atmosfera interna, a campo; climatização de frutos pela aplicação de etileno [ $< 50 \text{ ml m}^{-3}$  (ppm)] útil para acelerar e uniformizar o amadurecimento do fruto de tomate e mais ainda para uniformizar o amadurecimento de frutos de banana.

Na Tabela 2 estão listados frutos e outros órgãos que possuem resposta climatérica e não climatérica. Assim, frutos não-climatéricos como o morango e a laranja podem apresentar curva de evolução de  $CO_2$  sem maiores variações no tempo, exceto por uma redução na evolução de  $CO_2$  logo após a antese nos estádios iniciais de desenvolvimento dos frutos. Órgãos com padrão não-climatérico de respiração também apresentam taxas de evolução de etileno reduzidíssimas, e sem pico, que requerem métodos e instrumentos muito sensíveis de detecção do etileno produzido.

O pico de evolução de  $CO_2$  e de etileno de frutos climatéricos também pode ser praticamente suprimido com atmosferas com reduzido  $O_2$  ou elevado  $CO_2$ , assunto que é detalhado na resposta outra questão neste capítulo.

Do ponto de vista de fisiologia vegetal há similaridades e diferenças nas respostas de frutos climatéricos e não-climatéricos ao tratamento com etileno. Similaridades são o fato de sob ação de etileno exógeno ocorrer aumento de respiração, aumento da ação de enzimas como aquelas que causam a degradação da clorofila e aceleração da senescência. Como diferença nos frutos climatéricos estes efeitos de aplicação de etileno com doses e durações suficientes são irreversíveis, na medida em que estes órgãos adquirem a capacidade, de produzirem etileno endógeno por um efeito

denominado autocatalítico, de acordo com o padrão climatérico típico do órgão.

O efeito do etileno sobre a degradação da clorofila, em particular, é utilizado comercialmente para amarelecer frutos de laranja. Consumidores na Europa e nos Estados Unidos associam a cor alaranjada, ausência de clorofila, com a maturidade adequada deste fruto. Povos de região tropical, ao contrário, temem laranjas sem cor verde na casca, porque imaginam que se tratam de frutos senescentes e de mau sabor. Este conflito de demandas entre consumidores decorre do fato de que a degradação da clorofila no campo, em condições de clima temperado e subtropical ocorre quando os dias começam a se tornar mais frios, condições de temperatura que simplesmente não ocorrem freqüentemente em ambientes tropicais. Assim, em ambiente tropical o ponto de colheita para consumo de laranja é definido de acordo com a relação entre açúcares e ácidos no fruto. Os consumidores de clima temperado, no entanto, em geral, consomem frutos de regiões tropicais como o Israel e o Brasil após terem sido tratados com etileno.

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

## Influência das concentrações de O<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub> sobre a taxa de respiração

Considerando-se os fundamentos da glicólise, do ciclo de Krebs, da fosforilação oxidativa e do km da citocromo oxidase (<0,1% O<sub>2</sub>) é difícil de se imaginar proporcionalidade entre a concentração de O<sub>2</sub> na atmosfera e taxa de respiração. A razão disto é que apesar do O<sub>2</sub> ser um reagente, a respiração é um processo por demais irreversível, no qual ocorre grande dissipação de energia livre 302 kcal/mol de glicose (180 g de glicose) para se aproveitar 384 kcal/mol dos 686 kcal/mol aproveitáveis na queima da glicose. O mesmo argumento de irreversibilidade, associado a um km para a citocromo oxidase inferior a 0,1% de O<sub>2</sub>, também é um indicativo de que não deva haver redução da taxa de respiração causada diretamente, por ação de massas na reação química, devido ao aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera de armazenamento.

No entanto, apesar destes argumentos são numerosos os exemplos nos quais o armazenamento em atmosferas com elevadas concentrações de CO<sub>2</sub> e reduzidas concentrações de O<sub>2</sub> causam expressivas reduções na taxa de respiração em

frutas e hortaliças. Assim, parece surpreendente que níveis de O<sub>2</sub> menores que 10% possam causar redução na respiração, e que sob atmosferas com 2,5% de O<sub>2</sub> a taxa de respiração de frutos de tomate seja reduzida à metade da respiração em uma atmosfera com 21% de O<sub>2</sub>. A explicação deste fenômeno de um lado pode envolver respostas homeostáticas do órgão durante o armazenamento em períodos longos. Nestas respostas não só é importante a carga energética, como também o efeito de longo prazo das concentrações reduzidas de O<sub>2</sub> 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 km da ordem de 5%, de modo que requer concentrações elevadas de O<sub>2</sub> para produzir etileno. Adicionalmente, sabe-se também o km do oxigênio para a ação do etileno também é da ordem de 5% de O<sub>2</sub> e que ação biológica do etileno é competitivamente inibida, de maneira significativa por concentrações de CO<sub>2</sub> superiores a 1% (BURG e BURG, 1962; YANG; HOFFMAN, 1984).

Parte dos efeitos de reduções de taxa de respiração causadas por concentrações de CO<sub>2</sub> elevadas (> 1%), que são observados, principalmente em frutos climatéricos, pode também ser explicado pelo efeito sobre a ação do etileno, tendo-se em vista que em concentrações elevadas o CO<sub>2</sub> causam 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 (BURG; BURG, 1962; YANG; HOFFMAN, 1984).

## A extinção da respiração aeróbica

A palavra extinção significa fim, assim extinção da respiração aeróbica significa um nível de oxigênio suficientemente reduzido no qual a respiração aeróbica é substituída pela fermentação como forma de suprir a planta com energia.

Do modo inverso extinção da fermentação é uma concentração mínima de O<sub>2</sub> acima da qual a fermentação deixa de ser o mecanismo de suprir as células com energia (ATP e NadH + H<sup>+</sup>).

Durante a extinção da respiração aeróbica ocorre um aumento da concentração de produtos da fermentação, que dependendo da planta pode ser etanol e CO<sub>2</sub> como ocorre em batata-doce (*Ipomea batatas* L) ou de ácido láctico como ocorre em tubérculos de batata (*Solanus tuberosum* L.). Assim, a medição de etanol ou lactato pode ser uma forma de estimar o ponto de extinção da respiração e o desaparecimento por converção e "bloqueio" da síntese destas substâncias pode ser o indicativo do

ponto de extinção da fermentação. No caso de organismos que como a batata-doce, que possuem fermentação alcoólica o simples acompanhamento da evolução de CO<sub>2</sub>, que aumenta na falta de O<sub>2</sub> pode ser utilizado como forma de estimar a concentração de O<sub>2</sub> que causa a extinção aeróbica. Em geral um valor ao redor de 1% de O<sub>2</sub> na atmosfera externa, na qual o produto se encontra armazenado.

De maneira tentativa Boersig *et al.* (1988) definem ponto de extinção da respiração aeróbica para pêra como a concentração de O<sub>2</sub> na qual a taxa de evolução de CO<sub>2</sub> é mínima, tendo-se em vista que etanol é um composto natural em diversos órgãos mesmo sob níveis de O<sub>2</sub> elevados, condição aeróbica. No caso de pêra o ponto de extinção aeróbica neste estudo ficou ao redor de 1,3 % de O<sub>2</sub>.

## Respiração resistente ao cianeto

A citocromo c oxidase, o acceptor final de oxigênio (O<sub>2</sub>) na cadeia respiratória, é fortemente inibida pelo cianeto, pelo monóxido de carbono (CO) e pela azida (NH<sub>3</sub><sup>-</sup>). Assim estes venenos respiratórios causam morte rápida em animais homeotérmicos. A maioria dos tecidos de plantas, como tubérculos de batata, no entanto, possuem considerável resistência ao cianeto, CO e NH<sub>3</sub><sup>-</sup>. A razão disto é que órgãos como a ervilha, o espinafre e a batata podem possuir 40% ou mais de sua respiração realizada por uma oxidase terminal alternativa, a ubiquinol oxidase (SIEDOW; UMBACH, 1995), que não é inibida por cianeto, mas que é inibida pelo ácido salicilhidroxâmico (SHAM). Além de plantas, fungos, algumas bactérias e alguns protozoários também possuem respiração resistente a cianeto.

Nesta rota respiratória alternativa os elétrons da respiração (NadH + H<sup>+</sup>) são carregados para um reservatório de ubiquinonas e a seguir para a única enzima específica da rota respiratória alternativa, a enzima ubiquinol oxidase, que transfere os elétrons da ubiquinona reduzida (ubiquinol) para o oxigênio molecular. Assim, na rota alternativa ocorre a formação de apenas 1 ATP por par de elétrons (NadH + H<sup>+</sup>), tendo-se em vista que dois sítios da cadeia respiratória não chegam a ser utilizados (SIEDOW; UMBACH, 1995), sem a participação da citocromo c oxidase.

A ubiquinol oxidase, enzima chave na respiração resistente ao cianeto é uma enzima alostérica localizada na membrana interna do mitocôndrio e que depende da disponibilidade abundante de ubiquinol. A ubiquinol oxidase é ativada por efetores como o ácido pirúvico e outros ácidos orgânicos (a-

ceto ácidos) que não são utilizados diretamente por esta enzima. A ubiquinol oxidase foi isolada apenas em 1987 após muitas tentativas. O sucesso se deu graças ao uso de anticorpos contra esta enzima por Elthon e McIntosh. Atualmente sabe-se que se trata de uma enzima transmembrana cuja capacidade de reduzir O<sub>2</sub> depende da ação de Fe<sup>2+</sup> no sítio ativo.

A função da rota alternativa da respiração, não é bem conhecida, porém, de acordo com a hipótese do fluxo elevado de energia é uma forma de "by pass", ou escape, quando o transporte de elétrons é muito elevado e a citocromo oxidase está saturada. Em espinafre (*Spinacea oleraceae*), por exemplo, a rota alternativa se torna ativa após varias horas de fotossíntese, quando a folha já desenvolveu elevado suprimento de carboidratos.

Em casos muito específicos a rota alternativa pode ser também utilizada, por exemplo, para aquecimento local – termogenese - para desta forma dispersar aromas que atraem polinizadores. Na família Aráceas a termogenese pode aumentar a temperatura dos tecidos florais, com flores femininas e masculinas em mais de 10 °C, em uma etapa denominada crise respiratória.

## Temperatura, respiração e vida útil pós-colheita

A constante de equilíbrio das reações bioquímicas em geral é influenciada pela temperatura de acordo com equação de Arrhenius (EQ. 1), que de fato foi proposta quatro anos antes (1984) por van 't Hoff:

$$k = A e^{-E_a/RT}$$

eq. 1

Onde k é a constante de equilíbrio da reação química, A é um parâmetro de ajuste, E<sub>a</sub> é a energia de ativação a ser vencida para que uma reação possa ocorrer, R é a constante dos gases e T é a temperatura absoluta, em graus Kelvin. Da equação de Arrhenius calcula-se que quanto mais elevada a temperatura mais rapidamente as reações bioquímicas ocorrem.

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.

Para pós-colheita em geral e respiração em particular estas noções podem ser utilizadas de maneira

simplificada, com a introdução da noção de  $Q_{10}$ , isto é, o aumento da velocidade da respiração a cada dez graus de aumento da temperatura.  $Q_{10}$  é portanto definido como:

$$Q_{10} = R_{T+10} / R_T$$

eq. 2

Onde  $R_T$  é a taxa de respiração na temperatura  $T$  e  $R_{T+10}$  é a taxa de respiração a uma temperatura 10 graus Célsius mais elevada. Para utilizar resultados obtidos em temperaturas que não são exatamente separadas de 10 °C, ou quando se faz ensaios com diferentes temperaturas o então  $Q_{10}$  pode ser estimado através da expressão:

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

eq. 3

Uma tecnologia desenvolvida para a aplicação desta noção de aumento de vida útil como função da redução extremada da temperatura é a denominada

hidroconservação, por meio da qual se pode aumentar a vida útil de certas frutas e hortaliças em mais de 50%, graças ao fato de armazená-las em um sistema com ajuste térmico rigoroso, que reduz grandemente o risco de congelamento do produto, que ocorreria caso o produto fosse armazenado em temperatura tão reduzida no interior de uma câmara fria convencional (LASSO et al., 2003).

A redução dos valores de  $Q_{10}$  com o aumento da temperatura pode ser verificado em trabalhos com o de Steffens et al. (2007) e em Ryall e Lipton (1979). De fato, de uma maneira geral os valores de  $Q_{10}$  tendem a ser muito elevados em temperaturas entre 5 °C e a temperatura máxima do ponto de congelamento das frutas e hortaliças, como listado em Kays (1991). Deste modo há grande aumento de vida útil quando se armazena em temperatura de 1 ou 2 graus menor, nesta faixa, como se pode calcular com a equação 3.

**Tabela 3.** Valores de  $Q_{10}$  aproximado de resultados de literatura de uma diversidade de frutas e hortaliças e as velocidades e vidas úteis relacionadas.

Temperatura	$Q_{10}$	Velocidade relativa	Vida útil relativa
0		1	1
10	6	6	1/6
20	4	24	1/24
30	2	48	1/48

Na tabela 3, por outro lado, procura-se ilustrar que em geral o valor de  $Q_{10}$  não é constante e de fato reduz com o aumento da temperatura. Idealmente o  $Q_{10}$  deveria ser um valor constante através das temperaturas. No entanto, apesar das tendências gerais sumariadas na tabela 3 há sim órgãos, como as raízes de cenoura, nos quais a aplicação das noções de  $Q_{10}$  é praticamente ideal, e nas quais os  $Q_{10}$  experimentais se mantêm ao redor de 2,0 entre zero e 30 °C. Também, convém lembrar que os aumentos de  $Q_{10}$  podem ser muito maiores que os ilustrados na tabela 5 em produtos sensíveis a injúrias de resfriamento como frutos de banana e raízes de batata-doce.

## Referências

- BOERSIG, M. R.; KADER, A. A.; ROMANI, R. J. Aerobic-anaerobic respiratory transition in pear fruit and cultured pear fruit cells. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 113, n.6, p.869-873, 1988.
- BURG, S. P.; BURG, E. A. Role of ethylene in fruit ripening. **Plant Physiology**, Saint Paul, v. 37, p.179-189, 1962.
- CALBO, A. G. 'Facili': uma adaptação eudimétrica para medir  $CO_2$  e  $O_2$  de microamostras de atmosferas modificadas e controladas. Disponível em: [http://www.cnph.embrapa.br/laborato/pos\\_colheita/faciliti.htm](http://www.cnph.embrapa.br/laborato/pos_colheita/faciliti.htm). Acesso em: 12 nov. 2007.



CALBO, A. G. 'Facili': uma adaptação eudimétrica para medição de componentes gasosos de microamostras da atmosfera interna de tecidos vegetais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 6., 1997, Belém. **Resumos...** Belém: SBFV, 1997. p. 218.

CALBO, A. G.; NERY, A. A.; HERRMANN, P. S. P. Intercellular deformations in compressed organs. **Annals of Botany**, London, v. 76, p. 365-370, 1995.

CALBO, A. G.; NERY, A. A. Methods for measurement of gas volume of fruits and vegetables. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.120, n. 2, p. 217-221, 1995.

CALBO, A. G.; NERY, A. A. Methods to measure gaseous volume in plants. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Brasília, DF, v. 6, n. 2, p. 153-162, 1994.

ESAU, K. **Plant anatomy**. New York: John Wiley, 1964. 767 p.

KAYS, S. J. Stress in harvested products. In: KAYS, S. J (Ed.). **Postharvest physiology of perishable plant products**. New York: van Nostrand-Reinhold, 1991. p. 337-408

NERY, A. A.; CALBO, A. G. Adapting constant-volume manometry for studying gas exchange by bulky plant organs, **Journal of the American Society for Horticultural Sciences**, Alexandria, v.119, n. 6, p. 1222-1229, 1994.

RYALL, A. L.; LIPTON, W. J. **Handling transportation and storage of fruits and vegetables: vegetables and melons**. Fresno: AVI Publishing, 1979. 587 p. v. 1

SANTELLI, P. **Fisiologia pós-colheita de frutos das palmeiras *Syagrus oleracea* (Mart) Becc. e *Mauritia vinifera* Mart**. 86 f. Dissertação (Mestrado) - Departamento de Botânica, Universidade de Brasília, Brasília, DF.

SIEDOW, J. N.; UMBACH, A. L. Plant mitochondrial electron transfer and molecular biology. **The Plant Cell**, Rockville, v. 7, p. 821-831, 1995.

SMITH, W. H. A new method for the determination of the composition of the atmosphere of flesh plant organ. **Annals of Botany**, London, v.11, p. 363-361, 1965.

STEFFENS, C. A.; BRACKMANN, A.; PINTO, J. A. V.; EISERMANN, A. C. Taxa respiratória de frutas de

clima temperado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 42, n. 3, p. 313-321, 2007.

THODAY, M. A. On the capillary eudimetric apparatus of Bonnier and Mangin for the analysis of air in investigating the gaseous exchanges of plants. **Annals of Botany**, London, v. 27, p. 565-573, 1913.

YANG, S. F.; HOFFMAN, N. E. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, Saint Paul, v. 35, p. 155-189, 1984.

YOCUM, C. S.; HACKET, D. P. Participation of cytochromes in the respiration of the aroid spadex. **Plant Physiology**, Saint Paul, v. 32, p. 186-191, 1957.



Ministério da  
Agricultura, Pecuária  
e Abastecimento



**Comunicado  
Técnico, 46**

Exemplares desta edição podem ser adquiridos na:  
Embrapa Hortaliças  
BR 060 km 9 Rod. Brasília-Anápolis  
C. Postal 218, 70359-970 - Brasília-DF

[www.cnph.embrapa.br](http://www.cnph.embrapa.br)  
Telefone: (61) 3385-9110  
Fax: (61) 3385-9042  
E-mail: [sac@cnph.embrapa.br](mailto:sac@cnph.embrapa.br)

1ª edição  
1ª impressão (2007): 500 exemplares

**Comitê de  
Publicações:**

Presidente: Gilmar P. Henz  
Secretária-Executiva: Fabiana S. Spada  
Editor Técnico: Flávia A. de Alcântara  
Supervisor Editorial: Sieglinde Brune  
Membros: Alice Maria Quezado Duval  
Edson Guiducci Filho  
Milza M. Lana

**Expediente**

Normatização Bibliográfica: Rosane M. Parmagnani  
Editoração eletrônica: Rafael M. Lobo