FISIOLOGIA DE LA RESPIRACION Y TRANSPIRACIÓN DE FRUTAS Y HORTALIZAS

Sergio Carballo[1]

RESPIRACION

Introducción

Las frutas y hortalizas son productos vivos y por lo tanto se caracterizan por cumplir los procesos fisiológicos de todos los seres vivos. Uno de los procesos más importantes es la respiración que combina el oxigeno del aire con moléculas orgánicas de los tejidos para formar compuestos intermedios, CO_2 y agua. La energía producida por las reacciones respiratorias se utiliza en enlaces energéticos de compuestos celulares o se desprende en forma de calor. El calor producido durante la respiración debe ser considerado en el diseño de cámaras de almacenamiento. Una gran parte de la tecnología de postcosecha se dedica a reducir la respiración y otras reacciones metabólicas asociadas con el mantenimiento de la calidad por medio del control del ambiente externo.

En general, la vida útil de los productos hortifruticolas varía en forma inversamente proporcional con la respiración. Esto se debe a que la respiración produce compuestos involucrados con características de calidad: ej. firmeza, azúcares, aroma, sabor, etc. Los productos y cultivares con mayor tasa de respiración tienden a tener una menor vida de almacenamiento que aquellas con baja tasa de respiración. Por ello, productos como brócoli, lechuga, espinaca y maíz dulce tienen una vida útil menor que manzanas, limones, cebollas y papas (Tabla 1).

Tabla 1. Tasa de respiración de algunos productos hortifruticolas (Gross, Kenneth C., Chien Yi Wang, and Mikal Saltveit. 2002.)

CLASIFICACION	RANGO A 5°C (mg CO_2 kg^{-1} h^{-1})	PRODUCTOS
MUY BAJA	<5	Nueces y dátiles
BAJA	5-10	Papa, cebolla, ajo, sandía, manzana, citrus uva, kiwi
MODERADA	10-20	Zanahoria, apio, repollo, zapallo, pepino, melón, morrón, tomate, banana, durazno, pera, ciruela, higo
ALTA	20-40	Coliflor, lechuga, berenjena, arvejas, frutilla, coliflor, palta
MUY ALTA	> 40	Espárrago, brócoli, maíz dulce, hongos, repollito de Bruselas, espinaca

[1] Ing.Agr. M.Sc. Postcosecha, Programa Nacional de Horticultura, INIA-Las Brujas
scarball@inia.org.uy

FACTORES QUE AFECTAN LA RESPIRACION

La respiración es afectada por un amplio rango de factores ambientales que incluyen: la luz, el estrés químico (ej. fumigantes), el estrés por radiación, el estrés hídrico, reguladores de crecimiento y ataques de patógenos. Sin embargo, los factores más importantes de postcosecha son la temperatura, la composición atmosférica y el estrés físico.

Temperatura: Sin duda, es el factor más importante ya que tiene un efecto muy marcado en las reacciones biológicas como la respiración. En el rango de 0 a 30 °C el incremento de temperatura causa un crecimiento exponencial en la respiración. La ley de Van't Hoff dice que la velocidad de las reacciones biológicas aumenta 2 a 3 veces por cada 10 °C de aumento en la temperatura.

El cociente de temperatura para un intervalo de 10 °C se conoce como el Q_{10}. Este cociente se calcula dividiendo la tasa de reacción a la máxima temperatura por la tasa a 10 °C menos de temperatura, ej. $Q_{10} = R_2/R_1$. El cociente de temperatura es útil porque nos permite calcular la tasa de respiración a una determinada temperatura desde una tasa conocida a otra temperatura. Sin embargo, la tasa respiratoria no sigue un patrón ideal, y por lo tanto el Q_{10} puede variar considerablemente con la temperatura. A altas temperaturas, el Q_{10} es normalmente más bajo que a bajas temperaturas. Las cifras típicas para el Q_{10} son:

Temperatura	**Q_{10}**
0 a 10 °C	2.5 a 4.0
10 a 20 °C	2.0 a 2.5
20 a 30 °C	1.5 a 2.0
30 a 40 °C	1.0 a 1.5

Estos valores típicos de Q_{10} permiten construir tablas que muestran el efecto de la respiración en el deterioro y vida útil relativa de productos vegetales típicos (Tabla 2). Esta tabla muestra que si un producto tiene una vida útil media de 13 días a 20 °C puede almacenarce por hasta 100 días a 0 °C y que no durará más de 4 días a 40 °C.

Tabla 2. Efecto de la temperatura en la tasa de deterioro (Gross, Kenneth C., Chien Yi Wang, and Mikal Saltveit. 2002).

Temperatura (°C)	**Q_{10} Estimado**	**Velocidad relativa de deterioro**	**Vida útil relativa**
0	-	1.0	100
10	3.0	3.0	33
20	2.5	7.5	13
30	2.0	15.0	7
40	1.5	22.5	4

Estrés por frío – Aunque normalmente la respiración se reduce a bajas temperaturas, algunos productos (principalmente los de origen tropical), tienen un comportamiento respiratorio anormal con temperaturas menores de 10 a 12 °C. El Q_{10} es mucho mayor a temperaturas bajas en productos sensibles al frío que en los tolerantes.

La respiración puede incrementarse drásticamente a bajas temperaturas o cuando el producto regresa a temperaturas mayores.

Este crecimiento de la respiración se presume que refleja el esfuerzo de las células por limpiar metabolitos intermedios que son acumulados durante el frío, y también por reparar los daños en las membranas y otras estructuras intercelulares. El aumento de la respiración es solo uno de los síntomas que se producen por el daño por frío.

Estrés por calor – Cuando la temperatura aumenta por encima del rango fisiológico, se reduce la tasa de respiración. Cuando el tejido alcanza temperaturas cercanas a la muerte térmica, el metabolismo es alterado y las enzimas se desnaturalizan, la tasa respiratoria se hace negativa.. Muchos tejidos pueden tolerar altas temperaturas por períodos cortos de tiempo (minutos). Esta propiedad se usa para favorecer la muerte de hongos sobre la superficie de algunas frutas. Además, se utilizan golpes térmicos (exposición corta a temperaturas altas) que pueden modificar la respuesta del tejido a otros daños de estrés.

Composición atmosférica: Se requieren niveles adecuados de O_2 para mantener la respiración. El nivel de O_2 en el ambiente que reduce mejor la respiración pero manteniéndola aeróbica varía con cada producto. En la mayoría de los cultivos, un 2 a un 3 % de O_2 en el ambiente produce una reducción benéfica en la tasa respiratoria y otras reacciones metabólicas. En algunos casos niveles tan bajos como 1 % mejoran la conservación (ej. Manzanas), pero condicionado a que la temperatura de almacenamiento sea la óptima. A mayores temperaturas, la demanda de ATP puede superar la oferta y por lo tanto producirse respiración anaeróbica. El conocimiento de éstos principios es fundamental para el manejo de las atmósferas controladas. Los requerimientos de O_2 de los productos deben ser considerados en la selección de técnicas de manipuleo en postcosecha como ser el encerado, uso de films y empaque. En ocasiones se producen micromodificaciones en la atmósfera no deseadas que resultan en procesos de fermentación de los productos y desprendimiento de olores desagradables.

El aumento de niveles de CO_2 en el ambiente reduce la respiración en algunos productos, retrasa la senescencia y enlentece el crecimiento de hongos. En ambientes con poco O_2, si se aumenta el CO_2 puede ocasionar fermentación. Sin embargo, algunos productos pueden tolerar brevemente el almacenamiento en una atmósfera con solo N_2 o con muy altas concentraciones de CO_2 (algunos días a baja temperatura). La base bioquímica que explica este fenómeno aún no se conoce.

Estrés físico: Pequeños golpes en los productos puede afectar la respiración y en casos extremos se asocian con aumentos sustanciales en la respiración que frecuentemente se relacionan con aumento en la producción de etileno. El estrés físico se produce por heridas que inducen a un amplio rango de cambios fisiológicos en los tejidos adyacentes. La respiración inducida por daños es generalmente transitoria por algunas horas o días. Sin embargo, en algunos tejidos las heridas estimulan el desarrollo de cambios en el desarrollo como ser maduración acelerada.

Estado de desarrollo: La tasa de respiración varia entre y dentro de los productos. Los órganos de almacenamiento como los tubérculos tienen baja tasa respiratoria. Por otro lado, los tejidos vegetativos o meristemas florales como el espárrago o brócoli tienen una tasa de respiración muy alta. A medida que los órganos de la planta maduran, la tasa de respiración se reduce.

Esto significa que los productos cosechados durante el crecimiento activo, como la mayoría de las hortalizas y los frutos inmaduros tienen una tasa respiratoria alta y que los frutos maduros u órganos de almacenamiento tienen una tasa respiratoria relativamente baja.

Después de la cosecha, la tasa respiratoria se reduce; en los frutos no climatéricos y en los órganos de almacenamiento en menor grado, y en los tejidos vegetativos y frutos inmaduros más rápidamente. Una excepción importante a la caída respiratoria general, la ocupan los productos climatéricos que tienen un aumento respiratorio que en ocasiones es muy acentuado (Fig. 1). Este aumento ha sido tema de intensos estudios por muchos años y se los ha descripto en 4 fases: 1) Mínimo preclimatérico, 2) aumento climatérico, 3) pico climatérico y 4) decline postclimatérico.

Figura 1. Fases de la respiración climatérica de los frutos (Gross, Kenneth C., Chien Yi Wang, and Mikal Saltveit. 2002).

La división de frutos en climatéricos y no climatéricos ha sido muy útil para los fisiólogos de postcosecha. Sin embargo, algunos frutos, como el kiwi y el pepino, parecen no encajar perfectamente en ningún grupo. El pico respiratorio también ocurre durante el estrés y en otros estados de desarrollo, pero un perfecto climaterio solo ocurre durante la maduración de los frutos. La siguiente es una clasificación general de frutos de acuerdo a su comportamiento respiratorio durante la madurez:

Frutos climatéricos	**Frutos no climatéricos**
Manzana	Pepino
Banana	Uva
Palta	Pomelo
Higo	Limón
Kiwi	Aceituna
Mango	Naranja
Durazno	Morrón
Pera	Ananá
Ciruela	Frutilla
Tomate	
Melón	

IMPLICANCIAS DE LA RESPIRACION

Vida útil y Tasa Respiratoria: En general, existe una relación inversa entre la tasa respiratoria y vida útil de postcosecha de productos frescos. Cuanto más alta la tasa respiratoria, más perecible es el producto. Un resumen de tasas respiratorias se muestra en la tabla 3. La respiración tiene un rol preponderante en la vida de postcosecha de productos frescos ya que refleja la actividad metabólica de los tejidos con la pérdida de sustratos y síntesis de otros compuestos; además implica la liberación de energía en forma de calor.

Tabla 3. Resumen de nivel aproximado de respiración (mg CO2 kg-1 h-1) y de producción de etileno (µL C2H4 kg-1 h-1) para diversas frutas y hortalizas comercializadas en Uruguay. Los valores son aproximaciones de promedios obtenidos en rangos de temperatura. Los valores en paréntesis para etileno son las temperaturas en las que fue medido. Para calcular el calor producido, multiplicar los mg kg-1 h-1 por 220 para obtener BTU por tonelada americana por día o por 61 para obtener kcal por tonelada métrica por día (adaptado de Gross, Kenneth C., Chien Yi Wang, and Mikal Saltveit. 2002).

Producto		0 °C	5 °C	10 °C	15 °C	20 °C	25 °C	Producción de etileno
		(mg CO_2 kg^{-1} h^{-1})						(µL C_2H_4 kg^{-1} h^{-1})
Aceituna		sd [a]	15	28	sd	60	sd	< 0.5 (20 °C)
Ajo	Bulbo	8	16	24	22	20	sd	muy baja
Ananá		sd	2	6	13	24	32	< 1.0 (20 °C)
Apio		15	20	31	40	71	sd	< 0.1 (20 °C)
Arándano		6	11	29	48	70	101	varía; 0.5 to 10.0
Arveja		38	64	86	175	271	313	< 0.1 (20 °C)
Banana	Madura	sd	sd	80	140 [c]	280	sd	5.0 (15 °C)
Berenjena	Americana	sd	sd	sd	69 [d]	sd	sd	0.4 (12.5 °C)
Berenjena	Blanca	sd	sd	sd	113 [d]	sd	sd	0.4 (12.5 °C)
Berro		18	46	98	180	320	410	sd
Boniato	Sin curar	sd	sd	sd	29	sd	60	sd
Boniato	Curado	sd	sd	sd	22	sd	sd	sd
Broccoli		21	34	81	170	300	sd	< 0.1 (20 °C)
Brotes alfalfa		23	42	96	sd	sd	sd	< 0.1 (10 °C)
Cebolla	Seca	3	4	7	10	15	27	< 0.1 (20 °C)
Cebolla	De verdeo	20	30	50	90	140	180	sd
Ciruela	Madura	3	6	10	12	20	60	< 5.0 (0 °C)
Coliflor		17	21	34	46	79	92	< 1.0 (20 °C)
Chauchas	Chatas	20	34	58	92	130	sd	< 0.05 (5 °C)
Chauchas	Alargadas	40	46	92	202	220	sd	< 0.05 (5 °C)
Durazno	Maduro	5	sd	20	sd	87	sd	5.0 (0 °C)
Endivia		45	52	73	100	133	200	muy baja
Espárrago [b]		60	105	215	235	270	sd	2.6 (20 °C)
Espinaca		21	45	110	179	230	sd	muy baja
Frutilla		16	sd	75	sd	150	sd	< 0.1 (20 °C)

Guayabo		sd	sd	34	sd	74	sd	10 (20 °C)
Higo		6	13	21	sd	50	sd	0.6 (0 °C)
Hinojo		19 [c]	sd	sd	sd	32	sd	4.3 (20 °C)
Hongos		35	70	97	sd	264	sd	< 0.1 (20 °C)
Kiwi	Maduro	3	6	12	sd	19	sd	75
Lechuga	Americana	12	17	31	39	56	82	muy baja
Lechuga	Mantecosa	23	30	39	63	101	147	muy baja
Limón		sd	sd	11	19	24	sd	< 0.1 (20 °C)
Maíz dulce		41	63	105	159	261	359	muy baja
Mandarina	(Tangerina)	sd	6	8	16	25	sd	< 0.1 (20 °C)
Mango		sd	16	35	58	113	sd	1.5 (20 °C)
Manzana	De otoño	3	6	9	15	20	sd1	mucha variación
Manzana	De verano	5	8	17	25	31	sd	mucha variación
Melón	Escrito	6	10	15	37	55	67	55
Melón	Honey Dew	sd	8	14	24	30	33	muy baja
Menta		20	sd	76	sd	252	sd	muy baja
Morrón		sd	7	12	27	34	55	< 0.2 (20 °C)
Nabo	Sin hojas	7	10	14	22	24	sd	sd
Naranja		4	6	8	18	28	sd	< 0.1 (20 °C)
Orégano		22	sd	101	sd	176	sd	muy baja
Palta		sd	35	105	sd	190	sd	> 100 (ripe; 20 °C)
Papa	Curada	sd	5	8	9	12	sd	< 0.1 (20 °C)
Papa	Sin curar	sd	12	16	17	22	sd	< 0.1 (20 °C)
Pelón	Maduro	5	7	20	38	87	sd	5.0 (0 °C)
Pepino		sd	sd	26	29	31	37	0.6 (20 °C)
Perejil		30	60	114	150	199	274	muy baja
Pomelo		sd	sd	sd	< 10	sd	sd	< 0.1 (20 °C)
Rabanito	Con hojas	16	20	34	74	130	172	muy baja
Rabanito	Sin hojas	6	10	16	32	51	75	muy baja
Remolacha		5	11	18	31	60	sd	< 0.1 (0 °C)
Repollito	de brusela	40	70	147	200	276	sd	< 0.25 (7.5 °C)
Repollo		5	11	18	28	42	62	< 0.1 (20 °C)
Sandía		sd	4	8	sd	21	sd	< 1.0 (20 °C)
Tomate	Pintón	sd	6	15	22	35	43	10.0 (20 °C)
Zanahoria	Sin hoja	15	20	31	40	25	sd	< 0.1 (20 °C)
Zapallito	Inmaduro	25	32	67	153	164	sd	< 1.0 (20 °C)
Zapallo	De guarda	sd	sd	99	sd	sd	sd	muy baja

a. sd = Sin datos. b. día después de la cosecha. c. a 13 °C. d. a 2 °C. e. **Muy baja es considerada cuando es** < 0.05 µL kg-1 h-1.

Pérdida de sustrato: El uso de los sustratos de respiración puede resultar en pérdida de reservas alimenticias en el tejido y pérdida de calidad degustativa (especialmente el dulzor) y valor alimenticio para el consumidor. Para algunos productos que se almacenan por períodos extensos, como ser cebollas, la pérdida de peso por respiración puede ser significativa. Cuando una hexosa como la glucosa es el sustrato, 180 g de azúcares se pierden por cada 264 g de CO_2 producidos por el producto. La tasa de peso seco perdida puede ser estimada de la siguiente manera: Pérdida de peso seco (g kg^{-1} h^{-1}) = respiración (mg CO_2 kg^{-1} h^{-1}) x 0.068, o % de pérdida de peso seco (g 100 g^{-1} h^{-1}) = respiración (mg CO_2 kg^{-1} h^{-1} x 68 x 10^{-6}). Por ejemplo: las cebollas a 30 °C respiran unos 35 mg CO_2 kg^{-1} h^{-1}.

El porcentaje de pérdida de peso seco por hora será 35 x 0.68/10,000 = 0.0024%, mientras que el porcentaje de pérdida de peso seco por mes será de 0.0024 x 24 x 30 = 1.73%.

Síntesis de Nuevos Compuestos: El almacenamiento de postcosecha puede ser usado tanto para prevenir pérdidas de calidad como para promover cambios que mejoren la calidad. La calidad de la mayoría de las hortalizas como pepinos y lechuga y las frutas no climatéricas como las frutillas es máxima a la cosecha y el almacenamiento a condiciones óptimas se utiliza solo para prevenir el deterioro.

Por otro lado, muchas flores (ej. rosas y claveles), frutos no climatéricos (ej. limones y naranjas), y frutos climatéricos (ej. bananas y tomates) se cosechan antes de alcanzar su mejor calidad y se almacenan en condiciones que permitan el mejor desarrollo de su calidad. En el primer caso, no se necesita que se sinteticen productos nuevos ya que llevan a reducir la calidad (ej. las enzimas que destruyen clorofila en lechuga, o promueven la lignificación en el espárrago). En el segundo caso, la síntesis de pigmentos y volátiles (ej. lycopene en tomates y amylo esteres en banana) , pérdida de clorofila (ej. enzimas que degradan la clorofila de banana y limones), y la conversión de almidón en azúcares (ej. aumento del dulzor de manzanas y bananas) son necesarios para el desarrollo de la mejor calidad. Estas reacciones de síntesis requieren energía y se producen moléculas orgánicas por la respiración.

Liberación de Energía en forma de Calor: El calor producido por la respiración o calor vital, de unas 673 kcal por cada mol de azúcar utilizado (180 g), puede ser un factor relevante para establecer los requerimientos durante el transporte y almacenamiento. El calor vital puede ser considerado para seleccionar los métodos más apropiados de enfriamiento, diseño de empaque, palletizado, y cámaras de almacenamiento (ej. capacidad de refrigeración, circulación de aire y ventilación). Las tasas aproximadas de producción de calor por varios cultivos a diferentes temperaturas de almacenamiento pueden ser calculadas por la tasa respiratoria de los frutos y hortalizas contenidas en la tabla 3.

El cálculo del calor producido por respiración muestra que por cada mg de CO_2 producido se desprenden 2.55 cal. En el lenguaje de ingeniería de la refrigeración, una tasa respiratoria de 1 mg CO_2 kg^{-1} h^{-1} significa una producción de calor de 61.2 kcal por tonelada métrica^{-1} día^{-1} ó 220 BTU ton^{-1} día^{-1}. Las BTU son las unidades térmicas británicas que aún son de uso común.

Productos que tienen una tasa respiratoria alta, requieren una mayor refrigeración que los que tienen una tasa respiratoria baja para mantenerlos a una temperatura específica. Por ejemplo, espárragos, brócolis, hongos y arvejas respiran unas 10 veces más que manzanas, repollos, limones y tomates.

Significado del Cociente Respiratorio (QR): La composición de un producto frecuentemente determina cuál sustrato se utiliza en la respiración y por lo tanto el valor del QR. El QR se define como la relación entre CO_2 producido y O_2 consumido; CO_2 y O_2 pueden medires en moles o volúmenes. Dependiendo del sustrato a ser oxidado, los valores de QR de productos fresco varían entre 0.7 a 1.3 en respiración aeróbica. Cuando los carbohidratos se respiran en forma aeróbica, el QR es cercano a 1, mientras que es < 1 en lípidos, y > 1 en ácidos orgánicos.

Un QR muy alto generalmente indica una respiración anaeróbica y producción de etanol. En estos tejidos, un cambio rápido en QR puede ser usado como un indicativo del cambio de respiración aeróbica a anaeróbica.

Significado de la Tasa de Respiración: La tasa de cualquier reacción puede ser determinada midiendo la tasa a la cual los sustratos desaparecen o productos se forman. Además del agua producida durante la respiración, que es insignificante comparada con la cantidad de agua contenida en los productos cosechados, todos los sustratos y productos se han usado para determinar la tasa de la respiración.
Por ejemplo, pérdida de glucosa, pérdida de O_2, aumento de CO_2, y producción de calor. El método más común es medir la producción de CO_2 con sistemas estáticos o dinámicos.

En un **sistema estático**, el producto se encuentra dentro de una campana hermética y muestras de gas se toman luego que se acumula suficiente CO_2 para una medición precisa por los instrumentos comercialmente disponibles, por ejemplo un cromatógrafo de gases o un analizador de CO_2 infrarrojo. Si la campana es sellada adecuadamente, el CO_2 debe aumentar en forma lineal con el tiempo. Multiplicando el cambio de concentración por el volumen del contenedor y dividiendo por el peso del producto y duración entre muestreos se obtendrá la tasa de producción.

En un **sistema dinámico**, un flujo de aire (u otra mezcla de gas) se pasa a través de la campana a una tasa conocida. El sistema alcanzará el equilibrio (> 99.3%) en aproximadamente el mismo tiempo que se requiere para pasar 5 veces el volumen de aire a través de la campana. La diferencia de concentración de CO_2 entre la entrada y la salida a la campana luego que se ha alcanzado el equilibrio se mide por muestreos y análisis de gases en ambos puntos. Multiplicando la diferencia de la concentración por el flujo y dividiendo por el peso del producto se calcula la tasa de producción.

Bioquimica de la Respiración: La respiración es la descomposición oxidativa de un complejo de sustratos moleculares presentes en las células, tales como almidón, azúcares, y ácidos orgánicos, a moléculas más simples como CO_2 y H_2O. Por otro lado, se produce energía y moléculas intermediarias que se requieren para sostener las reacciones metabólicas esenciales para mantener la organización celular y la integridad de las membranas de las células vivientes. Ya que la tasa de respiración está muy ligada a la tasa de metabolismo, la medida de la respiración provee una fácil y no destructiva manera de monitorear el estado metabólico y fisiológico de los tejidos. Por ejemplo, la senescencia y madurez están indicados en los cambios de la respiración.

El mantenimiento del flujo de compuestos energéticos como la adenosina trifosfato (ATP), nicotinamida adenina dinucleótida (NADH) y pirofosfato (Ppi) es la función primordial de la respiración. El proceso general de la respiración aeróbica involucra la regeneración del ATP desde ADP (adenosina difosfato) y Pi (fósforo inorgánico) con la consiguiente liberación de CO_2 y H_2O. Si la glucosa se usa como sustrato, la ecuación general de respiración puede escribirse de la siguiente manera:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6\,H_2O + 686 \text{ kcal/mol}$$

Los componentes de ésta reacción tienen varios orígenes y destinos. Un mol de glucosa (180 g) puede provenir de azúcares simples almacenados en complejos de polisacáridos de glucosa y sucrosa como el almidón.

Las grasas y proteinas pueden provenir de sustratos de la respiración, pero sus derivados (ej. ácidos grasos, glicerol y aminoácidos), entran a estados más tardíos en el proceso general como moléculas más pequeñas y parcialmente metabolizadas. Los 192 g de O_2 (6 moles x 32 g mol^{-1}) utilizados para oxidar un mol de glucosa se difunden desde la atmósfera hacia el tejido, mientras que los 6 moles de CO_2 (264 g) se difunden desde la atmósfera hacia el tejido. Los 6 moles de H_2O (108 g) que se producen, se incorporan en la solución acuosa de las células.

Existen tres destinos de la energía liberada en la respiración aeróbica (686 kcal mol^{-1}). Unas 13 kcal se pierden debido al aumento en la entropía (desorden) cuando se rompe el complejo de moléculas de glucosa en moléculas más simples.

De las restantes 673 kcal disponibles para realizar trabajo unas 281 kcal (un 41% del total de energía) se usan para producir 38 moléculas de ATP (38 ATP * 7.4 kcal/ATP). Las 392 kcal restantes (57%) se pierden en forma de calor. Por lo tanto, la mayor parte de la energía producida en la respiración se pierde como calor.

La respiración aeróbica involucra un complejo de tres reacciones, cada una de las cuales es catalizada por un número especifico de enzimas que pueden: 1) agregar una molécula de fosfato con energía como sustrato, 2) redistribuir las moléculas, o 3) transformar en moléculas más simples. Esas tres reacciones metabólicas son la glicólisis, el ciclo del ácido tricarboxílico (TCA), y el sistema de transporte de electrones.

Glicólisis: Este proceso ocurre en el citoplasma de las células e involucra la producción de dos moléculas de piruvato por cada molécula de glucosa. Cada una de las 10 secuencias de reacciones de la glicólisis son catalizadas por enzimas. Dos enzimas claves de la glicólisis son la fosfofrutokinasa (PFK) y la piruvato kinasa (PK). Las células pueden controlar el nivel de producción de energía alterando la tasa de glicólisis, principalmente por el control de la actividad de PFK y PK. El ATP producido en la respiración se usa como inhibidor por feed-back de la actividad de PFK. En la glicólisis se producen dos moléculas de ATP y dos moléculas de NADH por cada molécula de glucosa.

Ciclo del ácido tricarboxílico (TCA): Este proceso ocurre en la matriz de las mitocondrias e involucra la degradación del piruvato en CO_2 por nueve reacciones enzimaticas secuenciales. El piruvato es decarboxilado (pierde CO_2) para formar acetato que se condensa con una coenzima para formar acetil CoA. Este compuesto luego entra al ciclo por condensación con oxaloacetato para formar ácido cítrico. El ácido cítrico tiene tres grupos de carboxilos por los que el ciclo toma su nombre. A través de una serie de siete arreglos sucesivos, por oxidaciones y decarboxilaciones, el ácido cítrico se convierte otra vez en oxaloacetato que luego vuelve a aceptar otra molécula de acetil CoA. Además de producir varias moléculas pequeñas que luego son usadas para reacciones de síntesis en la célula, el ciclo del TCA también produce una molécula de flavin adenida dinucliótido ($FADH_2$) y cuatro moléculas de NADH por cada molécula de piruvato metabolizada.

Sistema de Transporte de Electrones: Se produce a nivel de las membranas de la mitocondria e involucra la producción de ATP desde los intermediarios $FADH_2$ y NADH. La energía que está en una molécula de $FADH_2$ y NADH es mayor a la que se necesita en los procesos celulares. En una serie de reacciones, una molécula de NADH produce tres moléculas de ATP, mientras que una molécula de $FADH_2$ produce dos moléculas de ATP.

La producción de ATP no solo depende de la energía contenida en NADH y FAD, sino que además del ambiente químico (ej. pH y concentración de iones) dentro de la célula y la mitocondria.

En ausencia de O_2, se detiene el consumo del NADH y $FADH_2$ acumulado en forma reducida y oxidada (ej. NAD^+ y FAD) en el ciclo del TCA y la glicólisis queda como única fuente de producción de ATP. La regeneración del NAD^+ es esencial para la sobrevivencia de la célula en forma anaeróbica y tiene lugar durante la decarboxilación oxidativa del piruvato a etanol en el metabolismo fermentativo.

La fermentación producida durante la respiración anaeróbica involucra la conversión de azúcares hexosas en alcohol y CO_2 en ausencia de O_2. El piruvato producido a través de la glicólisis por vía de una serie de reacciones que no requieren O_2 puede convertirse en ácido láctico, ácido málico, acetil-CoA, o acetaldehído. La vía escogida depende del pH de la célula antes del estrés y la necesidad metabólica de la célula.
La acidificación del citoplasma aumenta la actividad de la enzima piruvato decarboxilasa que descompone el piruvato para formar CO_2 y acetaldehído. El acetaldehído se convierte en etanol por la enzima alcohol dehidrogenasa con la consiguiente regeneración del NAD^+. En la respiración anaeróbica (fermentación alcohólica) se producen dos moléculas de ATP y 21 kcal de energía calorífica por cada molécula de glucosa.

Para mantener la producción de ATP de acuerdo a la demanda aeróbica, se necesitan 19 veces más glucosa y la glicólisis aumentará en la misma proporción. Sin embargo, ya que solo dos moléculas de CO_2 se producen durante la glicólisis y no seis como la respiración aeróbica, la tasa de producción de CO_2 no se incrementará en 19 veces, sino que solo en 6.3 veces (ej. 19 ÷ 3). Al mismo tiempo, habrá una acumulación sustancial de etanol y pequeñas cantidades de acetaldehído. Sin embargo, la glicólisis es común que aumente solo 3 a 6 veces.

La concentración de O_2 que produce un cambio de respiración aeróbica a anaeróbica varia entre tejidos y se conoce como punto de extinción, el punto de compensación anaeróbica y como el cambio fermentativo. Ya que la concentración de O_2 en cualquier punto de una fruta u hortaliza varía con la tasa de difusión de los gases y con la respiración, algunas partes del producto pueden realizar respiración anaeróbica mientras otras permanecen aeróbicas.

TRANSPIRACION

El mayor componente de las frutas y las hortalizas es el agua. Esta característica hace que los productos pierdan agua siempre que el contenido de agua del aire sea menor que el contenido de agua disponible para la evaporación del producto.

Tabla 4. Contenido de agua de frutas y hortalizas de Uruguay (Tor, Estela y Ma. De los Angeles Herrera. 2002).

Hortalizas	Contenido de Agua (%)	Frutas	Contenido de Agua (%)
Acelga	91	Banana	74
Ajo	70	Ciruela	86
Arveja	81	Durazno	87
Boniato	73	Frutilla	90
Brócoli	87	Higo	78
Cebolla	92	Kiwi	80
Coliflor	91	Limón	89
Espárrago	93	Mandarina	84
Espinaca	90	manzana Red deliciosa	84
Lechuga	96	Melón	85
Maíz dulce	71	Naranja	85
Papa	78	Palta	72
Perejil	89	Pera	82
Puerro	77	Pomelo	93
Rabanito	89	Sandía	93
Rep. Bruselas	86		
Repollo	94		
Tomate	94		
Zanahoria	91		
Zapallo	91		

La transpiración es la pérdida de agua en forma de vapor a través de la cutícula, estomas o lenticelas del área expuesta al aire. Esta pérdida de agua es de gran importancia, porque afecta la apariencia, la textura y el peso comercial del producto. Cuando el producto ha perdido entre un 5% a un 8% de peso se aprecia una pérdida de turgencia que desmerece su valor comercial para el mercado en fresco.

La turgencia de las células se pierde porque el agua del citoplasma, se desplaza a través de las membranas y por los espacios intracelulares hasta la superficie del vegetal, para reponer la humedad que ha sido retirada hacia el aire por transpiración. Al perder turgencia el producto se vuelve flácido y luego llega al marchitamiento.

El agua en las frutas y hortalizas la encontramos en dos formas, como agua ligada y como agua libre. El agua ligada es una porción pequeña y muy estable, mientras que el agua libre puede ser removida del vegetal con facilidad.

Estos conceptos permiten conocer el mecanismo base de la transpiración o sea la evaporación del agua del tejido expuesto. Supongamos que el vegetal que tenemos en estudio tiene un contenido de agua (HR) de 96% y el aire que rodea el vegetal tiene una HR de 70%, por tanto existe una diferencia de 26%. Esta diferencia tiende a disminuir hasta lograr el equilibrio.

Por tanto estamos analizando dos HR a igual temperatura, lo que nos hace pensar que las presiones de vapor de agua son diferentes. La PV del vegetal es cercano al máximo y la del aire es muy baja. El equilibrio se logra cuando las PV del vegetal y del aire son iguales. Para que esto suceda la HR del aire debe aumentar y la del vegetal disminuir y por tanto perder agua.

La **Intensidad de Transpiración o Tasa de Transpiración (TR)** se mide como la pérdida de peso por unidad de peso y por unidad de tiempo. Podemos aplicar la siguiente fórmula:

TR= (PI-PF)/(PI*T)

PI= peso inicial
PF= peso final
T= tiempo

FACTORES QUE AFECTAN LA TRANSPIRACION

La intensidad de la transpiración puede ser afectada por las características propias del vegetal o por el medio ambiente que lo rodea. Los factores internos del vegetal que afectan la transpiración son:

- **Especie o variedad**: Cada producto tiene un ritmo característico de transpiración a condiciones ambientales normales.
- **Tipo de tejido**: Cada tejido tiene una velocidad propia de transpiración que obedece a diferencias funcionales y estructurales.
    - Las hojas suelen tener una gran área superficial expuesta. A mayor área expuesta mayor transpiración.
    - El espesor y la permeabilidad de la cutícula normalmente están ligados al grado de madurez . A mayor permeabilidad, mayor transpiración.
    - La presencia de vellosidades epidérmicas aumenta la transpiración.
    - La presencia y distribución de estomas y sus características afectan la transpiración.
    - Cuanto más joven el tejido mayor es la transpiración.
    - Productos bien desarrollados y con película cerosa acumulada (ej. curado de boniato) tienen una cutícula más impermeable.
- **Relación área/volumen:** Frutos o vegetales pequeños tienen una alta relación área/volumen y por lo tanto una mayor intensidad de transpiración.
- **Sanidad e integridad del vegetal:** Cuanto más sano y menos heridas tenga el producto menor será la transpiración.

Los factores del ambiente que afectan la transpiración son:

Humedad Relativa Ambiente (HR): Es el factor que más afecta la transpiración. La humedad del aire que rodea al vegetal o HR se define como el cociente de la **Presión de Vapor (PV)** de agua en el aire y la presión máxima de vapor de agua a igual temperatura (PV de saturación), expresada en porcentaje.

HR= PV H_2O/PV H_2O,s

La HR es un término comúnmente utilizado para indicar la humedad del aire húmedo, pero no tiene mucho significado si no se lo asocia a la temperatura del bulbo seco del aire. Estas dos variables permite la determinación de la PV del agua, que viene a ser un mejor índice del grado de humedad del aire húmedo. La PV del agua se expresa normalmente en kPa ó en mmHg.

Si el aire que rodea el producto tiene una HR baja, significa que la PV del aire es baja con respecto a la máxima PV del agua que se pueda lograr a esta temperatura. Esta PV máxima siempre está muy cerca de la PV en la superficie del producto. Cuanto mayor la diferencia de PV del aire y vegetal, mayor será el flujo de agua del vegetal al aire.

En la figura 2 se observa como varia la PV del agua con respecto a la temperatura y HR. Podemos apreciar cuán grandes son las diferencias de PV cuando a una temperatura constante varía la HR.

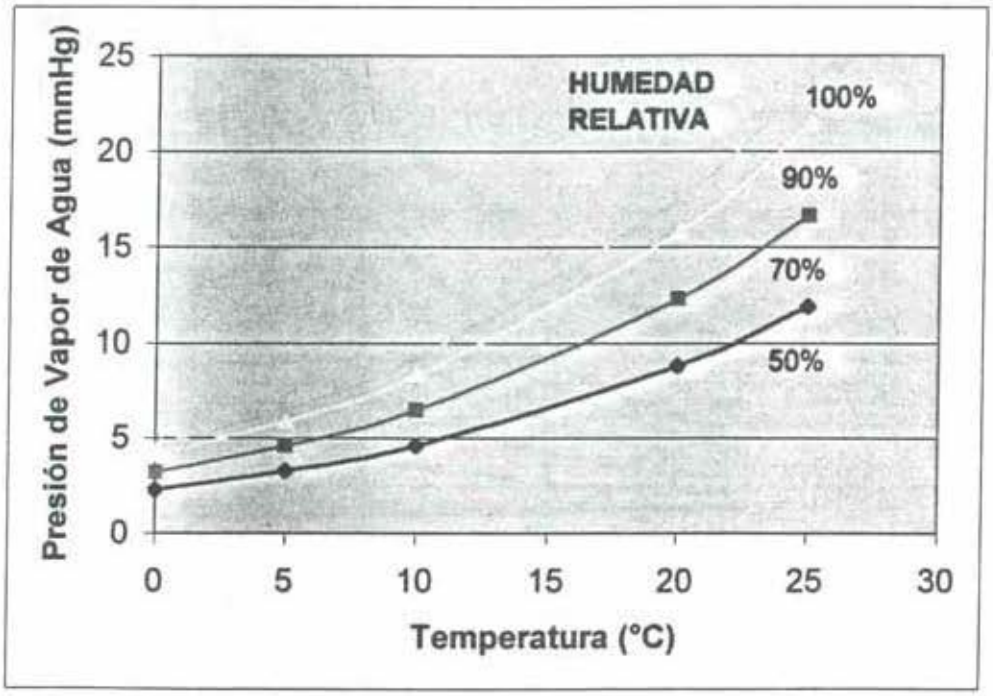

Figura 2. Presión de Vapor del agua a diferentes Temperaturas y Humedades Relativas. Fuente. Planella V., I. Et al. "Tecnología del Manejo Postcosecha de Frutas y Hortalizas" IICA. 1987.

La **Humedad Específica (HE)** es la relación existente entre la masa de vapor de agua con la masa del aire seco presente en la mezcla (aire húmedo) y se expresa en kilos de agua/kg de aire seco. El valor de HE es directamente proporcional a la PV.

Existen tablas psicrométricas que relacionan la HR, la PV y la temperatura (Fig.3). La psicrometría es el capítulo de la termodinámica que trata las propiedades del aire húmedo.

El aire atmosférico puede ser considerado como una mezcla de sustancias puras (aire seco) y vapor de agua esencialmente. El estudio de la psicrometría es un tema importante para la Ingeniería, especialmente en procesos de enfriado, humidificación, y secado de productos agrícolas y lo veremos con más detalle en el laboratorio.

- **Temperatura**: Existe una relación muy estrecha entre temperatura y HR que afecta la transpiración. Al aumentar la temperatura, la PV del agua en el vegetal aumenta y así produce una diferencia mayor con la PV del aire y resulta en un aumento en la intensidad de transpiración. Además, los estomas se abren cada vez más, hasta llegar a los 25 a 30°C.

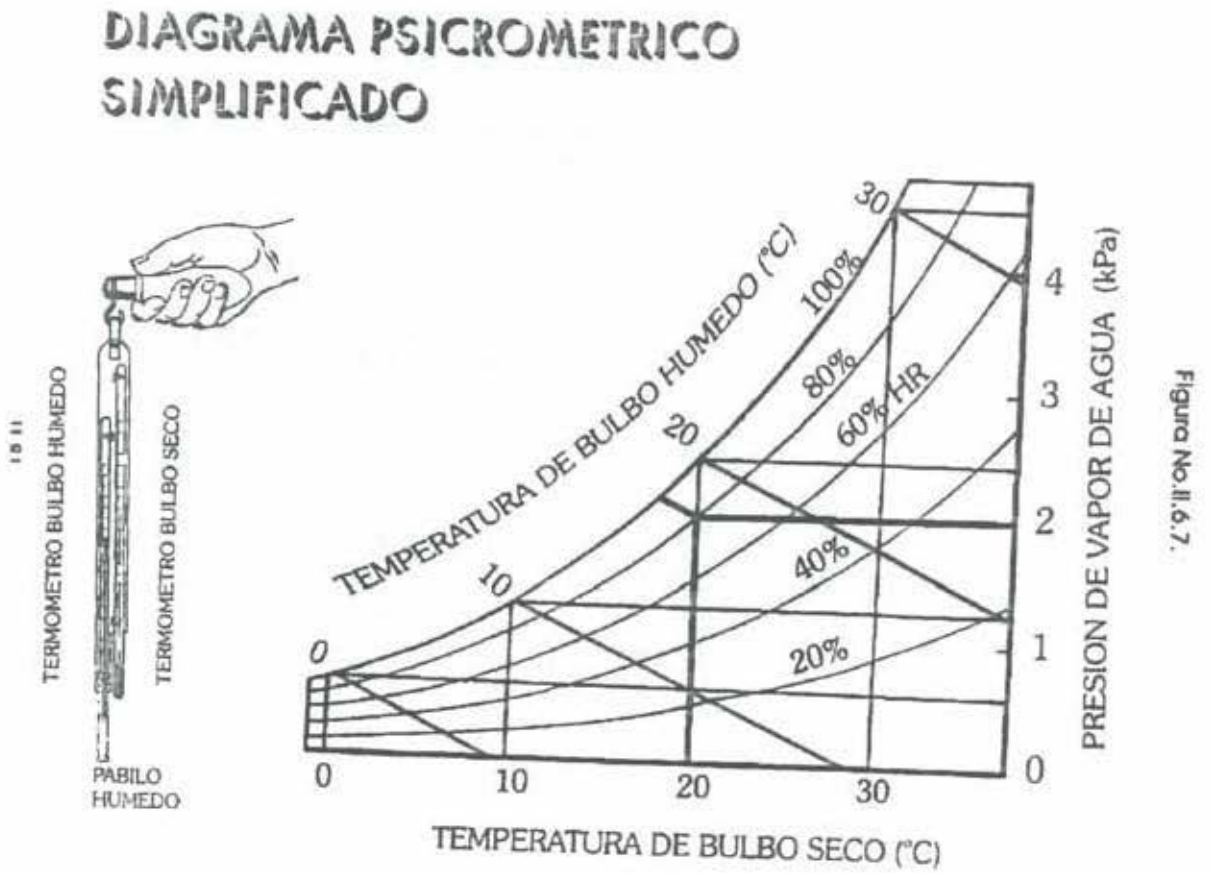

Figura 3. Diagrama psicrométrico simplificado (Fernando Gallo Pérez, 1996).

- **Movimiento del aire:** Existe un gradiente de PV de agua desde el producto hasta su superficie. Cuando se produce una corriente de aire sobre la superficie del vegetal, se reduce el gradiente y por tanto la intensidad de transpiración aumenta causando la deshidratación del producto. En general las cámaras tienen forzadores de aire que permiten una mejor distribución de la temperatura pero a su vez aceleran la deshidratación y por lo tanto es conveniente humidificar el aire.

- **Barreras físicas:** La aplicación de ceras y los embalajes, por ejemplo, pueden reducir la deshidratación.

Tomemos algunos ejemplos para ver el efecto de la temperatura y HR en la transpiración:

Tabla 5. Ejemplo de aire y vapor de agua en un espacio de 1 m^3 (FAO, Prevención de pérdidas de alimentos poscosecha, 1985).

Mediciones	**Condición del aire**		
	1	**2**	**3**
Vapor de agua (g)	20,36	20,36	20,36
Aire seco (g)	1 130	1 130	1 130
Temperatura en bulbo seco (°C)	30,0	35,0	24,0
Temperatura en bulbo húmedo (°C)	25,1	26,2	23,6
Humedad especifica (kg de agua/kg de aire)	0,018	0,018	0,018
Humedad relativa (%)	66	49	95
Punto de rocío (°C)	23,3	23,3	23

- En la tabla 5 se observan tres condiciones del aire cuando varía la temperatura de bulbo seco y húmedo. El vapor de agua, aire seco y HE permanecen constantes.
- Si tenemos frutillas (asumimos que contiene un 100% HR) cosechadas a 20°C y preenfriadas a 0°C y lo ponemos a una cámara a 0°C y 100% HR no habrá transpiración ya que la PV de la frutilla y la cámara es igual (0,6 kPa indicado por la línea horizontal de la carta psicrométrica)).
- Si, en cambio, la frutilla no es preenfriada y entra a la cámara a 20°C, la PV del mismo será de 2,4 kPa y por lo tanto existe una diferencia de PV de 1,8 kPa entre la frutilla y la cámara, y se producirá transpiración.
- Si la frutilla se preenfría a 0°C, y se lo deja en una cámara a 0°C y 80% HR, tendrá una PV de 0,6 kPa mientras que la cámara tendrá una PV de 0,5 kPa y por lo tanto habrá algo de transpiración.
- El aire a 80% HR a 0°C contiene menos agua que el aire a 80% pero a 20%HR ya que éste último tiene más PV y por lo tanto mayor HA.
- Si la frutilla a 10°C y se lo pone en una cámara a 0°C y 100% HR estará con 1,2 kPa de PV mientras que la cámara con 0,6 kPa y transpirará.
- Si la frutilla es preenfriada a 10°C y se la deja a temperatura ambiente 18°C 80% HR el contacto del aire con la frutilla alcanzará el punto de rocío y se producirá condensación.
- Una cámara está a 2°C y 100% HR y se abre la puerta, el aire exterior está a 23°C y 50% HR. El aire de la cámara tiene menos PV que el ambiente externo y por lo tanto el aire se moverá hacia la cámara.

Si se cosecha en condiciones apropiadas y se almacena en sistemas con poco control ambiental, como los galpones, las pérdidas de valor comercial se producen fundamentalmente por transpiración. Sin embargo, cuando el producto se cosecha en condiciones desfavorables, como son los suelos fríos de Junio para boniato, las pérdidas comerciales por pudriciones son más importantes que por transpiración (Fig. 4).

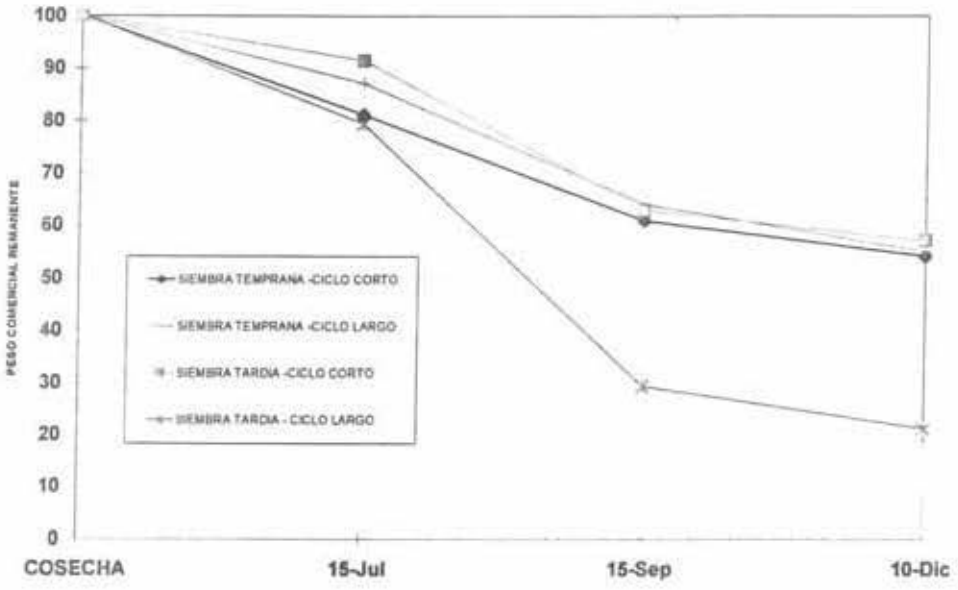

Figura 4. Conservación de boniato Beauregard y Morada en experimentos de INIA. 1998. Transp. Temprano = Octubre, ciclo corto = cosecha en Febrero (122 días), ciclo largo = cosecha en Abril (175 días). Transp. Tardío = Diciembre, ciclo corto = cosecha en Abril (119 días), ciclo largo = cosecha en Junio (169 días).

BIBLIOGRAFIA

Abeles, F.B.; Morgan, P.W.; Saltveit, M.E. 1992. Ethylene in Plant Biology, 2nd Ed., Acad. Press, NY.

Barboza, L.A; Honorio, S.L.; Moretti, C.L. 2002. Resfriamento de frutas y hortaliças. EMBRAPA, Brasil. 428 pp.

Biale, J.B.; Young, R.E. 1981. Respiration and ripening in fruits - retrospect and prospect. In: J. Friend and M.J.C. Rhodes (eds.) Recent Advances in the Biochemistry of Fruits and Vegetables; Acad. Press; NY. pp.1-39.

Carballo, S.; Picos, C.; Cabot, M. 1998. Influencias de fechas de transplante y cosecha sobre rendimiento y conservación de variedades de Boniato. Serie de Actividades de Difusión No. 173. INIA.

FAO. 1985. Prevención de perdidas de alimentos poscosecha: manual de capacitación. Roma, Italia.

Gallo Pérez, F. 1996. Manual de Fisiologia, Patologia Post-Cosecha y Control de Calidad de Frutas y Hortalizas. Convenio SENA-NRI. Colombia.

Gross, Kenneth C.; Chien Yi Wang, and Mikal Saltveit. 2002. The Commercial Storage of Fruits, Vegetables, and Florist and Nursery Crops. An Adobe Acrobat pdf of a draft version of the forthcoming revision to U.S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook 66 *on* the website of the USDA, Agricultural Research Service, Beltsville Area Disponible en: <http://www.ba.ars.usda.gov/hb66.html> (Consultado: November 8, 2002).

Hardenburg, R.E.; A.Watada y Ch. Y. Wang. 1988 Almacenamiento comercial de frutas, legumbres y existencias de floristerías y viveros. Traducción IICA. Costa Rica. 150 pp.

Kays, S.J. 1991. Postharvest Physiology of Perishable Plant Products. Van Nostrand, 532 pp.

López-Galvez, G.; Saltveit, M.E.; Cantwell, M. 1996. Wound-induced phenylalanine ammonia lyase activity: factors affecting its induction and correlation with the quality of minimally processed lettuce. Postharv. Biol. Technol. 9: 223-233.

Ryall A.L.; Lipton, W.J. 1979. Handling, transportation and storage of fruits and vegetables, Vol. 1., Vegetables and melon, 2nd edition; AVI Publ. Co., Westport CT, pp 1-13.

Ryall A.L.; Pentzer, W.T. 1974. Handling, transportation and storage of fruits and vegetables, Vol. 2., Fruits, AVI Pub, Westport CT, pp. 4-12.

Tor, Estela y Ma. De los Angeles Herrera. 2002. Tabla de composición química de los alimentos del Uruguay. Univ. De la República. Fac. De Química y Ministerio de Trabajo y Seguridad Social del Uruguay.

Tomás-Barberán, F.A.; Loaiza-Velarde, J.; Bonfanti, A.; Saltveit, M.E. 1997. Early wound- and ethylene-induced changes in phenylpropanoid metabolism in harvested lettuce. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 122(3): 399-404.

Wills R.H.H.; Lee, T.H.; Graham, D.; McGlasson, W.B.; Hall, E.G. 1981. Postharvest - An introduction to the physiology and handling of fruit and vegetables. AVI Pub., Westport CT, 163 pp.