

**MATURAÇÃO PÓS-COLHEITA DE
HÍBRIDOS DE TOMATE HETEROZIGOTOS
NO LOCO ALCOBAÇA**

EDUARDO VALÉRIO DE BARROS VILAS BOAS

1998

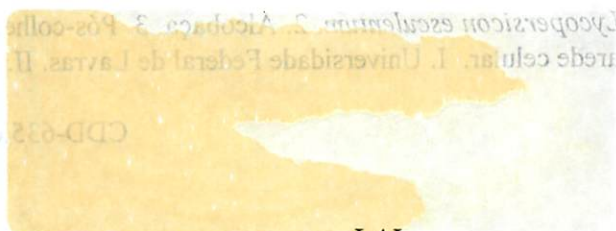
EDUARDO VALÉRIO DE BARROS VILAS BOAS

**MATURAÇÃO PÓS-COLHEITA DE HÍBRIDOS DE TOMATE
HETEROZIGOTOS NO LOCO ALCOBAÇA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Doutorado em Ciências dos Alimentos, área de concentração em Fisiologia Pós-colheita, para obtenção do título de "Doutor".

Orientador

co Chitarra



BIBLIOTECA CENTRAL

CLASSE

REGISTRO

MINAS GERAIS - BRASIL
1998

Handwritten numbers and markings at the bottom right of the page, including "1252" and "451009".

Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA

Vilas Boas, Eduardo Valério de Barros

Maturação pós-colheita de híbridos de tomate heterozigotos no loco alcobaça
/ Eduardo Valério de Barros Vilas Boas. -- Lavras : UFLA, 1998.

105 p. : il.

Orientador: Adimilson Bosco Chitarra.

Tese (Doutorado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Tomate – *Lycopersicon esculentum*. 2. Alcobaça. 3. Pós-colheita. 4.
Maturação. 5. Parede celular. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-635.6426

EDUARDO VALÉRIO DE BARROS VILAS BOAS

**MATURAÇÃO PÓS-COLHEITA DE HÍBRIDOS DE TOMATE
HETEROZIGOTOS NO LOCO ALCOBAÇA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Doutorado em Ciências dos Alimentos, área de concentração em Fisiologia Pós-colheita, para obtenção do título de "Doutor".

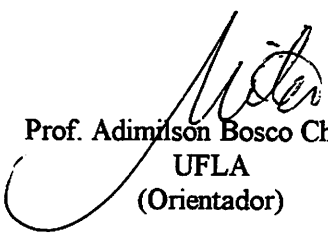
APROVADA em 10 de Dezembro de 1998

Prof. Maria Isabel Fernandes Chitarra UFLA

Prof. Wilson Roberto Maluf UFLA

Prof. Augusto Ramalho de Moraes UFLA

Prof. José Donizeti Alves UFLA


Prof. Adimilson Bosco Chitarra
UFLA
(Orientador)

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL

**Aos meus pais (*in memoriam*),
Antônio e Eunice,
à minha família,
OFEREÇO!!**

**Às amadas mulheres de minha vida,
Valéria e Maria Paula
DEDICO!!!**

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela luz e energia, pelo sonho e realidade.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Ciências dos Alimentos, pelas condições plenas de trabalho.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudos.

Ao prof. Adimilson Bosco Chitarra, pela orientação, confiança e exemplo de profissionalismo.

À prof. Maria Isabel Fernandes Chitarra, pela confiança e estímulo.

Ao prof. Wilson Roberto Maluf, pela orientação na montagem do experimento e pelo fornecimento das sementes.

Ao prof. Augusto Ramalho de Moraes, pela orientação na análise estatística.

Ao prof. José Donizeti Alves, pela sua valiosa participação na banca examinadora.

À prof. Vânia Déa de Carvalho, pelo constante estímulo.

Aos professores da Pós-graduação da Universidade Federal de Lavras, pelos inestimáveis ensinamentos e formação profissional.

Ao doutorando, Joelson André de Freitas, pela imprescindível participação na montagem e condução do experimento na sua fase de campo.

Ao Engenheiro Agrônomo José Antônio pelo apoio na condução do experimento na fase pré-colheita.

Aos alunos de graduação Fabyano Fonseca e Silva, Ana Carla Marques Pinheiro, Carolina Lara Vasconcelos, Luiza Vasconcelos, Fábio Ceccato, Vânia Aparecida Silva, Alexandra e Gustavo e ao Engenheiro Agrônomo, Douglas Ábdon Oliveira Geber, pelo apoio nas análises laboratoriais.

Ao técnico do ITAL, Fernando, pelos ensinamentos solícitamente transmitidos a respeito de cromatografia gasosa e à amiga e colega de pós-graduação Prof. Helenice, pelo constante apoio nas análises cromatográficas.

À EPAMIG, na pessoa de Sílvio Júlio de Resende Chagas, pelo empréstimo do “freezer” utilizado na condução do experimento.

À laboratorista, Mércia Magalhães, pelas facilidades e convívio.

Aos amigos e colegas do Departamento de Ciências dos Alimentos, pelo respeito e consideração.

À prof. Maria de Fátima Pícolo Barcelos, que me iniciou na pesquisa e que sempre me incentivou.

À memória do grande amigo, colega de doutorado, Marcus Vinícius de Oliveira, pelo curto mas gratificante convívio.

A todos aqueles que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	ii
1 INTRODUÇÃO.....	01
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	03
2.1 Características da cultura.....	03
2.2 Atributos de qualidade.....	04
2.2.1 Aparência.....	05
2.2.2 “Flavor”: alguns compostos determinantes.....	07
2.2.3 Textura.....	09
2.3 Mecanismos de amadurecimento do tomate associados ao amaciamento	10
2.3.1 Compostos químicos da parede celular e suas principais enzimas	11
2.3.1.1 Celulose.....	13
2.3.1.2 Hemicelulose.....	14
2.3.1.3 Pectinas.....	18
2.3.1.4 Principais enzimas.....	22
2.4 Mutantes de não amadurecimento.....	26
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	29
3.1 Frutos.....	29
3.2 Análises.....	30
3.2.1 Físicas.....	30
3.2.2 Físico-químicas e químicas.....	31
3.2.3 Bioquímicas.....	33
3.2.4 Compostos de parede celular.....	34
3.2.5 Delineamento experimental e análise estatística.....	36
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	38
4.1 Vida pós-colheita.....	38
4.2 Aparência.....	39
4.2.1 Tamanho e formato.....	39
4.2.2 Coloração.....	41

4.3 Compostos que afetam o “flavor”.....	43
4.3.1 pH e acidez total titulável (ATT).....	43
4.3.2 Sólidos solúveis totais (SST).....	45
4.3.3 Relação SST/ATT.....	48
4.3.4 Açúcares solúveis totais (AST).....	48
4.4 Textura.....	49
4.4.1 Pectinas na polpa.....	52
4.4.2 Atividade enzimática: pectinametilsterase (PME) e poligalacturonase (PG)	53
4.4.3 Modificações na parede celular.....	59
4.4.3.1 Fração solúvel em EDTA - substâncias pécticas.....	60
4.4.3.2 Fração solúvel em KOH 4M - hemicelulose.....	65
4.5 Considerações finais.....	72
5 CONCLUSÕES.....	74
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	76
ANEXO.....	93

RESUMO

VILAS BOAS, E.V. de B. **Maturação pós-colheita de híbridos de tomate heterozigotos no loco alcobaça.** Lavras: UFLA, 1998. 105p. (Tese - Doutorado em Ciências dos Alimentos)*

A qualidade pós-colheita de tomates está diretamente relacionada com fatores pré-colheita, destacando-se a escolha do híbrido ideal. Estudou-se o comportamento de três pares de híbridos quase isogênicos de tomates do grupo multilocular durante sua maturação e avaliou-se a influência do loco alcobaça, em heterozigose, sobre sua conservação e qualidade pós-colheita. O experimento foi conduzido na Universidade Federal de Lavras, MG, em delineamento em blocos casualizados com os pares de híbridos (Stevens x Flora Dade e Stevens x TOM-559; Piedmont x Flora Dade e Piedmont x TOM-559; NC-8276 x Flora Dade e NC-8276 x TOM-559) sendo avaliados em quatro estádios de maturação ("breaker", rosa, vermelho claro e vermelho), em quatro repetições. Em cada um dos pares isogênicos citados, o híbrido, onde Flora Dade foi o genitor, correspondeu ao genótipo normal (+/+), enquanto que o híbrido, onde o genitor foi TOM-559, correspondeu ao genótipo heterozigoto para alcobaça (+/alc). A qualidade dos frutos foi avaliada a partir de determinações físicas, físico-químicas, químicas e bioquímicas. O alelo alcobaça em heterozigose ampliou em dois dias a vida pós-colheita dos frutos armazenados sob temperatura ambiente, sem alterar sua pigmentação e níveis de pH e acidez total titulável (ATT). Os teores de sólidos solúveis totais (SST), açúcares solúveis totais e SST/ATT nos frutos alcobaça apresentaram-se, em média, superiores aos encontrados nos frutos controle, enquanto as atividades das enzimas pectinametilsterase (PME) e poligalacturonase (PG) e percentagem de solubilização de substâncias pécticas mostraram-se inferiores. A textura, bem como os compostos de parede celular não foram afetados pelo alelo alcobaça nos estádios predeterminados de maturação dos frutos. O comportamento dos híbridos alcobaça, durante sua maturação, foi semelhante aos normais, sendo marcado por intenso amaciamento acompanhado por incremento na atividade da PG, solubilização e despolimerização de substâncias pécticas e "turnover" de açúcares neutros da fração hemicelulósica. A utilização do alelo alcobaça em heterozigose no melhoramento genético apresentou-se como uma ferramenta viável na obtenção de híbridos de elevado valor comercial.

* Orientador: Adimilson Bosco Chitarra - UFLA

ABSTRACT

VILAS BOAS, E.V. de B. **Postharvest maturation of hybrids of tomato heterozygous in the alcobaca loco.** Lavras: UFLA, 1998. 105p. (Thesis - Doctor Program in Food Science)*

There is a direct relationship between the postharvest quality of tomatoes and preharvest factors, notably the choice of ideal hybrid. The behaviour of three pairs of nearing isogenics hybrids of tomatoes of plurilocular group during its maturation was studied and the effect of the alcobaca loci in heterozygosis on its conservation and postharvest quality was evaluated. The trial was carried out in UFLA, MG, with a randomized complete block design. The pairs of hybrids (Stevens x Flora Dade and Stevens x TOM-559; Piedmont x Flora Dade and Piedmont x TOM-559; NC-8276 x Flora Dade and NC-8276 x TOM-559) were evaluated in four stages of maturation (breaker, pink, light-red and red) in four replications. The hybrids where the Flora Dade was the genitor corresponded to the normal genotype (+/+) while the hybrid where the TOM-559 was the genitor corresponded to the heterozygous genotype to alcobaca (+/alc). The quality of the fruits was determined through physical, physico-chemical, chemical and biochemical analyses. For the alcobaca allele in heterozygous, the postharvest life of the fruits stored under room temperature was extended for two days, without changes in pigmentation and levels of pH as well as the titrable total acidity (TTA). The levels of total soluble solids (TSS), total soluble sugars and TSS/TTA ratio in the alcobaca fruits were, in average, higher compared to the values observed for the control, while the activities of the pectinmethylesterase (PME) and polygalacturonase (PG) enzymes and solubilization percentage of pectic substances were less pronounced. The texture and the cell wall compounds were not affected by the alcobaca allele in pre-determined stages of maturation. The behaviour of alcobaca hybrids, during the maturation, was similar to that of the normal ones, characterized by intense softening associated with an increase in PG activity, solubilization and depolymerization of pectic substances and turnover of neutral sugars of hemicellulosic fraction. The use of the alcobaca allele in heterozygous in the genetic breeding presented as a viable instrument in the obtention of hybrids of high commercial value.

* Adviser: Adimilson Bosco Chitarra - UFLA

1 INTRODUÇÃO

O tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill.), cultura cujos frutos, climatéricos, apresentam apreciáveis propriedades organolépticas, é cultivado em praticamente todo o mundo e assume uma posição de destaque no mercado brasileiro. Suas várias cultivares se adaptam a diferentes condições edafo-climáticas, propiciando o sucesso do seu cultivo no âmbito mundial.

O tomate constitui-se numa das hortaliças mais exploradas cientificamente, devido à sua importância comercial, alta suscetibilidade a pragas e doenças, vida pós-colheita curta, ciclo de produção estreito e relativa simplicidade genotípica.

O melhoramento genético do tomate visando à extensão de sua vida-de-prateleira tem permitido a colocação, na mesa do consumidor, de produtos longevos com características sensoriais adequadas. Entretanto, nem sempre a harmonia do binômio qualidade sensorial e potencial pós-colheita é atingida. A qualidade sensorial se resume naqueles atributos que sensibilizam os órgãos sensoriais do consumidor, como a aparência, o sabor, o aroma e a textura, enquanto o potencial pós-colheita é ditado, principalmente, pelas características intrínsecas da parede celular do fruto. Obviamente, as respostas da cultura às diversas condições de cultivo também são de extrema importância. Logo, para que se conceba o sucesso de produtos do melhoramento genético deve-se levar em consideração a sua plenitude durante toda a cadeia de produção-comercialização.

Um dos principais fatores que limitam a vida pós-colheita de tomates são as modificações texturais que acompanham o amadurecimento do fruto. À medida que amadurece, o fruto tende a tornar-se macio, aumentando sua suscetibilidade a deteriorações de ordens diversas, com conseqüente perda no valor comercial. As

mudanças texturais que ocorrem no tomate estão em estreita analogia com as modificações nos compostos químicos da parede celular. Entretanto, os mecanismos envolvidos no fenômeno de amaciamento ainda são alvos de especulação.

A utilização de tomates mutantes em cruzamentos tem permitido um avanço muito grande no melhoramento das características intrínsecas do produto e tem tornado possível o esclarecimento de algumas indagações que até há pouco tempo eram obscuras. Não obstante, aquelas associadas à despolimerização e solubilização de compostos de parede e sua associação com os processos de amaciamento do fruto ainda necessitam de intensas pesquisas.

O presente trabalho teve por objetivo estudar a maturação pós-colheita de híbridos de tomate heterozigotos no loco *alcobaça*, considerando-se a influência do loco *alcobaça* sobre a conservação pós-colheita e qualidade dos frutos.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Características da cultura

O tomate pertence à família Solanaceae e a classificação de suas várias espécies tem se centrado na cor do fruto totalmente maduro (Davies e Hobson, 1981):

- *Eulycopersicon* (vermelho, amarelo ou marrom)
- *Eriopersicon* (verde ou largamente verde com listas púrpuras)

Citogeneticamente, contudo, é, provavelmente, mais significativo dividir o gênero *Lycopersicon*, ao qual quase todas as espécies de tomate pertencem, em tipo “*L. hirsutum*” (*L. hirsutum* e *L. hirsutum* var *glabratum*, *L. pennellii*, *L. esculentum*, *L. esculentum* var *cerasiforme*, *L. cheesmanii*, *L. pimpinellifolium*, *L. parviflorum*, *L. chmielewskii*, *Solanum lycopersicoides*) e tipo “*L. peruvianum* e *L. chilense*” (*L. peruvianum*, *L. peruvianum* var *humifusum*, *L. chilense*) (Hobson e Grierson, 1993).

A espécie cultivada é a *Lycopersicon esculentum*. Há outras espécies distintas, selvagens, utilizadas em trabalhos de melhoramento, visando, principalmente, a incorporação da resistência a patógenos diversos, por cruzamentos com a espécie cultivada. Tal resistência é muito importante, pois, o tomateiro é a hortaliça mais sujeita ao ataque de numerosas doenças (Filgueira, 1982).

A cultura é considerada como de fácil cultivo, de crescimento determinado ou indeterminado (dependendo da variedade) e tolerante a uma larga faixa de condições ambientais e nutricionais. A qualidade e produção de tomates, especialmente aqueles cultivados em estufa, têm aumentado consideravelmente nos últimos 20 anos (Hobson e Grierson, 1993). Em condições de clima tropical,

o tomateiro comporta-se como uma cultura anual; em casa de vegetação, com boa proteção contra patógenos e pragas, as cultivares de crescimento indeterminado podem tornar-se semiperenes (Filgueira, 1982).

O tomateiro tem os seus frutos aptos para serem colhidos aproximadamente de 100 a 130 dias após o início da cultura, de acordo com a cultivar, as condições gerais de clima e os tratos culturais (Bleinroth, 1995). Os frutos, climatéricos (Hobson e Davies, 1971; Rhodes, 1971) são bagas carnosas e suculentas, com aspecto variável, conforme a cultivar. Em sua maioria são vermelhos quando maduros. O peso unitário médio varia de 70g, na primitiva cultivar Santa Cruz, até mais de 300g, em cultivares de frutos grandes, tipo Salada. Também o formato varia, sendo globular-achatado, no grupo Salada, alongado nos grupos Santa Cruz e Quadrado, e piriforme, no grupo Roma. O número de lóculos varia de 2 até 10, caracterizando os tipos bilocular e multilocular (Filgueira, 1982). A anatomia do fruto, também chamado pericarpo, o divide em exocarpo ou casca (constituído de uma camada epidermal, mais duas a quatro camadas hipodermis), mesocarpo (rico em células parenquimatosas) e endocarpo, constituído pelo tecido placentar (que inclui os lóculos e as sementes), e tecido vascular (Ho e Hewitt, 1986; Huysamer, Greve e Labavitch, 1997).

2.2 Atributos de qualidade

A qualidade de frutos e hortaliças se resume em importantes atributos, dentre os quais destacam-se a aparência, o “flavor”, a textura, o valor nutritivo e a segurança (Chitarra, 1998). O processo de amadurecimento em tomates envolve uma complexa e coordenada série de mudanças na pigmentação, “flavor” e textura resultantes das atividades fisiológica e bioquímica dos frutos (Lurie et al., 1996).

2.2.1 Aparência

A aparência é o fator de qualidade mais importante, que determina o valor de comercialização do produto (Chitarra, 1998). Os fatores que afetam a aparência de frutos e hortaliças são a cor, tamanho, forma, defeitos e deteriorações. A coloração externa do tomate é o resultado da pigmentação da polpa e da casca. Um tomate rosa apresenta, normalmente, exocarpo descolorido e polpa vermelha, enquanto um tomate vermelho possui exocarpo amarelo e polpa vermelha. Existem genótipos de tomates que determinam diferentes tipos de coloração (rosa, laranja, amarelo escuro, amarelo claro, etc), embora os consumidores prefiram aqueles tomates uniformemente coloridos de vermelho. Visto que a cor é um indicador do estágio de maturação do tomate, várias cartas de cores e escalas subjetivas têm sido desenvolvidas para classificação dos estádios de maturação de tomates (Grierson e Kader, 1986). Em frutos normais, durante a maturação, a clorofila é substituída por carotenos oxigenados. O fitoflueno, que é incolor, incrementa em função do amadurecimento, enquanto o pico do β -caroteno ocorre um pouco antes do desenvolvimento completo da cor. Quantitativamente, os compostos mais importantes são o fitoeno (incolor) e o licopeno (vermelho) (Hobson e Grierson, 1993). Logo, a mudança visível mais flagrante durante o amadurecimento de tomates é a modificação na sua coloração ditada pela degradação de clorofila e síntese de licopeno (Sozzi, Cascone e Fraschina, 1996).

A relação entre o teor de clorofila dos frutos verdes e o teor de carotenóides dos frutos maduros é aparentemente devido à transformação de cloroplastos em cromoplastos durante o amadurecimento, o que explica por que frutos verde-escuros determinam alto teor de licopeno e β -caroteno quando maduros (Khuidari, 1972). Na maioria das variedades comerciais, a clorofila, que está localizada nos tilacóides dos cloroplastos, alcança um pico de concentração

no início do crescimento do fruto; o amadurecimento ocorre no final do desenvolvimento quando a taxa de crescimento caiu ou cessou; a evolução de etileno ocorre junto a um aumento na respiração e os cloroplastos começam a se transformar em cromoplastos, inicialmente na geléia locular ao redor das sementes e então no pericarpo por inteiro (Hobson e Grierson, 1993). A fitoeno sintase desempenha um importante papel na rota biossintética dos carotenóides, sendo que mRNA para esta enzima aumenta paralelamente ao desenvolvimento da cor vermelha em tomates (Lurie et al., 1996).

A preferência por um dado tamanho de tomates varia entre consumidores e depende, de certa forma, do uso pretendido destes frutos. A faixa de tamanhos de frutos varia entre cultivares. Dentro de cada cultivar, quando os frutos são colhidos verdes, os menores são provavelmente os mais imaturos. Logo, o amadurecimento e as taxas de produção de etileno são altamente correlacionados com o tamanho do fruto. Contudo, se os frutos são colhidos no estágio “breaker” ou estádios mais avançados de maturação, nenhum efeito do tamanho é notado sobre a taxa de amadurecimento ou composição e “flavor” no estágio maduro de mesa (Grierson e Kader, 1986).

As cultivares de tomate diferem grandemente na forma do fruto e podem ser esféricas, oblatas, alongadas, ou piriformes. Em adição a estes termos descritivos para formas, a taxa de diâmetro longitudinal e transversal e a taxa de diâmetros longitudinais máximo e mínimo podem ser usadas como índice de forma. Enquanto a forma do fruto não afeta diretamente as qualidades de “flavor” e texturais de tomates, ela pode ter um efeito indireto por causa da estrutura interna do fruto (taxa de material do pericarpo/locular) associada com uma dada forma. Uma forma angular é indesejável porque reflete imaturidade ou “puffiness”. Defeitos de forma são, usualmente, associados a uma pobre

polinização e desenvolvimento irregular de alguns lóculos (Grierson e Kader, 1986).

A aparência de tomates também é grandemente influenciada pela presença e magnitude de defeitos. A presença de deteriorações de origens diversas constitui-se num sério defeito que compromete a comercialização de tomates (Grierson e Kader, 1986).

2.2.2 “Flavor”: alguns compostos determinantes

O “flavor” é uma das mais importantes propriedades de frutos e hortaliças. É determinado pela estimulação da sensibilidade química do consumidor ao aroma e sabor (Salunkhe, Bolin e Reddy, 1991). Considera-se que o “flavor” de hortaliças se origina dos constituintes básicos, tais como carboidratos, particularmente os mono e dissacarídeos, as proteínas e gorduras, triglicerídeos ou seus derivados, bem como as vitaminas e minerais (Martens e Baardseth, 1987).

O “flavor” do tomate envolve a percepção do degustador que é influenciada pelos aromas de muitos constituintes químicos. Açúcares, ácidos e suas interações são importantes para a doçura, acidez e intensidade do “flavor” em tomates (Stevens et al., 1977; Jones e Scott, 1984; Bucheli e Dévaud, 1994; Baldwin et al., 1998). A frutose e o ácido cítrico são mais importantes para a doçura e acidez que glucose e ácido málico, respectivamente. Altos níveis de açúcares e, relativamente, altos níveis de ácidos são requeridos para o melhor “flavor”.

A porção do mesocarpo do tomate contém mais açúcares redutores e menos ácidos orgânicos que a porção locular. Logo, cultivares com uma larga porção locular e com altas concentrações de ácidos e açúcares têm melhor

“flavor” que aquelas com uma pequena porção locular (Stevens, Kader e Albright-Holton, 1977).

Os açúcares constituem 65 a 70% dos sólidos solúveis totais no tomate (Hobson e Kilby, 1985). O teor de sólidos solúveis depende em larga extensão da taxa de acumulação de amido durante a rápida fase de crescimento (Dinar e Stevens, 1981; Ho e Hewitt, 1986). A colheita de tomates antes do amadurecimento pleno tem um efeito não somente sobre o pico de açúcares, mas também sobre o desenvolvimento de um espectro de “flavor”, afetando, assim, a aceitabilidade do produto ao consumidor (Picha, 1986).

Os compostos voláteis são importantes, não apenas para a determinação do aroma, como também do “flavor” de tomates. Existe uma relação entre a cor do tomate e sua composição volátil, especialmente aqueles compostos voláteis que são formados pela oxidação de carotenóides. Cultivares com alto teor de β -caroteno e cultivares com alto teor de δ -caroteno têm uma composição volátil e “flavor” distintamente diferentes de cultivares vermelhas (Grierson e Kader, 1986). Mais que 400 substâncias contribuem para o odor do tomate. Os constituintes identificados caem dentro das seguintes classes: hidrocarbonetos, fenóis, éteres, aldeídos, álcoois, cetonas, ésteres, lactonas, compostos sulfurados, aminas e uma larga variedade de moléculas heterocíclicas (Petro-Turza, 1987).

Diferenças nas concentrações de aminoácidos associadas com o amadurecimento do fruto quando colhido não parecem estar diretamente relacionadas às diferenças de “flavor”. A possível contribuição de outros constituintes, tais como minerais e vitaminas não tem sido investigada (Grierson e Kader, 1986).

2.2.3 Textura

A parede celular dos vegetais é constituída por uma complexa associação entre carboidratos, proteínas, lignina, substâncias incrustantes, minerais e água (Showalter, 1993). Em essência, os componentes mais importantes da parede celular são os polissacarídeos: pectina, celulose e hemicelulose. A parede celular encerra as células do parênquima, que constituem a principal parte comestível das hortaliças. Estas células têm a habilidade de absorver água através da parede celular e gerar pressão hidrostática dentro das células vivas. Este fenômeno é chamado de pressão de turgor e dá a desejável propriedade de frescor. As células parenquimatosas são cimentadas umas às outras por uma camada amorfa junto à parede celular chamada de lamela média. Esta consiste, principalmente, de material péctico e sua composição contribui para as propriedades texturais das hortaliças (Martens e Baardseth, 1987).

Após a aparência visual, o mais importante fator na qualidade de tomates é a firmeza, que está intimamente associada com o estágio de maturação. O amadurecimento de frutos é um processo complexo que os habilita para o consumo (Lelièvre et al., 1997). Em tomates, como na maioria dos frutos, o amadurecimento é marcado por modificações texturais, associadas ao metabolismo de carboidratos da parede celular, que culminam com a redução da sua firmeza (Labavitch, 1981; Huber, 1983a; Gross e Sams, 1984; Tong e Gross, 1988; Seymour et al., 1990; Sakurai e Nevins, 1993; Huysamer, Greve e Labavitch, 1997a,b). A maioria dos consumidores prefere frutos firmes que não perdem muito suco quando cortados, e que não têm casca dura. A firmeza afeta a suscetibilidade de tomates a danos físicos e conseqüentemente sua habilidade de comercialização. A qualidade textural de tomates é influenciada pela dureza da casca, firmeza da polpa, e estrutura interna do fruto (taxa de material pericárpico/ocular) que varia grandemente entre cultivares. A produção da

enzima de solubilização da parede celular poligalacturonase durante o amadurecimento desempenha um importante papel nas mudanças texturais (Grierson e Kader, 1986), embora uma complexa ação enzimática coordenada seja cogitada (Carrington e Pressey, 1996; Huysamer, Greve e Labavitch, 1997a,b).

A avaliação sensorial da qualidade textural envolve a sensibilidade do tato e do paladar. Os métodos objetivos de avaliação para a firmeza de tomates podem ser destrutivos ou não destrutivos. Métodos destrutivos medem a resistência do tecido à força de penetração (texturômetros, penetrômetros), cisalhamento, corte, compressão, ou suas combinações. Instrumentos para determinação não destrutiva da firmeza dos frutos medem a resistência à força de compressão (deformação) aplicada a um ou vários pontos no fruto (Grierson e Kader, 1986).

2.3 Mecanismos de amadurecimento do tomate associados ao amaciamento

De todos os frutos climatéricos, indubitavelmente, o tomate é o mais estudado a respeito dos mecanismos que controlam o seu amadurecimento. O genoma é relativamente pequeno e muitos mutantes de gene simples são disponíveis em “backgrounds” genéticos padrões, que facilitam a pesquisa dentro dos mecanismos de controle. Além disso, a planta mãe tem um ciclo de vida relativamente curto e pode ser geneticamente transformada e regenerada a partir de cultura de tecidos. Mudanças importantes ocorrem na fisiologia e bioquímica de um tomate no início do amadurecimento. Estas alterações ocorrem rapidamente afetando todos os compartimentos celulares, e alteram fundamentalmente a aparência, o “flavor”, a textura, a resistência a doenças e a vida-de-prateleira dos frutos (Hobson e Grierson, 1993).

O primeiro sinal detectável do amadurecimento de tomates é um incremento na produção de etileno, que ocorre um ou dois dias antes de qualquer

sinal visível de mudança de cor. A ascensão respiratória mostrada pelo tomate parece ser uma resposta à incrementada síntese de etileno. Com relação à coloração do fruto observa-se uma degradação da clorofila e um acúmulo de β -caroteno e licopeno nos plastídeos à medida que eles são convertidos em cromoplastos. Uma alteração no “flavor” é observada a partir do decréscimo no malato e incremento no citrato; despolimerização e degradação de amido com conseqüente acúmulo de açúcares; destruição de alcalóides tais como a α -tomatina; redução nos teores de polifenóis e poliaminas; incremento da fração volátil. As modificações texturais são determinadas por uma redução nos teores de galactana, arabinana e poliuronídeos da parede celular; solubilização de complexos de pectina com cálcio, particularmente a solubilização e parcial despolimerização de poliuronídeos, processos estes mediados por um aumento na atividade da enzima poligalacturonase. Ainda não se tem como claro o que realmente promove essas modificações, embora uma cadeia de eventos seja iniciada a partir de estímulo hormonal, o que leva ao amadurecimento (Hobson e Grierson, 1993).

2.3.1 Compostos químicos da parede celular e suas principais enzimas

O amaciamento é uma das mais importantes modificações normalmente observadas durante o amadurecimento de frutos. Acredita-se que essas mudanças texturais resultem, primariamente, de mudanças na estrutura da parede celular (PC) (Huber, 1983b).

A PC constitui-se num amálgama entre celulose, hemicelulose, substâncias pécticas, proteínas, lignina, água, substâncias incrustantes como cutina e suberina e certos compostos inorgânicos que variam entre espécies vegetais, tipos de células e mesmo entre células vizinhas. Muito se conhece sobre a estrutura e regulação metabólica dos vários componentes da PC, mas

relativamente pouco se sabe sobre suas precisas funções e interações intermoleculares (Showalter, 1993).

O conceito de que paredes celulares primárias são um compartimento metabolicamente ativo da célula está agora bem estabelecido. Parte das evidências que suporta esse conceito é a ocorrência de enzimas na parede celular cujas especificidades de substrato indicam suas propriedades em modificar os componentes estruturais da parede. Não obstante, a mera existência de enzimas de parede não prova que elas ajam *in vivo*. Elas poderiam estar presentes num sítio que evita o acesso ao substrato postulado, ou inibidores da enzima poderiam estar presentes. Logo, as evidências de paredes metabolicamente ativas são a demonstração de que seus componentes sofrem modificações químicas *in vivo* (Fry, 1995).

As aparentes mudanças no peso molecular de polímeros da PC que acompanham o amadurecimento de frutos implicam na ação de enzimas capazes de degradar componentes específicos da parede. Conseqüentemente, a atividade de enzimas da parede induzida pelo amadurecimento tem sido assunto de intensos estudos por várias décadas. Tais estudos têm se prendido, relativamente, a poucas enzimas que se acumulam em altos níveis em frutos, tais como: pectinametilesterase (PME), poligalacturonase (PG) e celulasas (Fisher e Bennett, 1991). Entretanto, a complexidade dos polissacarídeos estruturais da PC sugere que um grande número de enzimas deva estar envolvido neste “turnover”, tais como glicosidases, mananase, xilanase, α - e β -galactosidases, endo- β -(1 \rightarrow 3)glucanase, pectinase e xiloglucanase (Fry, 1995).

Um modelo da arquitetura celular é necessário a fim de se interpretarem as conseqüências físicas de mudanças nos polímeros da parede celular. Tal modelo é também necessário caso se tenha a pretensão de se predizer os efeitos que hidrolases específicas da parede celular possam ter sobre propriedades

reológicas da parede. Infelizmente, a complexidade e diversidade de paredes celulares impedem o desenvolvimento de um preciso modelo tridimensional de aplicabilidade universal (Fisher & Bennett, 1991).

Das conhecidas hidrolases da parede celular, a maioria age nas pontes glicosídicas, destacando-se as glicosilhidrolases. Outras hidrolases da parede agem sobre ésteres fosfato (fosfatase), carboxi-ésteres (PME e cutinase) e ligações peptídicas (proteínases) (Fry, 1995).

A seguir é apresentada uma descrição dos principais constituintes da parede celular e suas principais enzimas, bem como das modificações que normalmente ocorrem durante o amadurecimento de tomates.

2.3.1.1 Celulose

A celulose é uma β -(1 \rightarrow 4) glucana linear que proporciona a força mecânica das PC vegetais. Ela se auto-associa através de pontes de hidrogênio intermoleculares formando microfibrilas de no mínimo 36 cadeias de glucana e torna-se fortemente associada com a hemicelulose na PC (Fischer e Bennett, 1991; Hobson e Grierson, 1993).

Embora se possa antecipar que mudanças na estrutura da celulose estejam associadas com o amaciamento do fruto durante o amadurecimento, parece que esta suposição não é verdadeira. Observações ultra-estruturais têm documentado a aparente dissolução da rede fibrilar da PC no amadurecimento de abacate, pera e maçã (Pesis e Fuchs e Zauberman, 1978), e esta dissolução poderia ser reproduzida pelo tratamento de tecidos de frutos com celulase fúngica "in vitro" (Ben Arie, Sonogo e Frenkel, 1979). Sugeriu-se esta dissolução como resultado da atividade celulolítica, mas análises químicas de níveis de glucana celulósica indicando que níveis de celulose permaneceram constantes ou mesmo incrementaram levemente durante o amadurecimento de pera e tomate, não

suportam esta visão (Gross e Wallner, 1979; Ahmed e Labavitch, 1980). É possível que as mudanças ultra-estruturais observadas tenham resultado da atividade celulolítica que não solubilizou completamente a celulose da PC. Alternativamente, as mudanças ultra-estruturais podem ser resultado da degradação de um componente da matriz não celulósica que culminou na perda da organização microfibrilar.

2.3.1.2 Hemicelulose

A hemicelulose é um polissacarídeo heterogêneo constituído por açúcares neutros que interagem tanto com a celulose quanto com as substâncias pécnicas. A despeito de muitos pontos de desacordo, todos os modelos de PC colocam a celulose associada a uma monocamada de hemicelulose fortemente ligada por pontes de hidrogênio às suas superfícies microfibrilares (Keegstra et al., 1973; Fry, 1989). Em PC de dicotiledôneas a principal hemicelulose é a xiloglucana, uma cadeia β -(1→4) glucosil linear à qual xilose e cadeias laterais mais complexas contendo xilose, galactose e fucose são unidas ao carbono 6 de resíduos glucosil da cadeia principal glucana a intervalos regulares. Em alguns casos, cadeias laterais de xilose são unidas em uma forma altamente regular a três resíduos de glicose consecutivos seguidos por uma glicose não substituída (Fry, 1989; Hayashi, 1989).

A associação “in vitro” de xiloglucanas com microfibrilas de celulose tem sido demonstrada como espontânea e altamente específica (Hayashi, Marsden e Delmer, 1987; Vincken et al., 1995). Contudo, o complexo nativo xiloglucana/celulose contém maiores quantidades de xiloglucana que o complexo “in vitro”, sugerindo que a associação de xiloglucana com celulose “in vivo” deva compreender não somente uma monocamada sobre a microfibrila, mas, também,

se estender para dentro da matriz da PC e, talvez, transpor microfibrilas vizinhas (Fry, 1989).

Outros componentes hemicelulósicos das PC primárias de dicotiledôneas são muito menos abundantes que xiloglucanas, e sua estrutura e funções ainda não estão bem estudadas. Xilanas compreendem cerca de 5% e 20% de PC primárias de dicotiledôneas e gramíneas, respectivamente. Em ambos os casos as xilanas podem atuar com as xiloglucanas na associação com e, talvez, transpondo microfibrilas de celulose. Outros componentes hemicelulósicos incluem glucomananas e galactomananas. Enquanto estes componentes hemicelulósicos servem, primariamente, como polissacarídeos de reserva em sementes, alguns são encontrados nas PC, onde eles podem ter uma função estrutural (Fischer e Bennett, 1991).

Modificações da estrutura hemicelulósica associadas ao amadurecimento têm sido documentadas em diferentes frutos, incluindo o tomate (Huber, 1983a; Cutillas-Iturralde et al., 1994; Sánchez-Romero et al., 1998). Embora somente leves mudanças na quantidade de hemicelulose ocorram, a cromatografia de filtração gélica indica que o tamanho de polímeros hemicelulósicos decresce dramaticamente durante o amadurecimento de tomates (Huber, 1983a), ou não (Seymour et al., 1990). Visto que as hemiceluloses são um conjunto de diversos polímeros, tentativas têm sido realizadas no sentido de se identificar os componentes polissacarídicos específicos responsáveis pelo aparecimento de polímeros hemicelulósicos menores. Embora o aparecimento de pequenos polímeros hemicelulósicos seja interpretado como indicativo de que alguns componentes de hemicelulose sofram limitada degradação (Huber, 1983a), alguns estudos sugerem que a redução do peso molecular em hemicelulose possa envolver a síntese de pequenos polímeros enriquecidos em resíduos manosil e glucosil - talvez glucomananas (Tong e Gross, 1988). Mudanças na estrutura da

hemicelulose, associadas ao amadurecimento, são, provavelmente, importantes determinantes das mudanças texturais em frutos, mas as bases bioquímicas do “turnover” de hemiceluloses são muito pouco caracterizadas (Seymour et al., 1990; Greve e Labavitch, 1991; Carrington, Greve e Labavitch, 1993; Carrington e Pressey, 1996; Huysamer, Greve e Labavitch, 1997a,b).

O amaciamento de frutos durante o seu amadurecimento implica em modificações de polissacarídeos de parede celular. Os reflexos econômicos desse amaciamento na fase pós-colheita têm estimulado o desenvolvimento de uma série de pesquisas, envolvendo o estudo das bases bioquímicas do metabolismo da parede celular de frutos. As modificações nos açúcares neutros, ácidos urônicos e teor de proteínas da parede celular de tomates durante o seu amadurecimento foram caracterizadas (Gross e Wallner, 1979). Pôde-se observar uma redução nos teores de galactose, arabinose e ácido galacturônico com o amadurecimento. A redução nos teores de galactose e arabinose não se associou, aparentemente, com solubilização péctica e as enzimas relacionadas com essa redução não foram identificadas.

A perda líquida de açúcares de parede implica em que os polímeros de origem sejam metabolizados de forma que não permaneçam como componentes da parede isolada. (Huber, 1983a). Torna-se difícil interpretar se mudanças observadas no teor de açúcares neutros representam o “turnover” de hemicelulose ou a degradação de poliuronídeos ricos em açúcares neutros. Uma despolimerização de polissacarídeos hemicelulósicos foi observada durante o amadurecimento de tomates, coincidente, embora independente, da degradação péctica (Huber, 1983a).

O teor de galactose da fração solúvel em CDTA e Na_2CO_3 da parede celular de tomates decresceu cerca de 65% com o amadurecimento. Resíduos de açúcares neutros da parede celular bruta também decresceram, principalmente

arabinose, galactose e glicose (Gross, 1984). Tong e Gross (1988) observaram poucas mudanças no peso molecular ou composição da parede celular de tomates solúvel em KOH 4M. Entretanto, uma redução no peso molecular dos polímeros solúveis em KOH 8M foi verificada durante o amadurecimento. Mudanças no padrão de ligações glicosil do material hemicelulósico solúvel em KOH 8M foram detectadas, incluindo incrementos nas ligações 4-manosil, 4,6-manosil e 4-glucosil e decréscimo nos resíduos com ligações 5-arabinosil e glucosil terminal nos polímeros de peso menor e maior que 40kDa, respectivamente. Estes dados indicaram síntese “de novo” durante o amadurecimento de tomates até o estágio vermelho maduro.

O principal polissacarídeo hemicelulósico observado por Seymour et al. (1990) em tomates foi uma xiloglucomanana, havendo ainda evidências da ocorrência de pequena quantidade de um complexo xilana-pectina. Mudanças negligenciáveis na composição da fração hemicelulósica de tomates maduros e maduros foram observadas.

A capacidade biossintética de discos do pericarpo de tomate em quatro estádios de maturidade foi examinada, a partir da técnica de cromatografia gasosa-espectrometria de massa (Greve e Labavitch, 1991). Modificações específicas na biossíntese da parede celular incluíram incorporação incrementada de resíduos xilosil e manosil na fração hemicelulósica, com o amadurecimento.

Redução de 50% na massa molecular de hemiceluloses foi observada ao se comparar tomates verdes e vermelhos (Sakurai e Nevins, 1993). Tal redução associou-se, primariamente, com a degradação de xiloglucanas, contribuindo para o amaciamento dos tomates.

Perdas em resíduos galactosil durante o amadurecimento de tomates têm sido associadas como uma das principais causas do amaciamento de tomates (Carrington, Greve e Labavitch, 1993; Carrington e Pressey, 1996; Huysamer,

Greve e Labavitch, 1997a). Essas perdas se correlacionam com a atividade de β -galactosidase embora uma complexa ação enzimática deva estar envolvida. Sozzi, Cascone e Fraschina (1996) associaram um ativo papel das enzimas β -mananase e α - e β - galactosidasas com os processos de amaciamento de tomates.

Xilose e glicose são os açúcares neutros mais abundantes da fração hemicelulósica da parede celular de tomates (Gross, 1984; Tong e Gross, 1988; Seymour et al., 1990; Huysamer, Greve e Labavitch, 1997a,b). Huysamer, Greve e Labavitch (1997a) sugerem que os polímeros hemicelulósicos sintetizados durante o processo de amadurecimento são diferentes em tipo e/ou proporção daqueles presentes no desenvolvimento do fruto. A região pericárpica mais externa (incluindo a cutícula) apresenta uma capacidade sintética inferior à região pericárpica mais interna (próxima aos lóculos) (Huysamer, Greve e Labavitch, 1997b).

2.3.1.3 Pectinas

As substâncias pécticas consistem de uma cadeia principal de α -1,4 galacturonana com resíduos ramnosil 2- e 2,4- ligados. 50 a 60% dos grupos carboxílicos são metoxilados, enquanto o cálcio pode formar pontes inter- e intramoleculares. Uma proporção dos resíduos ramnose se liga às cadeias laterais de açúcares, tais como a galactose, ou arabinose. As pectinas têm sido tratadas geralmente como polímeros compreendidos de um segmento de espécies de diferentes tamanhos moleculares. Recentes análises de pectinas de PC de tomates por cromatografia de exclusão molecular de alta performance, separam-nas, aparentemente, em cinco espécies macromoleculares pouco distintas. Essa interpretação sugere que as subunidades de pectina propostas funcionam como um mosaico agregado, com subunidades associadas por interações não covalentes. Esse modelo apresenta a possibilidade de que mudanças na

integridade da PC e degradação péctica podem ser promovidas por mudanças na força iônica da matriz extracelular antes que por clivagem enzimática (Fischer e Bennett, 1991).

As substâncias pécticas constituem-se na classe de polissacarídeos da parede celular que sofre a mais marcante modificação durante o amadurecimento de tomates (Steele, McCann e Roberts, 1997). Mudanças em pectinas associadas ao amadurecimento têm sido extensivamente documentadas; a solubilização e despolimerização das substâncias pécticas, normalmente, acompanham o amaciamento de tomates durante o seu amadurecimento (Huber, 1983a; DellaPenna et al., 1990; Huber, 1992; Huber e O'Donoghue, 1993; Brummell e Labavitch, 1997). Com o amadurecimento, os poliuronídeos da parede celular de tomates aumentam a sua solubilidade em água (Gross e Wallner, 1979) em resposta à sua despolimerização (Huber, 1983a; Della Penna et al., 1990), o que culmina com o amaciamento dos frutos. A filtração gélica de poliuronídeos revelou que esses polímeros foram extensivamente degradados durante o amadurecimento (Huber, 1983a). Polissacarídeos pécticos de tomates apresentaram uma redução no seu peso molecular, a partir de cromatografia gélica, durante a passagem do estágio verde maduro para o totalmente maduro (Huber e O'Donoghue, 1993). Nove dias após se atingir o estágio totalmente vermelho, os polissacarídeos do fruto apresentaram uma despolimerização adicional limitada. Resultados semelhantes, associando a solubilização e despolimerização péctica ao amaciamento, têm sido reportados (Huber, 1983a; DellaPenna et al., 1990; Huber, 1992; Brummell e Labavitch, 1997; Carrington, Greve e Labavitch, 1993).

A estrutura de pectinas, "in situ" ou após extração, tem sido de difícil determinação por causa da tendência dos polímeros em se associarem em vários estados de agregação. A mais simples análise de estrutura de pectina envolve sua

extração da PC por quelantes. A suscetibilidade de pectinas à extração por quelantes indica que ligações cruzadas covalentes a polímeros insolúveis foram clivadas e que o polímero péctico permanece ligado somente por pontes iônicas, presumivelmente ligações cruzadas com Ca^{2+} , a polímeros galacturônicos adjacentes. Durante o amadurecimento de muitos frutos, notadamente tomate, maçã e pera, existe um aumento drástico em pectinas solúveis em água e quelantes. Essa observação sugere que polímeros pécticos sejam clivados a partir de ligações cruzadas covalentes na PC (Huber, 1983b).

Análises mais informativas de estruturas de pectina incluem métodos que acessam o peso molecular dos polímeros. Estes métodos contam com extração de pectina em quelantes seguida por fracionamento por peso das pectinas por filtração, por ultrafiltração, ou mais recentemente por cromatografia de exclusão molecular de alta performance (Fischer e Bennett, 1991). É de suma importância nessas análises a completa e rápida inativação de poligalacturonases endógenas pelo tratamento com fenol-ácido acético-água, durante o isolamento da PC (Huber, 1991). Em não se fazendo isso, extensiva despolimerização da pectina, presumivelmente devido à elevada acessibilidade das pectinas extraídas à degradação por poligalacturonase endógena pode ocorrer. Por meio de filtração gélida e ultrafiltração, tem se verificado que o peso molecular médio de pectinas decresce drasticamente durante o amadurecimento do fruto, sugerindo que, além das clivagens das ligações cruzadas, a cadeia principal da galacturonana é degradada (Huber, 1992; Huber e O'Donoghue, 1993). Recentes análises de plantas transgênicas indicam que a degradação da pectina em tomate, através de análise da sua solubilidade em quelante (Giovannoni et al., 1989) ou por mudanças no peso molecular (DellaPenna et al., 1990), reflete a atividade de uma simples enzima, a endopoligalacturonase. Logo, a solubilização de substâncias pécticas de tomates tem sido associada à hidrólise mediada pela enzima

poligalacturonase (PG) (Huber, 1983a; Kock e Nevins, 1989). A extensão da liberação de poliuronídeos por PG parece ser dependente do estágio do desenvolvimento do fruto (Kock e Nevins, 1989).

Polissacarídeos pécticos solúveis em CDTA apresentaram uma cadeia principal de ramnogalacturonana levemente ramificada comparados com a fração solúvel em Na_2CO_3 (Seymour et al., 1990). As cadeias laterais foram compostas, principalmente, por resíduos galactopiranosil β -(1 \rightarrow 4) ligados e arabinofuranosil α -(1 \rightarrow 5) ligados, evidências obtidas por análise de metilação e ^{13}C NMR espectrometria. Os frutos maduros apresentaram muito menos galactana péctica comparados com os não maduros, tendo sido observado um significativo decréscimo no teor de cadeias laterais das galactanas do fruto maduro.

O cálcio é um mineral importante na manutenção da estabilidade da parede celular em função da sua associação com as substâncias pécticas. Ele se liga covalentemente às pectinas dando origem ao pectato de cálcio, que restringe a ação da PME e PG, e conseqüentemente o amaciamento de frutos (Shear, 1975; Salunke, Bolin e Reddy, 1991). Estudos sobre a senescência foliar e amadurecimento de frutos têm indicado que a taxa de senescência depende do “status” de cálcio no tecido e que pelo aumento dos níveis de cálcio, várias características de senescência, tais como respiração, teor de proteínas e clorofila e fluidez de membranas são alteradas (Poovaiah, 1986). Pulverizações e imersões de frutos com cloreto de cálcio retardam o seu amaciamento e senescência em função de um aumento do cálcio ligado à parede celular (Wills e Tirmazi, 1979; Wills e Mahendra, 1989; Cowway, Sams e Watada, 1995; Scalon, 1996; Vilas Boas et al., 1998).

2.3.1.4 Principais enzimas

Das poligalacturonases (PG) que têm sido identificadas em frutos, ambas, exo- e endo- PG têm sido caracterizadas, correspondendo a enzimas de clivagem terminal e aleatória, respectivamente. Estas enzimas catalisam a clivagem hidrolítica de ligações α - (1→4) galacturonana (Fischer e Bennett, 1991; Lazan e Ali, 1993).

Acredita-se que a despolimerização e solubilização dos poliuronídeos da parede celular por endopoligalacturonases seja a característica dominante do metabolismo de amaciamento em tomates e vários outros frutos (Huber, 1983a; Ahrens e Huber, 1990; Steele, McCann e Roberts, 1997). As evidências que suportam esta hipótese incluem a observação de que a degradação *in vitro* de paredes celulares isoladas por PG mimetiza a degradação de pectinas que ocorre *in vivo*; correlações entre PG e o amaciamento de frutos e a ausência ou deficiência de PG de tomates mutantes que não amaciam (Pressey e Avants, 1982; Brady et al., 1983; Crookes e Grierson, 1983; Huber e Lee, 1989; Ahrens e Huber, 1990; Carrington, Greve e Labavitch, 1993).

As pectinas são secretadas à parede celular numa forma metil-esterificada, onde são desesterificadas pela pectinametilesterase (PME) e tornam-se disponíveis para ligações cruzadas intermoleculares mediadas por Ca^{2+} (Carpita e Gibeaut, 1993). A PG é mais ativa na degradação de pectinas desmetiladas que metiladas (Seymour et al., 1987; Koch e Nevins, 1989). Portanto, PME, uma enzima que cataliza a desmetilação do grupo carboxílico C_6 de resíduos galacturanosil, pode desempenhar um importante papel na determinação da extensão à qual a pectina é acessível à degradação por PG, estando envolvida no processo de amaciamento (Gaffe, Tiznado e Handa, 1997). Na verdade, tem sido sugerido que a maior suscetibilidade das paredes celulares de tomates à ação da PG durante o amadurecimento é devida à ação de PME

(Koch e Nevins, 1989). É possível que a PME e PG ocupem diferentes sítios na parede celular e lamela média, logo, adicionando um posterior ponto de controle sobre suas atividades (Rushing e Huber, 1990).

A crucialidade da PG no amaciamento de frutos é, entretanto, colocada em xeque, à luz de novas descobertas. O bloqueio da expressão da PG por transformação com o gene antisense para PG não evita o amaciamento de frutos (Smith et al., 1988; Schuch et al., 1991), ou o faz apenas parcialmente (Kramer et al., 1992; Carrington, Greve e Labavitch, 1993). Por outro lado, a expressão da PG, manipulada geneticamente, em mutantes *rin* que não amadurecem e que normalmente carecem de PG, não restaura o seu amaciamento (Giovannoni et al., 1989). A β -galactosidase é colocada como uma enzima alternativa à PG no processo de amaciamento de tomates (Carrington e Pressey, 1996). Acredita-se que a β -galactosidase degrade resíduos galactopiranosídeos com ligações 1 \rightarrow 4 que constituem os açúcares neutros das cadeias laterais das moléculas pécnicas, promovendo um declínio em certos açúcares neutros, especialmente a galactose (Lazan e Ali, 1993; Carrington e Pressey, 1996).

A ativação da transcrição do gene PG ocorre um a dois dias após a iniciação do aumento na síntese de etileno que engatilha o amadurecimento. Isto leva ao acúmulo de mRNA para PG no citosol e a síntese de proteínas PG. Parece haver somente um gene para as isoformas PG de endo ação que são sintetizadas durante o amadurecimento. Acredita-se que as três isoformas que acumulam, PG1, PG2a, PG2b, sejam derivadas de um simples mRNA por processo pós-traducional e glicosilação do polipeptídeo PG, ou por interação com outras proteínas. A princípio, PG1 com um Mr de cerca de 100 kDa é a única espécie molecular detectável, mas PG2a e PG2b rapidamente se acumulam com a continuação do amadurecimento e são as principais isoformas no fruto maduro (Hobson e Grierson, 1993).

Evidências da ligação da PG1 com a taxa de amaciamento nos frutos de tomates durante o amadurecimento estão se acumulando. A atividade dessa forma molecular maior de PG está intimamente associada com a taxa à qual as pectinas tornam-se solubilizadas (Brady et al., 1985), e se despolimerizam (DellaPenna et al., 1990). A questão do papel das enzimas pécticas no amaciamento do tomate tem sido esclarecida pelo uso de técnicas de biologia molecular. Em duas abordagens complementares sobre esse problema, genes de PG têm sido inseridos em uma linha mutante em que o gene natural é inibido, enquanto a tecnologia antisense tem permitido que a expressão natural de PG seja fortemente inibida em uma linha natural. A mutação *rin* já previne quase completamente a síntese de PG em frutos maduros (Knapp et al., 1989); a inserção de outro gene PG nesta linha sob um promotor induzível resultou na acumulação da enzima ativa (Giovannoni et al., 1989; DellaPenna et al., 1990), embora o fruto não tenha amadurecido. Contudo, permanece a possibilidade de que efeitos pleiotrópicos do gene *rin* impeçam a PG de promover exatamente as mesmas mudanças como em um fruto normal. Em contraste direto a isto, a técnica de RNA antisense tem sido usada para inibir a atividade normal da PG no amadurecimento do fruto de forma que somente 1% da atividade usual permaneça (Smith et al., 1988; Langley et al., 1994; Brummell e Labavitch, 1997). A redução evitou grandemente a despolimerização de pectinas, mas teve pouco efeito sobre a solubilização de pectinas ou firmeza do fruto medidas pela penetração de sondas ou testes de compressão. Entretanto, linhas transgênicas de tomates que carregam o gene anti-sense para PG variam em sua eficiência na supressão da expressão da PG, sendo que seu efeito positivo sobre a redução da solubilização de pectinas e manutenção da firmeza também tem sido verificado (Kramer et al., 1992; Carrington, Greve e Labavitch, 1993). Apesar da carência de efeitos sobre a firmeza do fruto,

tomates com baixa atividade de PG transformados com genes antisense foram muito menos suscetíveis ao dano mecânico e rachadura (Schuch et al., 1991).

Todos os trabalhos publicados até agora relacionaram a inibição da atividade da PG com a extensão da sobrevivência e vida-de-prateleira do fruto. Contudo, a principal conclusão desses experimentos, onde os níveis de PG têm sido alterados, é que esta enzima não é o único, ou mesmo o determinante primário do amaciamento. Conseqüentemente, outras explicações devem ser vislumbradas pelas mudanças na textura que ocorrem durante o amadurecimento (Hobson e Grierson, 1993).

Enquanto é impossível acessar, com o presente conhecimento, o preciso papel “in vivo” dos vários possíveis mecanismos que contribuem para a perda de firmeza em direção ao final do desenvolvimento do fruto, uma síntese das evidências que existem referentes ao relacionamento entre mudanças fisiológicas e bioquímicas e amaciamento é apresentada.

No fruto verde imaturo as glicosidases removem as cadeias laterais de polímeros pécticos como uma possível etapa preliminar para uma solubilização e degradação subsequente por PG (Huber, 1983b). A autólise do gel locular ocorre na ausência de PG, com algum amaciamento do fruto (Huber e Lee, 1986) por um mecanismo desconhecido.

A fase autocatalítica da produção de etileno inicia-se concomitantemente ao início do amadurecimento; posteriormente galactose é liberada das paredes celulares (Kim, Gross e Solomos, 1991). A síntese de PG, solubilização e despolimerização de pectinas (Seymour et al., 1987) e liberação de proteínas da parede celular (Hobson, Richardson e Gillham, 1983) ocorrem, mas não são necessariamente ligadas. A acidificação do material da parede celular ocorre no andamento da ação da PME, talvez envolvendo outros mecanismos; há degradação de paredes celulares interligadas com cálcio, talvez por complexação

do cálcio com citrato (Buescher e Hobson, 1982; Brady, McGlassom e Speirs, 1987) movendo-se a partir do vacúolo. Existem evidências de que o cálcio é progressivamente liberado da parede celular (Jarvis, 1984). Também existe, provavelmente, um redirecionamento na incorporação dos polímeros da parede em vários tipos de componentes da parede celular (Mitcham, Gross e Ng, 1989; Gross, 1990).

No fruto maduro, o entumescimento da lamela média ocorre à medida que a estrutura se desintegra e permite o movimento celular. A pressão de turgor cai com o enfraquecimento progressivo da célula. Existe um relacionamento geral (talvez coincidência) entre a atividade de PG total e índice de firmeza do fruto. A degradação de pectinas como um resultado das atividades da PG e PME parece totalmente limitada neste estágio (Seymour et al., 1987; Seymour, Lasslet e Tucker, 1987).

No sobre-amadurecimento a PG continua a aumentar a atividade; com a desintegração das células, a progressiva despolimerização e degradação das substâncias pécticas resulta de uma degradação dos mecanismos de controle e uma mistura livre de enzimas e substratos. O fruto torna-se suscetível à infecção por bactérias e fungos. O fruto cai ao chão e as sementes são disponíveis para dispersão (Hobson e Grierson, 1993).

2.4 Mutantes de não amadurecimento

Tem sido caracterizada uma gama de mutantes de não amadurecimento, que mostra efeitos pleiotrópicos sobre vários aspectos do amadurecimento, indicando que eles afetam os processos regulatórios que controlam diversos eventos diferentes. Embora a precisa lesão bioquímica ainda não tenha sido demonstrada para qualquer dos mutantes, é provável que os processos que envolvem a síntese de etileno sejam alterados nestes mutantes. Um resumo das

implicações fisiológicas e composicionais da introdução dos genes mutantes *Never ripe (Nr)*, *ripening inhibitor (rin)* e *non-ripening (nor)* em linhas de tomate de amadurecimento normal foi previamente publicado (Davies e Hobson, 1981). Duas revisões posteriores (Grierson et al., 1987; Tucker e Grierson, 1987) dão mais detalhes da bioquímica e biologia molecular das lesões que alteram a taxa de desenvolvimento normal, incluindo alguns que apenas afetam os aspectos da biossíntese de pigmentos. Os mutantes *rin* e *nor* têm se mostrado extremamente úteis nos estudos de amadurecimento.

O mutante de não amadurecimento *alcobaça* também afeta drasticamente a taxa de amadurecimento de tomates. De acordo com o “background” genético e o tempo de colheita, a resposta pode ser variável. Em algumas circunstâncias, o fruto amadurece na planta até atingir uma cor vermelho pálida, enquanto que, se colhido quando verde maturo, eventualmente torna-se amarelo e não vermelho. A atividade da PG é muito baixa: condições de alta salinidade causam amadurecimento mais extensivo e induzem um pouco mais a atividade da PG (Hobson e Grierson, 1993).

A cultivar *Alcobaça*, homocigota para o alelo mutante *alcobaça*, marcou o início do melhoramento do tomateiro no Brasil visando à melhor conservação pós-colheita de seus frutos (Almeida, 1957 citado por Tabim, 1974). Esta cultivar produz frutos amarelos e pequenos que se podem conservar por 6 a 11 meses após a colheita (Leal, 1973).

O capacidade de armazenamento da cultivar *Alcobaça* é controlada por um único alelo recessivo denominado *alc* (Mutschler, 1984). Híbridos heterocigotos para o alelo *alc* não mostram efeitos deletérios na coloração, firmeza, ou tamanho dos frutos, podendo produzir frutos com aceitação comercial e com conservação pós-colheita significativamente maior (Mutschler et al., 1992).

Híbridos F₁ com o alelo *alcobaça* em heterozigose substituíram com vantagens os parentais comerciais utilizados, especialmente na conservação pós-colheita (Souza, 1995). O alelo *alcobaça* presente em heterozigose em híbridos de tomate promoveu um aumento na firmeza dos frutos, redução no teor de pectina solúvel e da relação pectina solúvel/pectina total, redução na atividade da PME (mas não na atividade de PG) no estágio “breaker”, parecendo não ter efeitos deletérios sobre a qualidade dos frutos (Resende, 1995). O efeito do alelo *alcobaça* em heterozigose também foi observado no retardo dos processos de solubilização de pectinas e amaciamento de tomates (Filgueiras, 1996). O alelo *alc* em heterozigose conferiu maior firmeza a tomates; retardou, sem impedir, o desenvolvimento da sua coloração vermelha e não causou efeitos deletérios sobre sua produção comercial, tamanho de cicatriz peduncular e formato do fruto (Freitas, 1996). Igualmente, não prejudicou a coloração interna ou externa dos frutos e o teor de licopeno, reduzindo, porém, o teor de β-caroteno (Araújo, 1997). Desta forma, sugere-se o alelo *alcobaça* em heterozigose como uma alternativa viável para o melhoramento genético do tomate visando à sua melhor conservação pós-colheita.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Frutos

Foram avaliados três pares de híbridos de primeira geração (F_1) de tomates do grupo multilocular provenientes de experimento conduzido na Universidade Federal de Lavras (UFLA). Os híbridos, dentro de cada par, eram isogênicos à exceção do loco *alcobaça*. Foram utilizados os híbridos obtidos dos seguintes cruzamentos:

[NC-8276 $(+/+)$ x TOM-559 (alc/alc)] $(+/alc)$ e [NC-8276 $(+/+)$ x Flora Dade $(+/+)$] $(+/+)$

[Piedmont $(+/+)$ x TOM-559 (alc/alc)] $(+/alc)$ e [Piedmont $(+/+)$ x Flora Dade $(+/+)$] $(+/+)$

[Stevens $(+/+)$ x TOM-559 (alc/alc)] $(+/alc)$ e [Stevens $(+/+)$ x Flora Dade $(+/+)$] $(+/+)$

sendo que as notações $(+/+)$ correspondem a frutos de amadurecimento normal, (alc/alc) homocigotos *alcobaça* e $(+/alc)$ heterocigotos *alcobaça*. As sementes dos híbridos foram semeadas em bandejas, e as mudas transplantadas para estufa plástica e cultivadas em sistema de fertirrigação. O controle fitossanitário das plantas foi realizado duas vezes por semana através da aplicação de fungicidas e inseticidas.

A colheita foi realizada pela manhã, selecionando-se frutos no estágio de maturação “breaker” de segundo, terceiro e quarto cachos que foram transportados para o Laboratório de Bioquímica de Frutos do Departamento de Ciências dos Alimentos da UFLA. Os frutos foram novamente selecionados quanto à uniformidade de tamanho, grau de maturação e ausência de defeitos.

Os frutos foram armazenados em sala de maturação em condições ambiente (temperatura = $21^{\circ}\text{C} \pm 2$ e umidade relativa = $50\% \pm 5$) e analisados de acordo com o estágio de maturação, segundo USDA (1976):

“Breaker” - frutos verde claro com o primeiro surgimento de mancha rosa, vermelha ou amarela cobrindo até 10% de sua superfície.

rosa - frutos com pigmentação rósea ou vermelha em 30 a 60% de sua superfície.

vermelho claro - frutos com pelo menos 60% da superfície avermelhada, até 90%.

vermelho - frutos completamente vermelhos; porém, firmes.

Os frutos, após determinação da textura, foram cortados, descartando-se o conteúdo locular; o pericarpo foi congelado em nitrogênio líquido e armazenado em freezer a -40°C , até o momento das análises laboratoriais.

3.2 Análises

Vida pós-colheita - determinada, em dias, em função do tempo gasto pelos frutos para atingirem os respectivos estádios de maturação (rosa, vermelho claro e vermelho), a partir do estágio “breaker”.

3.2.1 Físicas

Massa do fruto - determinado, em gramas, com auxílio de balança semi-analítica Mettler modelo PC2000.

Diâmetro do fruto - determinado, em centímetros, na secção transversal e longitudinal do fruto com auxílio de paquímetro.

Textura - foi determinada com auxílio de penetrômetro Mc-Cormick com ponta de 7,94mm de diâmetro. As medidas foram realizadas após remoção criteriosa da

casca na região equatorial do fruto. Foram feitas três leituras por fruto, em lbf, evitando-se as paredes radiais, por visualização das linhas que saem da região apical. Os resultados foram expressos em N, considerando-se $1N = 4,4482 \text{ lbf}$.

3.2.2 Físico-químicas e químicas

Clorofila total - Foi determinada após homogeneização, em homogeneizador de tecidos (Tissumizer - Tekmar company, tipo SDT 1880), de 1g do tecido pericárpico em 10mL de acetona (Bruinsma, 1963) e expressa em mg por 100 g de polpa. Os resultados foram obtidos a partir da seguinte equação:

$$\text{clorofila total} = [(A_{652} \times 1000 \times v/1000w)/34,5] \times 100,$$

sendo:

A = absorbância;

v = volume do extrato clorofila acetona;

w = massa do tecido pericárpico em gramas.

Pigmentos carotenóides - foram extraídos de 1g do tecido pericárpico isento de casca com auxílio de acetona:hexano (4:6) e determinados segundo Nagata e Yamashita (1992). Os teores de licopeno e β -caroteno foram expressos em mg por 100g de polpa, após o seu equacionamento:

$$\text{Licopeno} = -0,0458A_{663} + 0,204A_{645} + 0,372A_{505} - 0,0806A_{453}$$

$$\beta\text{-caroteno} = 0,216A_{663} - 1,22A_{645} - 0,304A_{505} + 0,452A_{453}$$

sendo:

A_{663} , A_{645} , A_{505} e A_{453} , leituras de absorbância nos respectivos comprimentos de onda.

Os resultados foram multiplicados por 1000 para serem expressos em $\mu\text{g}/100\text{g}$ polpa.

O pericarpo congelado foi triturado em liquidificador na proporção 1:2 (polpa:água) para as avaliações de pH, sólidos solúveis e acidez total titulável.

pH - determinado por potenciometria, em potenciômetro Digimed modelo DMpH-2, após filtração do homogenato em gaze.

Acidez total titulável - medida por titulação do homogenato filtrado em gaze com NaOH 0,1N, de acordo com o Instituto Adolfo Lutz (1985), e os resultados expressos % de ácido cítrico.

Sólidos solúveis totais- medidos por refratometria, em refratômetro digital ATAGO PR-1000, após filtração do homogenato em gaze, e os resultados expressos em %, segundo AOAC (1990).

Relação sólidos solúveis /Acidez total titulável - obtida pela divisão do teor de sólidos solúveis pela acidez total titulável.

Açúcares solúveis totais - extraídos com álcool etílico 70% e determinados pelo método de Antrona (Dische, 1962). Os resultados foram expressos em % de glicose na polpa.

Pectina total e solúvel - extraídas segundo técnica descrita por McCready e McComb (1952), e determinadas colorimetricamente segundo Bitter e Muir (1962). Os resultados foram expressos em mg de pectina por 100 g de polpa.

Porcentagem de solubilização - obtida pela seguinte equação: $(\text{pectina solúvel}/\text{pectina total}) \times 100$



3.2.3 Bioquímicas

Extração enzimática - realizada segundo técnica de Buecher e Furmanski (1978), com modificações (Vilas Boas, 1995). O tecido pericárpico foi triturado em liquidificador com água destilada resfriada (temperatura menor que 4°C). O homogenato foi filtrado em tecido fino (organza) e o resíduo ressuspendido em NaCl 1M resfriado. O pH foi ajustado para 6,0 com NaOH e o novo homogenato foi incubado a 4°C por 1h. Nova filtragem, em gaze, foi realizada sendo o filtrado centrifugado a 5000g, por 30 min, a 4°C. O sobrenadante resultante foi, então, filtrado com auxílio de papel de filtro, e novo filtrado utilizado para determinação de atividade enzimática.

Atividade de pectinametilesterase (PME) - determinada segundo Hultin, Sun e Bulger (1966) e Ratner, Goren e Monseline (1969). 1mL do extrato enzimático foi adicionado sobre 30 mL de pectina cítrica 1% em NaCl 0,1M. O pH da solução foi mantido na faixa de 7,0 por 10 min com NaOH 0,025N. Uma unidade de PME foi definida como a quantidade de enzima capaz de catalisar a desmetilação de pectina correspondente ao consumo de 1µmol de NaOH.min⁻¹. g⁻¹ massa fresca, sob as condições de ensaio.

Atividade de poligalacturonase (PG) - foi determinada segundo Markovic, Heinrichová e Lenkey (1975). O extrato foi incubado em solução a 0,25% de ácido poli-galacturônico (lavado com etanol 80% antes do uso) em tampão acetato de sódio 37,5mM pH 5,0 por 3 horas. A reação foi interrompida em banho-maria fervente, e os grupos redutores liberados determinados pela técnica de Somogyi modificada por Nelson (1944), usando glicose anidra como padrão.

Como branco foi usado extrato inativado termicamente e incubado nas mesmas condições.

Uma unidade de atividade de poligalacturonase foi considerada como sendo a quantidade de enzima capaz de catalisar a formação de um nmol de grupos redutores por minuto nas condições do ensaio. Os resultados foram expressos em unidades por grama de peso fresco.

3.2.4 Compostos de parede celular

Extração do material de parede celular - a parede celular foi extraída do tecido pericárpico como descrito por Mitcham e Mc Donald (1992), com poucas modificações. O pericarpo (350g) foi triturado em liquidificador com etanol 80% (350mL) e filtrado a vácuo. O resíduo foi lavado com tampão fosfato 50 mM, pH 6,8 (700mL), seguido de PAW (fenol: ácido acético: água 2:1:1) (300 mL) e novamente com o mesmo tampão fosfato (700 mL). A parede celular isolada foi submetida ao teste com KI/I₂ para verificar a ausência de amido. A parede celular foi sucessivamente lavada com clorofórmio:metanol-1:1 V/V - (250mL) e acetona (3 porções de 200mL), seguida de secagem sob vácuo à temperatura ambiente. A parede celular isolada foi, então, triturada em moinho tipo Wiley.

Celulose - 2mg de parede celular foram digeridos em 3mL de H₂SO₄ 72% e a concentração de açúcares neutros (celulose + hemicelulose) foi determinada pelo método da antrona, segundo Dische (1962). O teor de celulose foi obtido por diferença [(celulose + hemicelulose) - hemicelulose] e os resultados expressos em percentagem de celulose na parede celular.

Hemicelulose - 2 mg de parede celular foram solubilizados em 1mL de ácido trifluoroacético (TFA 2N) a 120°C, diluídos em 50 mL de água destilada e filtrados em papel de filtro. Os açúcares neutros presentes no filtrado foram determinados através do método da antrona (Dische, 1962) e os resultados expressos em percentagem de hemicelulose na parede celular.

Pectina - 2mg de parede celular foram digeridos em 3mL de H₂SO₄ 67% e o teor de ácidos urônicos foi doseado pelo método do carbazol (Bitter e Muir, 1962) e os resultados expressos em percentagem de pectina na parede celular.

Fracionamento da parede celular - realizado de acordo com Ranwala, Suematsu e Masuda (1992). O material da parede celular foi incubado em EDTA 0,5% em tampão fosfato 50mM, pH 6,8 (200mL) por 4 horas a 100°C. O extrato, após filtragem, foi designado fração solúvel em EDTA 0,5% (fração péctica). O resíduo foi lavado extensivamente com água destilada (2 litros) e incubado com KOH 4M por 24 horas à 30°C. O extrato foi filtrado e subseqüentemente neutralizado com ácido acético. O filtrado neutralizado foi submetido à diálise com agitação ininterrupta por 72 horas com 12 trocas de água destilada, seguida de liofilização por 72 horas, obtendo-se, assim, a fração da parede celular solúvel em KOH 4M (fração hemicelulósica).

Cromatografia gélica da fração da parede celular solúvel em EDTA 0,5% - quantidades equivalentes da fração péctica (cerca de 1,5mg de uronídeos) foram solubilizadas em água destilada e aplicadas na coluna, após filtragem em papel de filtro. A corrida gélica dos poliuronídeos foi realizada em coluna pré-empacotada Sephacryl S-300, 16/60, “High resolution”, Pharmacia Biotech, eluída com tampão fosfato 50mM, pH 6,8. A calibração da coluna foi feita com “blue

dextran” (2000 kDa), dextranas de 40 e 70 kDa e glicose. O fluxo do sistema foi ajustado em 20,0 mL por hora. Após cada etapa de fracionamento fez-se a lavagem do sistema permitindo-se a passagem de tampão correspondente a 2 vezes o seu volume total. Frações de 2mL foram coletadas e analisadas para ácidos urônicos (Bitter e Muir, 1962) utilizando-se 1,0 mL do efluente.

Cromatografia gasosa da fração solúvel em KOH 4M - 5 mg da fração hemicelulósica foram submetidos à hidrólise ácida com 0,5 mL ácido trifluoracético 2N, contendo inositol, por 1 h a 121°C. Os açúcares neutros resultantes foram reduzidos, acetilados e transformados nos seus respectivos alditóis (Albersheim et al., 1967).

A determinação dos açúcares neutros foi realizada por cromatografia gasosa, em cromatógrafo Intralab Modelo 3000, utilizando-se, como padrões, ramnose, fucose, arabinose, xilose, manose, galactose, glicose e inositol, sendo este último o padrão interno. Como fase estacionária foi utilizada coluna capilar OV-DB 225, com 0,25mm de diâmetro e 25m de comprimento, e como fase móvel, nitrogênio e H₂, como gases de arraste.

As temperaturas empregadas foram de 210°C, 250°C e 300°C para coluna, injetor e detector, respectivamente. A pressão na coluna foi de 24psi, e os fluxos na coluna, hidrogênio, make-up, e ar sintético, acumulados, foram, respectivamente, 1,15 mL/min, 33,60 mL/min, 66,00 mL/min e 371,00 mL/min. A razão de split foi de 1:90, e o tempo total de cada corrida 15 minutos.

3.2.5 Delineamento experimental e análise estatística

O experimento foi realizado em delineamento em blocos casualizados, com quatro repetições, sendo os tratamentos dispostos em esquema fatorial

2x3x4, correspondente a 2 “status” [normal (+/+) e heterozigoto *alcobaça* (+/alc)], 3 “backgrounds” (Stevens, Piedmont e NC-8276) e 4 estádios de maturação (“breaker”, rosa, vermelho claro e vermelho). Cada parcela experimental foi constituída por 8 frutos, mais uniformes possíveis, obtidos a partir de estandes constituídos por 30 plantas.

Os resultados das várias características avaliadas foram submetidos à análise de variância de acordo com esquema adequado para o fatorial com três fatores, adaptado de Gomes (1990). Quando houve efeito significativo dos fatores, as suas respectivas médias foram comparadas através do teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade. As análises de variância foram efetuadas com o emprego do “software” SANEST (Zonta e Machado, 1991).

As avaliações relativas à parede celular foram realizadas em apenas duas repetições e não foram submetidas à análise estatística.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Vida pós-colheita

O alelo *alcobaça* retardou, eficientemente, o tempo de maturação dos híbridos estudados (Tabela 1A). Os híbridos *alcobaça* heterozigotos gastaram, em média, dois dias a mais que os híbridos normais para atingirem o estágio vermelho, a partir do estágio “breaker”, durante a maturação sob temperatura ambiente (Figura 1). Essa extensão na vida pós-colheita pode ser usada como uma importante aliada na minimização de perdas pós-colheita de tomates, que podem chegar até a 50% em países em desenvolvimento (Kays, 1991), dando maior flexibilidade para produtores, intermediários, varejistas e consumidores durante o transporte, armazenamento, comercialização e consumo dos frutos. Na verdade, o potencial pós-colheita de frutos e hortaliças está intimamente associado com fatores pré-colheita como a escolha do híbrido ideal, condições edafo-climáticas, interações bióticas e práticas culturais; colheita adequada; e manipulação adequada durante a pós-colheita, o que envolve, principalmente, a utilização do frio e modificação ou controle atmosférico. Dessa forma pode-se supor que os dois dias a mais na vida-de-prateleira dos híbridos *alcobaça* heterozigotos armazenados sob temperatura ambiente podem ser ampliados em função da adoção de métodos propícios de conservação. Segundo Mutschler et al. (1992) e Souza (1995) híbridos com o alelo *alcobaça* em heterozigose produzem frutos de valor comercial e com conservação pós-colheita significativamente maior.

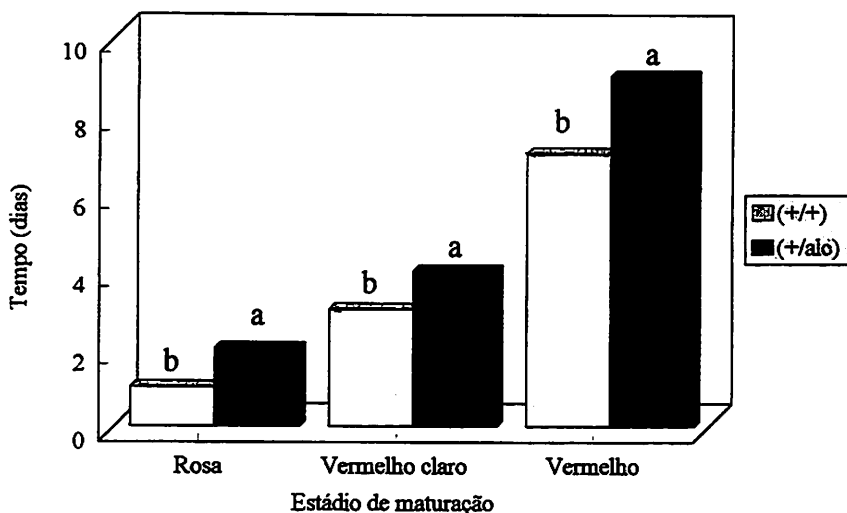


FIGURA 1 Representação gráfica do tempo de maturação de tomates normais (+/+) e *alcobaça* heterozigotos (+/alc), a partir do estágio “breaker”, em função do estágio de maturação (letras diferentes, para cada par de barras, representam diferenças significativas pelo teste de Tukey a $p < 0,05$).

4.2 Aparência

4.2.1 Tamanho e formato

A caracterização física baseada na massa e diâmetros longitudinal e transversal dos tomates estudados é apresentada na Figura 2. O resumo da análise de variância encontra-se na Tabela 1A. Estatisticamente ($p < 0,01$), os híbridos estudados não apresentaram divergências quanto à sua massa e diâmetro transversal, embora os híbridos *alcobaça* heterozigotos tenham apresentado, em média, diâmetro longitudinal ligeiramente inferior aos híbridos normais (cerca de 2,5% inferior). Os coeficientes de variação relativamente baixos e as diferenças

mínimas entre híbridos indicam homogeneidade dos frutos utilizados no presente experimento.

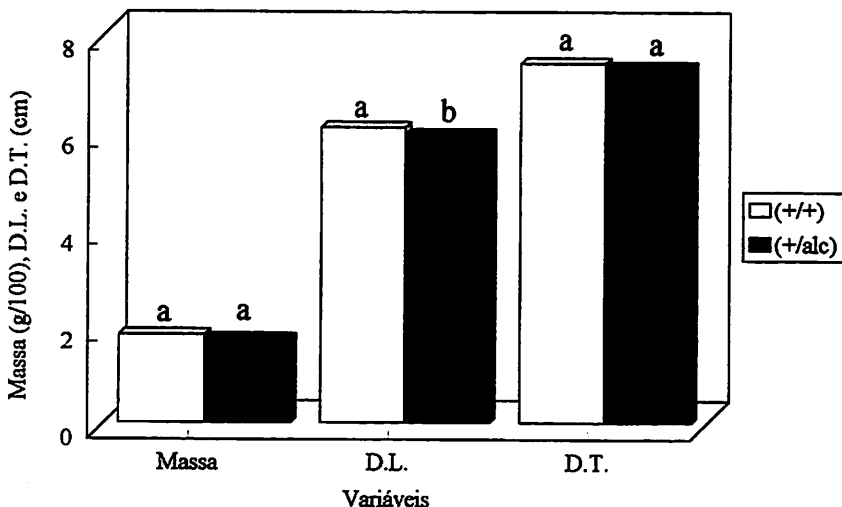


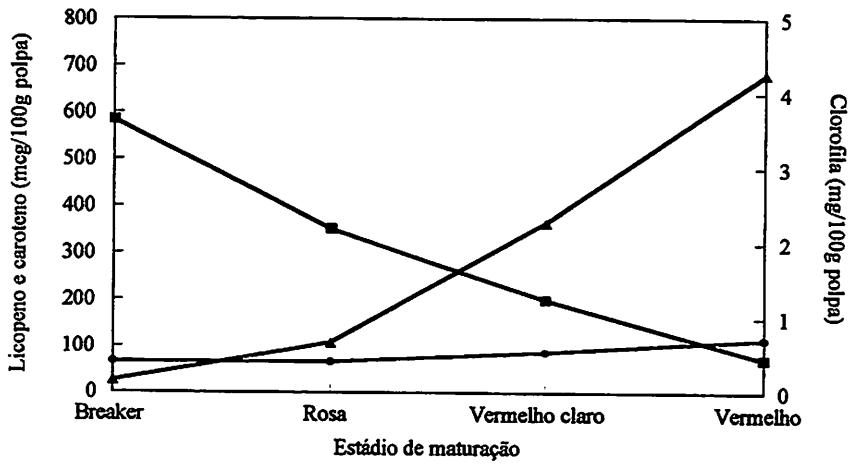
FIGURA 2 Representação gráfica das médias de massa, diâmetros longitudinal (D.L.) e transversal (D.T.) de tomates normais (+/+) e *alcobaça* heterozigotos (+/alc) (letras diferentes, para cada par de barras, representam diferenças significativas pelo teste de Tukey a $p < 0,01$).

A aparência, um importante atributo de qualidade de frutos e hortaliças, é visualizada pelo tamanho, forma, cor, brilho, defeitos e deteriorações desses produtos (Chitarra, 1998). De acordo com os dados obtidos no presente experimento, os tomates podem ser considerados como esféricos achatados (Filgueira, 1982). Segundo o Programa Horti & Fruti Padrão (1998) os tomates seriam classificados como do grupo redondo, calibre médio 7, categoria extra (ausência de defeitos).

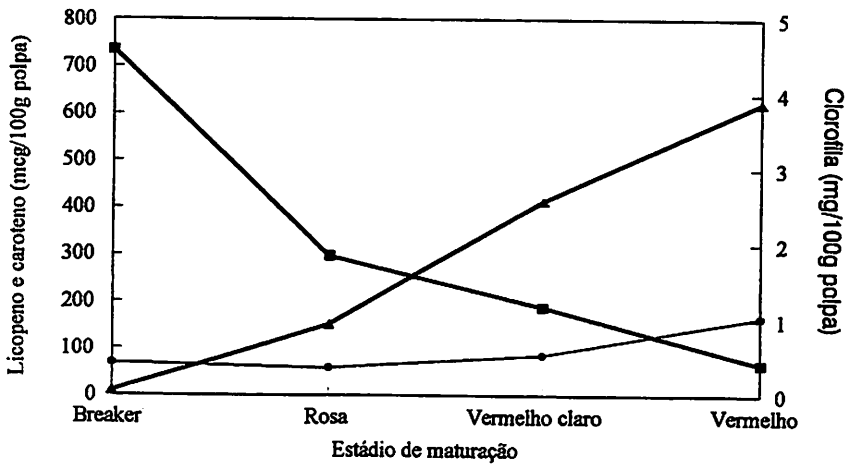
4.2.2 Coloração

Os pigmentos clorofila, licopeno e β -caroteno foram influenciados exclusivamente pelo estágio de maturação, não tendo sofrido influência do alelo *alcobaça*, nem das interações envolvendo “status” (normal ou *alcobaça*), “background” (Stevens, Piedmont ou NC-8276) e estágio de maturação (“breaker”, rosa, vermelho claro ou vermelho) (Tabela 1A), embora o alelo *alcobaça* tenha retardado a maturação. Observou-se uma redução no teor de clorofila concomitante a um aumento no teor de licopeno à medida que os frutos avançavam em sua maturação (Figura 3). Com relação ao β -caroteno, os frutos vermelhos apresentaram maior teor deste pigmento em comparação aos frutos nos demais estádios de coloração (Figura 3). A aparência, baseada principalmente na cor, é o principal atributo de qualidade que afeta a comercialização de tomates (Gómez et al., 1998). Uma das mais notáveis características do amadurecimento do tomate é a drástica mudança na pigmentação causada pelo acúmulo maciço de licopeno e degradação de clorofila (Sozzi, Cascone e Frascina, 1996). A cor dos tomates vermelhos é determinada, primariamente, por seu teor de licopeno, embora o β -caroteno, outro importante carotenóide, possa ser um fator determinante na coloração de tomates sob certas condições ambientais, além de determinar a atividade vitamínica A dos frutos (Stevens e Rick, 1986).

Filgueiras (1996) observou que frutos maduros provenientes de híbridos com o alelo *alcobaça* em homozigose apresentam baixos teores de pigmentos carotenóides (licopeno e β -caroteno) quando comparados com frutos oriundos de híbridos normais, enquanto frutos oriundos de híbridos heterozigotos não apresentam diferenças quanto a pigmentação dos frutos, a exemplo do que foi aqui observado. A autora encontrou teores de licopeno e β -caroteno da ordem de 250 e 70 μg por 100 g de polpa, respectivamente, para o híbrido Piedmont x TOM-559 no estágio vermelho maduro, estágio esse equivalente ao vermelho,



(+/+)



(+/alc)

FIGURA 3 Representação gráfica do comportamento médio de pigmentos [clorofila (■), licopeno (▲) e caroteno (●)] de tomates normais (+/+) e *alcobaça* heterozigotos (+/alc), em função do estágio de maturação.

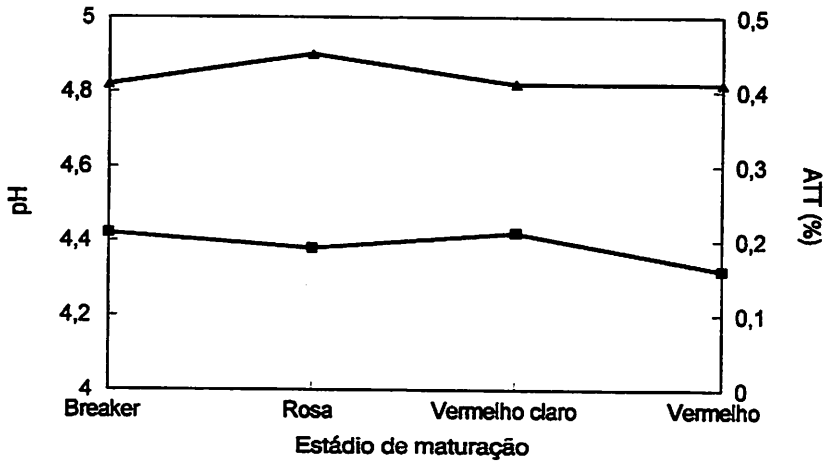
abaixo das médias encontradas para os híbridos estudados no presente trabalho, tanto no estágio vermelho quanto no vermelho claro. Já os teores de licopeno e β -caroteno encontrados, pela autora, para a cultivar Flora Dade no estágio vermelho maduro foram da ordem de 450 e 120 μg por 100 g de polpa, valores estes intermediários aos encontrados para os tomates vermelho claro e vermelho, no presente estudo. Deve-se, ainda, salientar que os tomates avaliados por Filgueiras (1996) foram colhidos maduros, ao contrário dos usados no presente experimento que sofreram o processo de amadurecimento após colheita. Segundo Freitas (1996) e Araújo (1997), o alelo *alcobaça* em heterozigose não prejudica a coloração interna e externa dos frutos.

4.3 Compostos que afetam o “flavor”

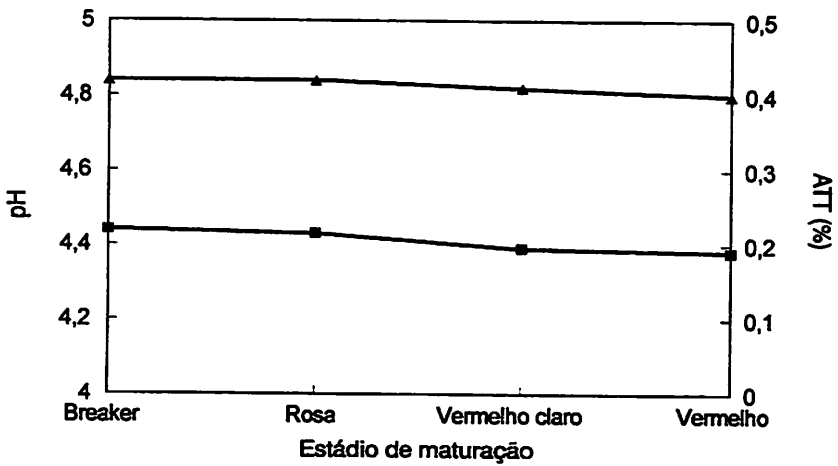
4.3.1 pH e Acidez total titulável (ATT)

O pH dos frutos sofreu influência do estágio de maturação, embora a ATT tenha se mantido estável (Tabela 1A). O alelo *alcobaça*, em heterozigose, não influenciou o pH nem a ATT dos frutos, resultado semelhante aos observados por Resende (1995), Filgueiras (1996) e Araújo (1997).

Os frutos no estágio de maturação vermelho apresentaram um pH ligeiramente inferior ao dos frutos nos demais estádios de maturação, embora não se tenham constatado oscilações significativas na ATT durante a maturação dos mesmos (Figura 4). Os valores encontrados para pH encaixam-se na faixa de 4 a 4,7 apresentada por Davies e Hobson (1981) para cultivares padrão. Uma tendência de redução no pH de tomates multiloculares durante o amadurecimento na planta de 4,66, no estágio “breaker”, para 4,43, no estágio vermelho maduro, foi observado por Filgueiras (1996), embora levemente superior, condizente ao observado no presente trabalho para tomates com amadurecimento pós-colheita.



(+/+)



(+/alc)

FIGURA 4 Representação gráfica do comportamento médio de pH (■) e acidez total titulável [ATT] (▲) de tomates normais (+/+) e *alcobaça* heterozigotos (+/alc), em função do estágio de maturação.

Já Resende (1995) observou um pH médio em torno de 4,0 para tomates do grupo multilocular no estágio de maturação vermelho maduro, resultados levemente inferiores aos aqui relatados. Ratanachinakorn, Klieber e Simons (1997) ao estudarem tomates 'Bermuda' não constataram diferenças no pH entre os estádios verde maduro, "breaker" e rosa, sendo a média observada igual a 4,3.

Os ácidos cítrico e málico são os ácidos orgânicos mais importantes no tecido pericárpico do tomate (Balibrea et al., 1997). A ATT média de 0,41% é coerente com as apresentadas por Nguyen et al. (1991) e Resende (1995), da mesma ordem, ao estudarem tomates multiloculares. Segundo Kader et al. (1977), tomates para consumo fresco devem apresentar ATT superior a 0,32%. A ATT dos frutos analisados no presente experimento, a despeito do híbrido, ou estágio de coloração, apresentou-se superior à recomendação mínima de qualidade sugerida por Kader et al.(1977).

4.3.2 Sólidos solúveis totais (SST)

Os fatores "status" e estágio de maturação afetaram significativamente o teor de SST do tomate (Tabela 1A) . Em média, os frutos com o alelo *alcobaça* em heterozigose apresentaram um teor de SST superior aos frutos normais (Figura 5). Segundo Filgueiras (1996), tomates homozigotos *alcobaça*, quando comparados com homozigotos de amadurecimento normal Flora Dade, também apresentaram maior teor de SST, desde o estágio verde maduro até o vermelho maduro (Filgueiras, 1996). A média de SST encontrada pela mesma autora para o híbrido Piedmont x TOM-559, durante o amadurecimento, foi de 3,54%, inferior ao resultado obtido no presente trabalho para o mesmo híbrido. Geralmente, os esforços dos melhoristas em incrementar os níveis de SST em tomates não têm sido recompensados, visto que existe, normalmente, uma relação inversa entre produção e teor de SST (Stevens e Rick, 1986).

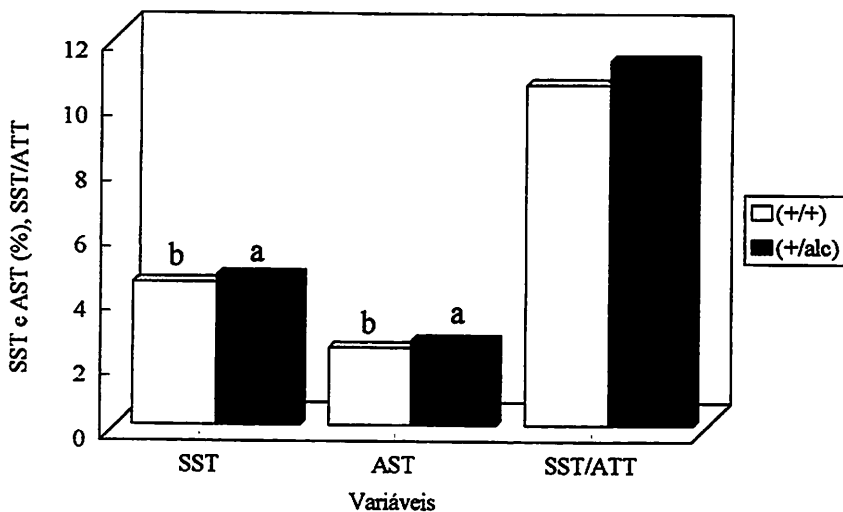
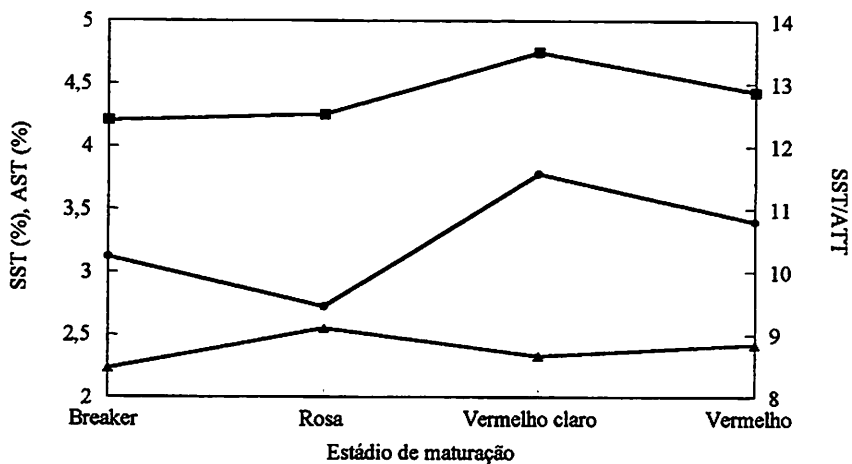
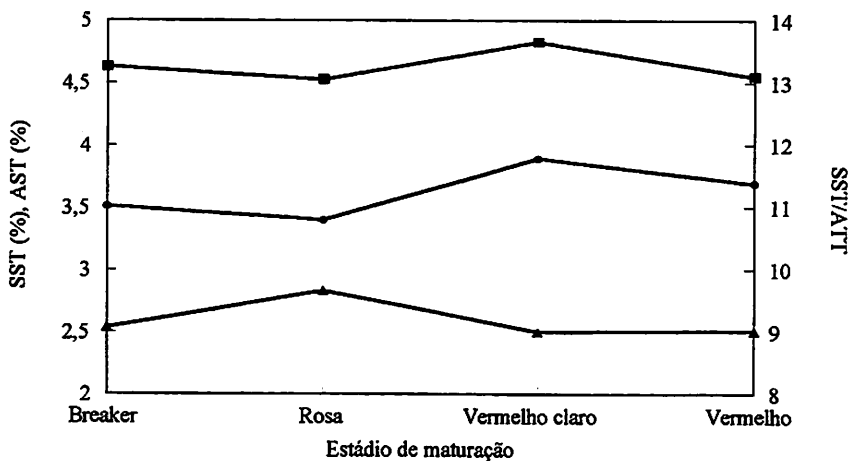


FIGURA 5 Médias de sólidos solúveis totais (SST), açúcares solúveis totais (AST) e relação SST/ATT de tomates normais (+/+) e *alcobaça* heterozigotos (+/alc) (letras diferentes, para cada par de barras, representam diferenças significativas pelo teste de Tukey a $p < 0,05$).

Uma pequena oscilação no teor de SST foi verificada durante o amadurecimento dos tomates, comprovada estatisticamente apenas entre o estágio vermelho claro e os estádios “breaker” e rosa (Figura 6). De acordo com Hobson e Grierson (1993), tomates comerciais maduros apresentam em média 4,5% de sólidos solúveis, sendo que Resende (1995) observou um teor médio de 4,74% de sólidos solúveis para híbridos F_1 (BPX 308B hv x Stevens) e F_1 (BPX 308B hv x Piedmont) no estágio vermelho maduro, médias estas próximas às obtidas para os tomates nos estádios vermelho claro e vermelho. Um teor médio de 4,5% de SST foi encontrado por Ratanachinakorn, Klieber e Simons (1997), para tomates ‘Bermuda’ analisados nos estádios verde maduro, “breaker” e rosa, sendo que o



(+ / +)



(+ / alc)

FIGURA 6 Representação gráfica dos teores médios de sólidos solúveis totais [(SST) (■)], açúcares solúveis totais [(AST) (▲)] e relação sólidos solúveis totais/acidez total titulável [(SST/ATT) (●)] de tomates normais (+/+) e *alcoaba* heterozigotos (+/alc), em função do estágio de maturação.

estádio de maturação não alterou sua concentração, resultado semelhante aos encontrados no presente trabalho.

4.3.3 Relação sólidos solúveis totais / acidez total titulável (SST/ATT)

A relação SST/ATT apresentou, em geral, poucas oscilações durante a maturação dos frutos (Figura 6). Em média, os tomates *alcobaça* heterozigotos apresentaram uma maior relação SST/ATT que os normais (Figura 5). Segundo Filgueiras (1996), genótipos *alcobaça* homozigotos apresentaram em média relação SST/ATT superior a Flora Dade, no estágio vermelho maduro. Resende (1995) obteve uma relação SST/ATT média de 12,41 entre 9 híbridos no estágio vermelho maduro, condizente com os valores encontrados no presente trabalho. De acordo com Mencarelli e Saltveit Jr. (1988), para que o tomate seja considerado de excelente qualidade, deve ele apresentar uma relação SST/ATT superior a 10, embora valores mínimos de sólidos e acidez, em torno de 3% e 0,32% respectivamente, sejam necessários.

4.3.4 Açúcares solúveis totais (AST)

Os fatores “status” e estágio de maturação afetaram a variável AST (Tabela 1A). Em média, os frutos *alcobaça* heterozigotos mostraram-se com maior teor de AST que os normais (Figura 5), observação também verificada por Filgueiras (1996), embora entre genótipos homozigotos TOM-559 e Flora Dade. De acordo com Resende (1995), o teor de AST oscilou, entre 9 híbridos no estágio vermelho maduro, de 1,5 a 2,0%, enquanto a média obtida, no presente experimento, para tomates vermelho claro e vermelho foi de 2,42 e 2,47%, respectivamente. Uma amplitude de 2,01 a 2,56% foi observada por Filgueiras (1996) entre homozigotos Flora Dade, *alcobaça* e seus híbridos heterozigotos, no

estádio vermelho maduro. Segundo Davies e Hobson (1981), o teor de AST em tomates pode variar de 1,5 a 4,5%.

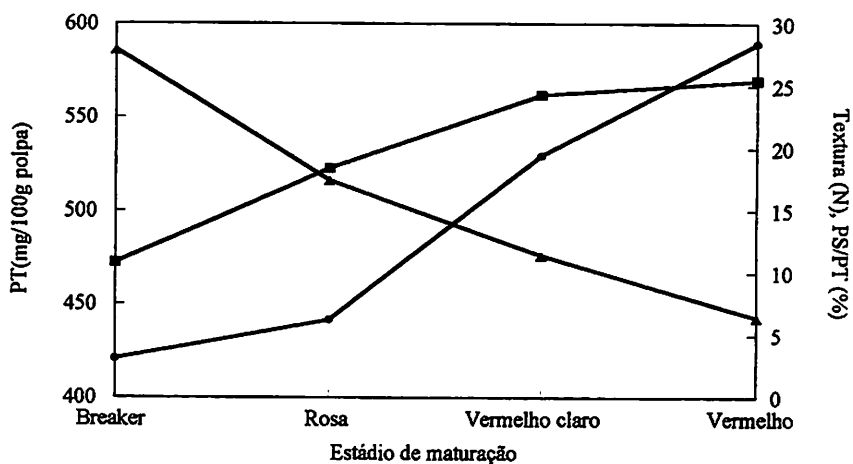
O teor de AST obtido no presente trabalho compreendeu, em média, cerca de 55% dos SST, sendo que em geral compreende de 65-70% (Hobson e Grierson, 1993). Tomates rosa apresentaram concentração de AST superior aos demais (Figura 6), o que sugere a sua síntese inicialmente, talvez devido à hidrólise de resquícios de amido, com posterior consumo como substrato oxidativo no processo respiratório. Incrementos nos teores de açúcares redutores de duas linhagens melhoradas de tomates da ordem de 1,5 a 2,0% e 2,5 a 3,0% foram observados por Bucheli e Dévaud (1994) durante o amadurecimento dos frutos analisados entre os estádios verde maturo e maduro, aumentos estes relacionados a uma maior atividade da invertase.

Os açúcares e os ácidos contribuem não somente com a doçura ou acidez dos frutos mas também com a intensidade do “flavor” (Jones e Scott, 1984; Baldwin et al., 1998). Um dos principais problemas que afetam o consumo de tomates frescos é a pobreza de “flavor” dos frutos, associada, geralmente, com o estágio de maturação na colheita. Frutos colhidos após o amadurecimento apresentam o melhor “flavor”, mas neste estágio são facilmente danificados durante a colheita e manuseio pós-colheita. Logo, a colheita dos frutos no estágio verde maturo ou “breaker” é uma prática comum, com posterior amadurecimento dos frutos antes ou durante a comercialização (Kader et al., 1977; Stevens, Kader e Albright-Holton, 1977; Jones e Scott, 1984; Ratanachinakorn, Klieber e Simons, 1997).

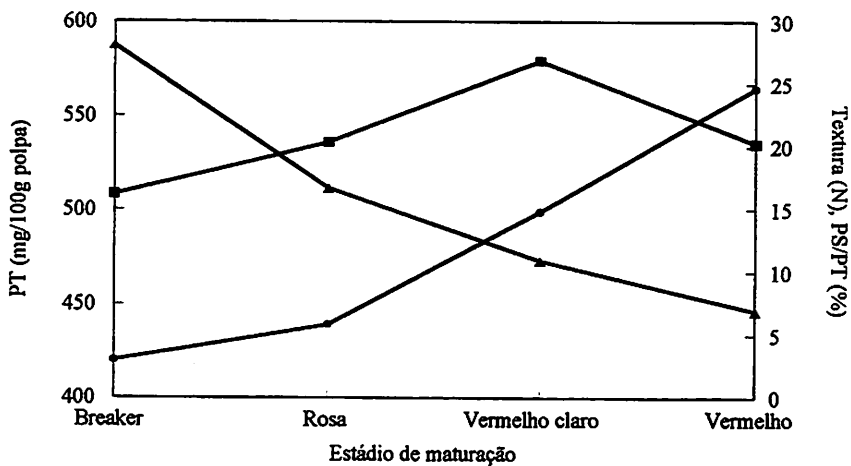
4.4 Textura

A textura dos tomates foi influenciada pelo fator estágio de maturação dos frutos, embora não tenha sido verificado efeito do alelo *alcobaça* ou efeitos

interativos entre os fatores (Tabela 1A). Verificou-se uma queda considerável na textura dos frutos à medida que os mesmos avançavam sua maturação (Figura 7). A firmeza do fruto é um importante critério para determinação do valor comercial de tomates frescos, visto que ela se associa a uma boa qualidade culinária e vida pós-colheita longa (Wann, 1996). De acordo com Grierson e Kader (1986), a firmeza, o mais importante fator na qualidade de tomates após a aparência, está intimamente relacionada com o estágio de maturação. Um amaciamento acentuado durante o amadurecimento de tomates do grupo multilocular também foi observado por Filgueiras (1996). Segundo a autora, a textura dos frutos provenientes de híbridos *alcobaça* heterozigotos variou de 39,32 a 51,97 N, caindo para 11,58 a 15,60 N, enquanto em tomates de amadurecimento normal (Flora Dade, Piedmont e Florida 1B) variou de 36,24 a 42,27 N para 12,23 a 15,12 N, nos estádios “breaker” e vermelho maduro, respectivamente, valores estes superiores aos observados no presente trabalho. De acordo com Resende (1995), a textura de 9 híbridos multiloculares de tomate no estágio vermelho maduro oscilou de 6 a 18 N, sendo que o híbrido Ogata Fukuju apresentou a textura mais próxima às observadas pelos híbridos aqui estudados. Já, segundo Wann (1996), a textura de tomates Flora-Dade caiu de 71,6 N para 20,6 N, nos estádios verde maduro e maduro, respectivamente. A firmeza de tomates reduz-se tipicamente com o amadurecimento (Brummell e Labavitch, 1997).



(+ / +)



(+ / alc)

FIGURA 7 Representação gráfica do comportamento médio de pectina total [PT (■)], textura (▲) e percentagem de solubilização [PS/PT (●)] de tomates normais (+/+) e *alcobaça* heterozigotos (+/alc), em função do estágio de maturação.

4.4.1 Pectinas na polpa

O teor de pectina solúvel foi influenciado pelos fatores “status” e estágio de maturação, enquanto o teor de pectina total, apenas pelo fator estágio de maturação (Tabela 1A). Os frutos *alcobaça* heterozigotos apresentaram, em média, um menor teor de pectina solúvel (Figura 8). Observou-se um aumento marcante no teor de pectina solúvel, visível, principalmente, a partir do estágio de maturação vermelho claro. Os frutos “breaker” apresentaram um teor de pectina total inferior aos demais. Pôde-se observar uma tendência de síntese de pectinas do estágio “breaker” ao vermelho claro com posterior tendência de degradação (Figura 7). Analisando-se a percentagem de solubilização das substâncias pécticas, pôde-se observar que os híbridos *alcobaça* heterozigotos apresentam uma menor tendência de solubilização (Figura 8), sendo que a percentagem de solubilização aumentou à medida que os frutos amadureceram (Figura 7). Resultados semelhantes, quanto a percentagem de solubilização, foram observados por Filgueiras (1996), ao comparar tomates TOM-559 (alc/alc) com Flora-Dade. Segundo a mesma autora, híbridos heterozigotos *alcobaça* apresentaram médias de solubilização de pectinas da ordem de 4,31 e 22,67%, respectivamente, nos estádios “breaker” e vermelho maduro, valores coerentes com os encontrados no presente trabalho. Já a percentagem de solubilização de pectinas, determinada por Resende (1995), entre nove híbridos de tomates do grupo multilocular no estágio vermelho maduro, oscilou entre 20 a 45%.

O aumento na solubilização das substâncias pécticas se associou perfeitamente com a redução da textura observada durante o amadurecimento dos frutos (Figura 7) à semelhança de resultados apresentados por outros autores (Resende, 1995; Filgueiras, 1996).

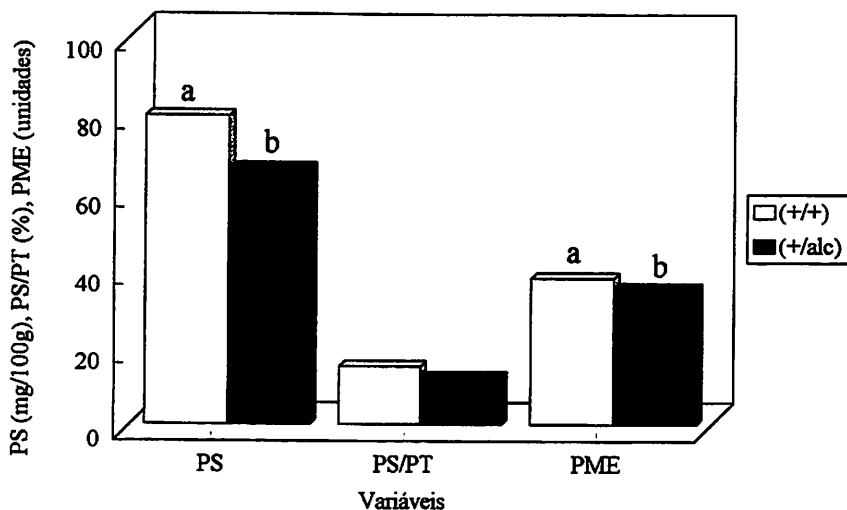
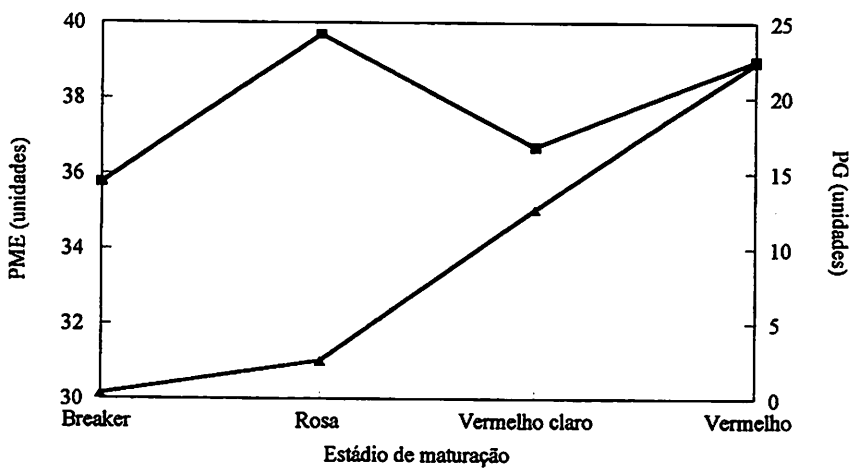


FIGURA 8 Representação gráfica dos teores médios de pectina solúvel (PS), percentagem de solubilização (PS/PT) e pectinametilsterase (PME) de tomates normais e *alcobaça* heterozigotos (letras diferentes, para cada par de barras, representam diferenças significativas pelo teste de Tukey a $p < 0,05$).

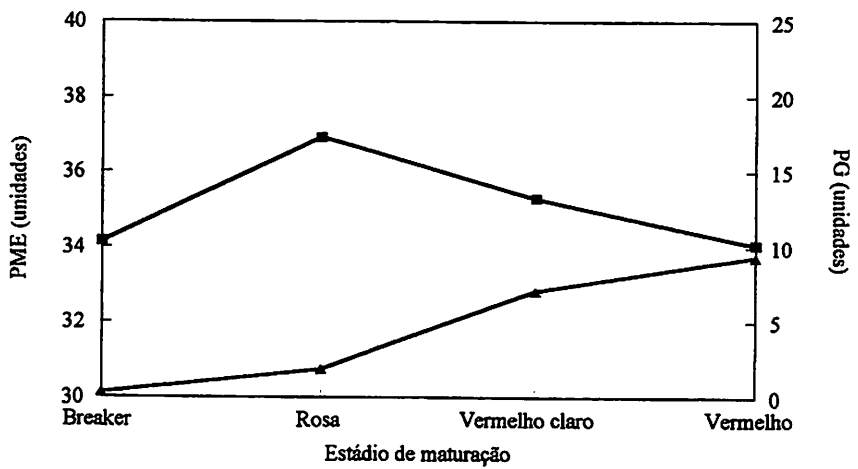
4.4.2 Atividade enzimática: pectinametilsterase (PME) e poligalacturonase (PG)

A atividade da PME foi influenciada apenas pelo fator “status”, não sendo observadas variações significativas durante o amadurecimento dos frutos (Tabela 1A). Os híbrdos *alcobaça* apresentaram, em média, menor atividade da referida enzima (Figura 8). Segundo Koch e Nevins (1989), a atividade da PME é inicialmente detectada no pericarpo de tomates no estágio “breaker”, com a desesterificação péctica ocorrendo na passagem desse estágio para o rosa. De acordo com Harriman, Tieman e Handa (1991) e Resende (1995), um aumento na atividade da PME do estágio verde maduro para o “breaker” foi observado, sendo que a atividade da enzima voltou a níveis normais logo em seguida.

A PME não apresentou, em média, oscilações significativas durante o amadurecimento dos híbridos estudados (Figura 9), provavelmente, porque já havia atingido o seu pico de atividade, tendo-se em vista a colheita dos frutos já no estágio “breaker” de maturação. Koch e Nevins (1989) e Steele, McCann e Roberts (1997) observaram que o grau de esterificação das pectinas cai de 90% em tomates verde imaturos para 30% no estágio vermelho maduro do amadurecimento, presumivelmente como uma consequência direta da atividade da PME que remove os grupos metilésteres a partir do C6 dos resíduos galacturonosil da cadeia principal do polissacarídeo péctico. A cadeia desesterificada fica, então, suscetível à atividade da PG. Variações na atividade de PME durante o amadurecimento de diferentes genótipos de tomate com picos de atividade atingidos em distintos estádios de maturação também têm sido observadas (Filgueiras, 1996). A amplitude de atividade observada por Filgueiras (1996) oscilou de 9,42 a 71,66 $\mu\text{mol/g/min}$, entre os estádios “breaker” e vermelho maduro, respectivamente, compreendendo a encontrada no presente trabalho, cuja amplitude de variação foi de 34 a 40 $\mu\text{mol/g/min}$. Ainda segundo a mesma autora, o híbrido F₁ (Piedmont x TOM-559) manteve, em geral, os mesmos níveis de atividade de PME que seu parental normal.



(+/+)



(+/alc)

FIGURA 9 Representação gráfica da atividade enzimática média de pectinametilesterase [(PME) (■)] e poligalacturonase [(PG) (▲)] de tomates normais (+/+) e *alcobaça* heterozigotos (+/alc), em função do estágio de maturação.

As modificações dos polissacarídeos pécticos dentro das paredes celulares do tecido pericárpico em amadurecimento ocorrem em poucos dias e implicam na ação de enzimas capazes de degradar componentes específicos desta parede (Fischer e Bennett, 1991). A PME, uma enzima onipresente no reino vegetal, catalisa a desmetoxilação de pectinas e é considerada responsável por modificações químicas da pectina embebida na lamela média e matriz da parede celular primária dos vegetais, estando envolvida nas modificações texturais durante o amadurecimento de frutos (Gaffe, Tiznado e Handa, 1997). Ambas as enzimas, PME e PG, são expressas pelas células do tecido pericárpico em amadurecimento no estágio “breaker” do desenvolvimento. Contudo, a desesterificação plena das pectinas requer poucos dias de ação da PME (Koch e Nevins, 1989) e a despolimerização continua até o tomate tornar-se sobre maduro (Huber e Lee, 1986).

A atividade da enzima PG foi afetada tanto pela interação entre “status” e “background” como pela interação entre “status” e estágio de maturação (Tabela 1A). Os frutos *alcobaça* heterozigotos apresentaram, em média, uma menor atividade de PG, quando comparados com os normais, nos estádios rosa, vermelho claro e vermelho, enquanto no estágio “breaker” nenhuma diferença foi notada (Figura 10). Esta menor atividade de PG não foi suficiente para diminuir a perda de firmeza, nos estádios de maturação estudados. Todavia, deve-se considerar que os frutos *alcobaça* apresentaram uma vida pós-colheita dois dias superior aos normais e que a menor atividade da PG pode ter contribuído para uma contensão da firmeza durante esse período. Não obstante, a baixa atividade da PG se relaciona com a menor percentagem de solubilização das substâncias pécticas notada para os tomates *alcobaça*. Ao contrário dos resultados obtidos, uma relação inversa tem sido observada entre a retenção da firmeza e atividade de PG, suportada por estudos com tomates transgênicos, mutantes *alcobaça*, *nor* e

rin, em homozigose e heterozigose, e híbridos normais. O amadurecimento e amaciamento são retardados nos mutantes, que desenvolvem menor atividade de PG (Buescher et al., 1976; Kopeliovitch et al., 1980; Tucker e Grierson, 1982; Brady et al., 1985; Brummell e Labavitch, 1997).

O alelo *alcobaça* determinou menor atividade de PG nos híbridos com “background” Stevens e NC-8276, embora sua influência não tenha sido detectada sobre híbridos com “background” Piedmont (Figura 11). Segundo Hobson e Grierson (1993), o alelo *alcobaça* afeta consideravelmente o amadurecimento de tomates, reduzindo a atividade da PG, embora a resposta seja variável em função do “background”.

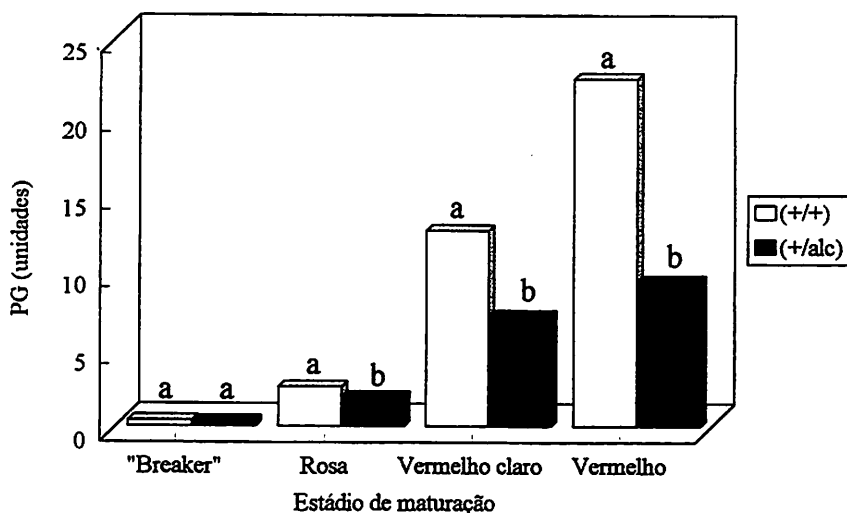


FIGURA 10 Representação gráfica da atividade enzimática de poligalacturonase (PG) em função dos estádios de maturação de tomates normais (+/+) e *alcobaça* heterozigotos (+/alc) (letras diferentes, para cada par de barras, representam diferenças significativas pelo teste de Tukey a $p < 0,05$).

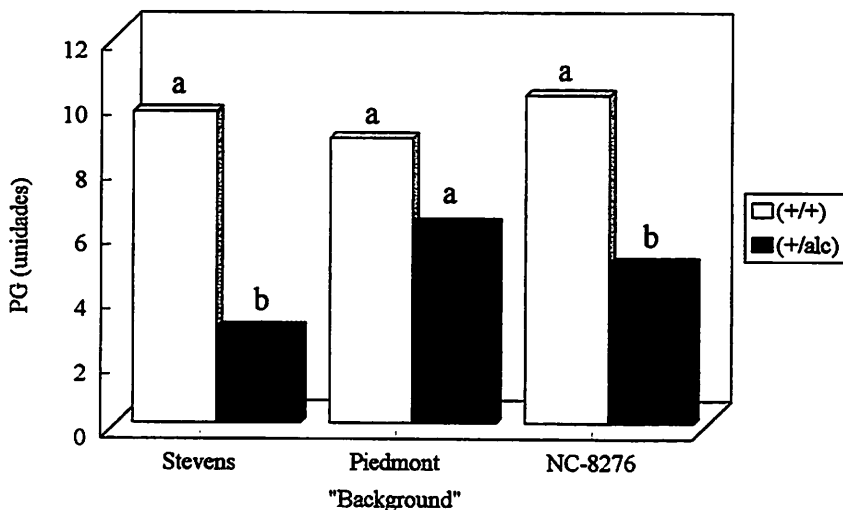


FIGURA 11 Representação gráfica da atividade enzimática de poligalacturonase (PG), em função de três “backgrounds” distintos, de tomates normais (+/+) e *alcobaça* heterozigotos (+/alc) (letras diferentes, para cada par de barras, representam diferenças significativas pelo teste de Tukey a $p < 0,05$).

A atividade da PG aumentou, tanto nos híbridos *alcobaça* heterozigotos quanto nos normais, com a maturação (Figura 9), concordantemente com outros resultados (Tucker e Grierson, 1982; Carrington, Greve e Labavitch, 1993). Este aumento na atividade da PG acompanhou a solubilização das substâncias pécticas e redução da firmeza, como o ilustrado na Figura 7. Filgueiras (1996) observou uma variação na atividade da PG de 1,60 a 70,01 unidades durante o amadurecimento, na planta, de tomates de amadurecimento normal, homozigotos *alcobaça* e seus híbridos heterozigotos, valores estes que compreendem os obtidos no presente trabalho, os quais variaram de 0,14 a 26,53 unidades.

O conhecimento atual sugere que uma gama de genes específicos do amadurecimento ou uma família de genes seja ativada durante o amadurecimento, destacando-se os genes que codificam a PG em tomates (Tucker, 1990). Embora muito se saiba sobre o amaciamento de tomates, permanece incerto o preciso papel da PG e outras hidrolases da parede celular nas mudanças texturais do fruto (Fischer e Bennett, 1991).

4.4.3 Modificações na parede celular isolada

O rendimento médio de extração da parede celular a partir da polpa fresca de tomate foi de 1,39%. Não foi verificada, aparentemente, influência do alelo *alcobaça* em heterozigose sobre os compostos avaliados a partir da parede celular bruta. Logo, a caracterização média da parede celular nos quatro estádios de maturação é apresentada na Tabela 1.

TABELA 1 Valores médios e seus respectivos erros-padrão de compostos da parede celular (%) de tomates em função dos estádios de maturação.

Estádio de maturação	Variáveis		
	Celulose	Hemicelulose	Pectina
“breaker”	29,83 (3,57)	12,52 (1,51)	31,17 (1,04)
rosa	31,02 (1,80)	9,73 (1,31)	31,79 (1,02)
vermelho claro	33,65 (3,38)	6,17 (0,67)	31,10 (2,06)
vermelho	33,41 (1,14)	7,84 (0,69)	31,62 (1,31)

Observou-se uma redução no teor de hemicelulose durante o amadurecimento, embora as oscilações dos demais compostos de parede não tenham sofrido, aparentemente, influência do estágio de maturação. Filgueiras (1996) também verificou uma certa estabilidade de celulose e redução na hemicelulose durante a maturação de tomates do grupo multilocular. Segundo a

mesma autora, perda, aumento e manutenção de uronídeos foram observados durante a maturação dos frutos. Os teores de celulose e pectina encontrados no presente trabalho foram condizentes aos obtidos por Gross (1984) e Filgueiras (1996), enquanto os teores de hemicelulose foram levemente inferiores. As modificações que ocorrem com os polissacarídeos da parede celular durante o amadurecimento de frutos são os principais determinantes de suas alterações texturais.

4.4.3.1 Fração solúvel em EDTA - substâncias pécticas

O amadurecimento de frutos corresponde a uma série de eventos bioquímicos, fisiológicos e estruturais que os torna aptos para o consumo (Lelièvre et al., 1997). O amaciamento acompanha o amadurecimento concomitantemente a um incremento na solubilização de pectinas da parede celular (Huber, 1983b).

Observa-se, a partir dos cromatogramas obtidos pelas corridas gélicas realizadas com quantidades equivalentes de poliuronídeos da fração da parede celular solúvel em EDTA, uma tendência de redução da altura do pico entre os frutos de todos os híbridos no estágio “breaker” e vermelho, à exceção do NC-8276 x TOM-559 (Figuras 12-14), o que permite sugerir uma possível despolimerização de substâncias pécticas. Entretanto esta despolimerização não foi visualizada a partir de uma movimentação dos picos, uma vez que os mesmos, independente do híbrido ou estágio de maturação, foram detectados próximos do volume vazio da Sephacryl S-300, o que indica uma predominância de substâncias pécticas com elevado peso molecular, entre 70 kD e 2000 kD, segundo curva de calibração; uma cauda representando materiais de menor peso molecular foi observada estendendo-se através da faixa de separação da coluna.

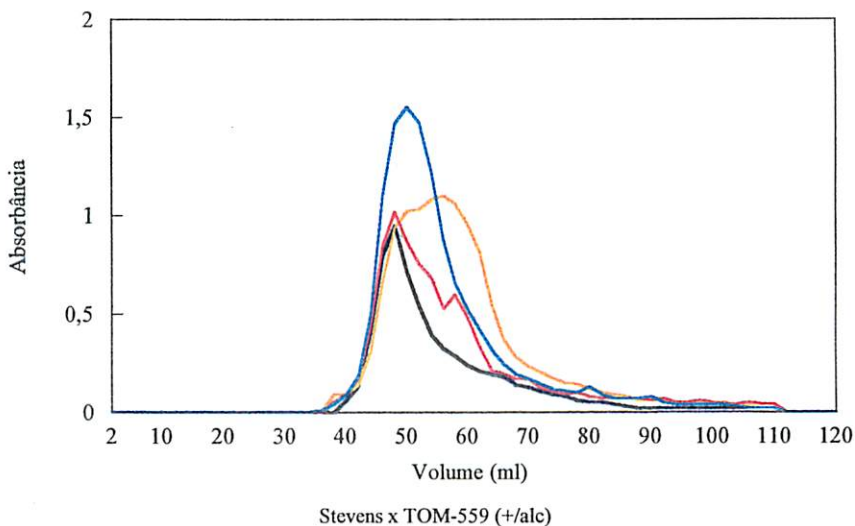
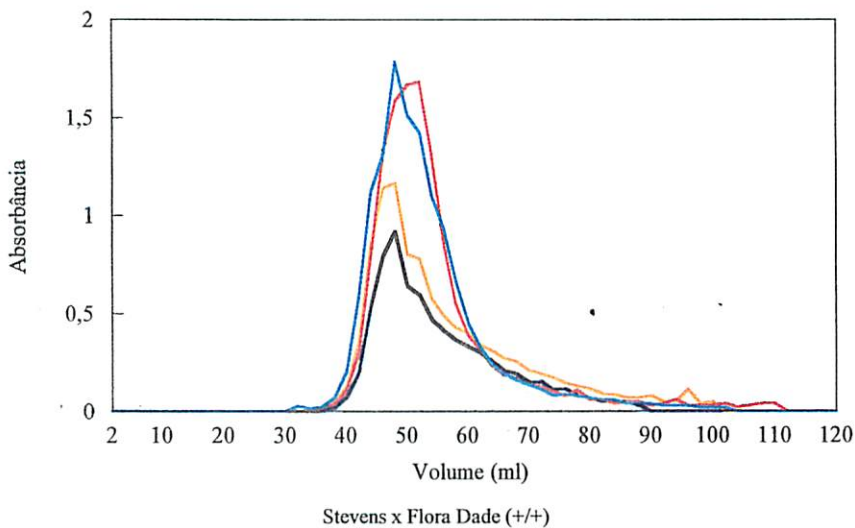


FIGURA 12 Representação gráfica do perfil gel-cromatográfico de um par de híbridos quase isogênicos de tomates para os quatro estádios de maturação (— “breaker”, — rosa, — vermelho claro, — vermelho).

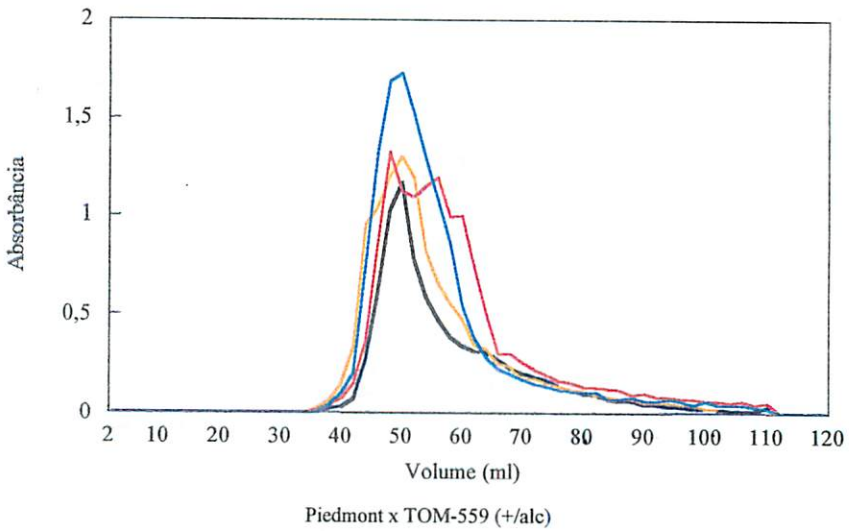
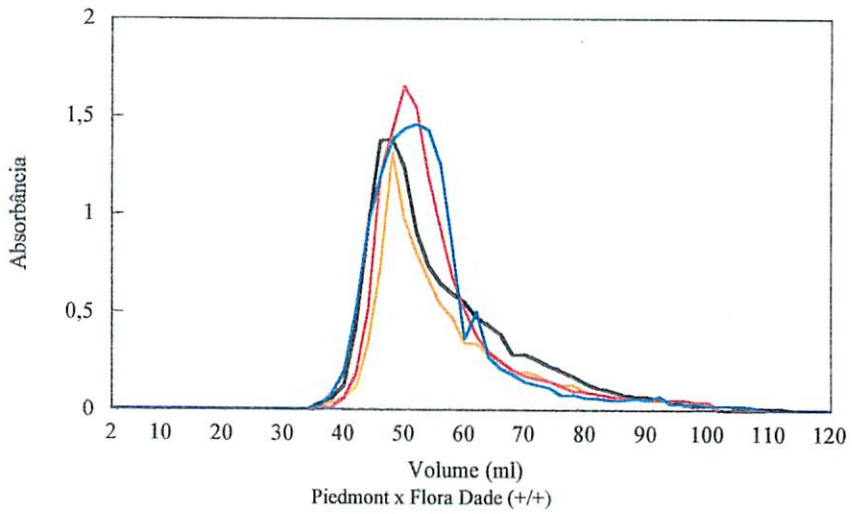


FIGURA 13 Representação gráfica do perfil gel-cromatográfico de um par de híbridos quase isogênicos de tomates para os quatro estádios de maturação (— “breaker”, — rosa, — vermelho claro, — vermelho).

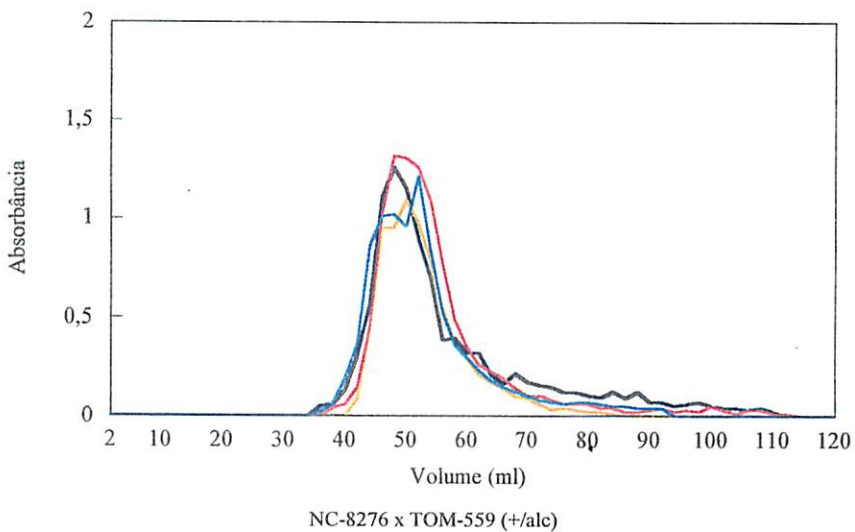
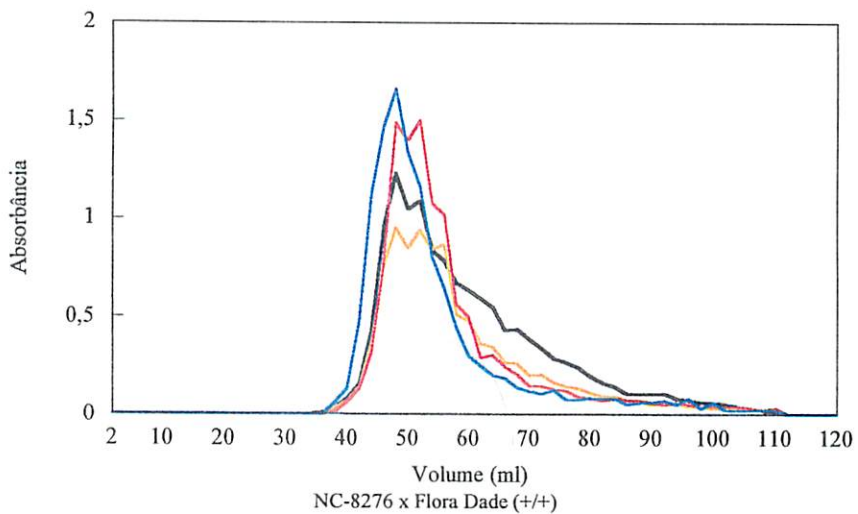


FIGURA 14 Representação gráfica do perfil gel-cromatográfico de um par de híbridos quase isogênicos de tomates para os quatro estádios de maturação (— “breaker”, — rosa, — vermelho claro, — vermelho).

Os híbridos NC-8276 x Flora Dade e Piedmont x Flora Dade apresentaram, aparentemente, uma ligeira recuperação, no estágio vermelho, de parte dos picos perdidos a partir do estágio “breaker”, sugerindo, assim, uma leve despolimerização dos polissacarídeos pécticos com o avançar do amadurecimento. O mesmo foi observado entre o par de híbridos isogênicos tendo em comum o parental Stevens; entretanto, a recuperação foi observada no estágio vermelho claro. Esta recuperação pode ser visualizada por uma perda de definição no pico e ampliação na sua cauda. Poliuronídeos de tomates verde maduros e maduros foram eluídos no volume vazio de Sephacryl S-300, ou próximo a ele, embora tenham apresentado perfis diferentes em Sephacryl S-400, S-500 e Sepharose CL4B, indicando o surgimento de fragmentos menores de poliuronídeos nos tomates maduros (Della Penna et al., 1990). Os autores sugerem que as últimas 3 matrizes proporcionam uma melhor separação cromatográfica de poliuronídeos para análises de mudanças associadas ao amadurecimento.

Aparentemente, o alelo *alcobaça* em heterozigose não influenciou o padrão de despolimerização das substâncias pécticas solúveis em EDTA. Poliuronídeos de tomates transgênicos com PG antisense solúveis em CDTA mostraram uma leve despolimerização durante o amadurecimento, visíveis apenas nos estádios vermelho maduro e sobre maduro, enquanto frutos controle não transgênicos apresentaram uma despolimerização um pouco mais pronunciada, a partir de corridas realizadas em Sepharose CL-2B (Brummell e Labavitch, 1997). Vários estudos com tomates normais e mutantes têm demonstrado que o amadurecimento é acompanhado por despolimerização péctica associada à sua elevada solubilização (Huber, 1983a; Della Penna et al., 1990; Huber, 1992; Huber e O'Donoghue, 1993). A PG é uma hidrolase da parede celular que parece desempenhar um importante papel no amaciamento de frutos, assim como a β -

galactosidase. Ambas as enzimas estão intimamente associadas com a solubilização e despolimerização das pectinas da parede celular durante o amadurecimento, sendo que em tomates duas formas de PG, de exo- e endo-ação, são distinguíveis (Lazan e Ali, 1993). Entretanto, a atenuação antisense da PG não previne o amaciamento de tomates (Smith et al., 1988; Schuch et al., 1991), bem como o seu amaciamento tem sido observado iniciar antes da β -galactosidase ser detectada (Carrington e Pressey, 1996), o que sugere que o amaciamento de tomates abrange diversos processos bioquímicos envolvendo a ação coordenada de diferentes enzimas durante o amadurecimento.

4.4.3.2 Fração solúvel em KOH 4M - hemicelulose

Avaliando-se o conjunto de dados obtidos a partir da cromatografia gasosa, não se verificou, aparentemente, influência do alelo *alcobaça* em heterozigose sobre o teor de cada um dos açúcares neutros da fração da parede celular solúvel em KOH 4M, a despeito do estágio de maturação dos tomates. As hemiceluloses são extraídas da parede celular com soluções alcalinas, mas não com água quente, agentes quelantes ou ácido diluído. Em muitos casos a forte ligação entre as hemiceluloses e microfibrilas de celulose através de pontes de hidrogênio obriga a utilização de álcalis fortes na sua extração, o que se aplica, provavelmente, às xilanas, glucomanas e xiloglucanas (Brett e Waldron, 1990).

A recuperação média de açúcares neutros da fração hemicelulósica foi cerca de 70%. Não obstante, algumas peculiaridades foram observadas com o decorrer da maturação, sendo que as mais claras foram a redução nos teores de galactose e aumento nos teores de glucose, com tendência de redução no teor de xilose entre tomates nos estádios “breaker” e vermelho, enquanto pequenas oscilações foram observadas para os demais açúcares (Figuras 15-17).

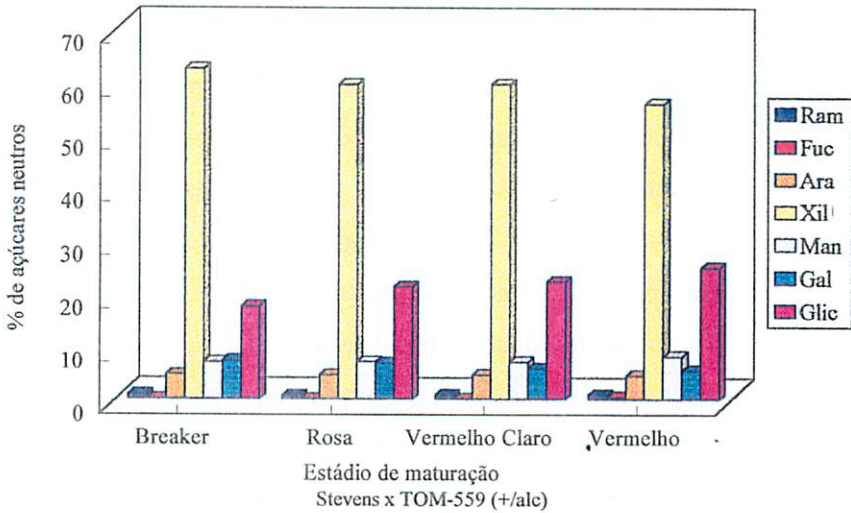
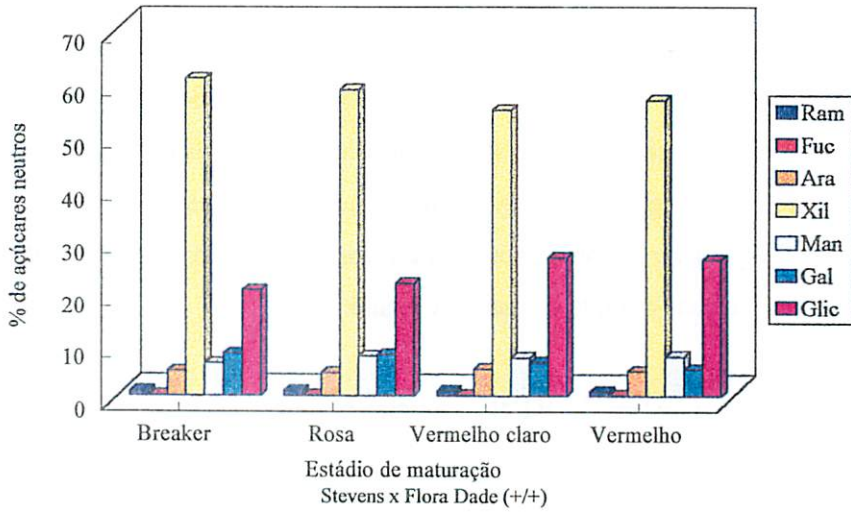


FIGURA 15 Representação gráfica do perfil gás-cromatográfico de açúcares neutros da fração hemicelulósica de um par de híbridos quase isogênicos de tomates, em função dos estádios de maturação (100% de hemicelulose).

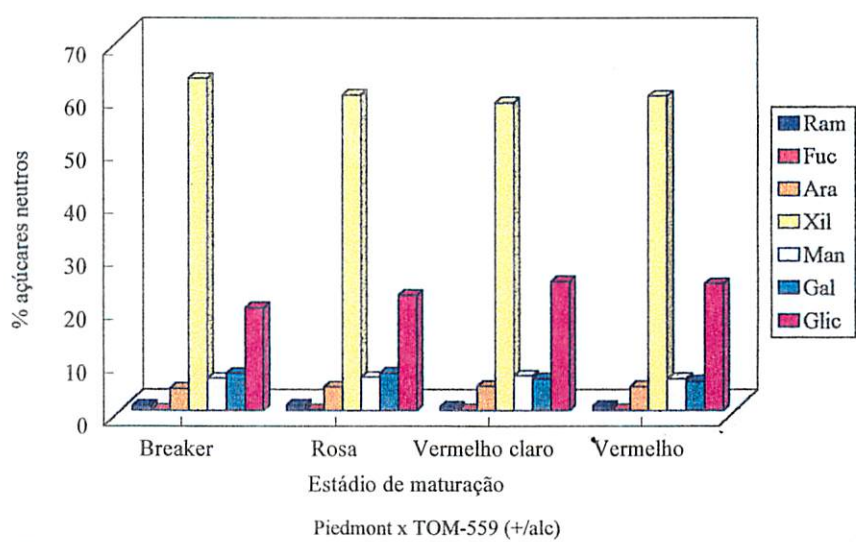
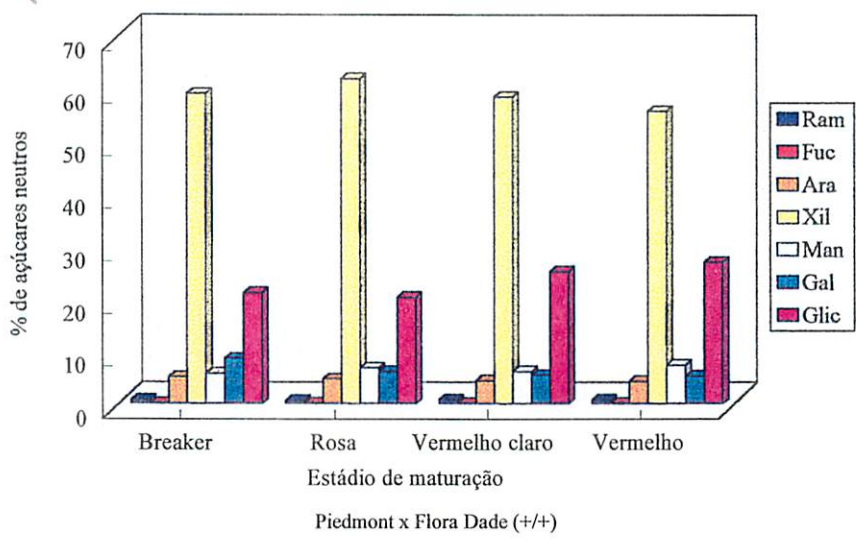


FIGURA 16 Representação gráfica do perfil gás-cromatográfico de açúcares neutros da fração hemicelulósica de um par de híbridos quase isogênicos de tomates, em função dos estádios de maturação (100% de hemicelulose).

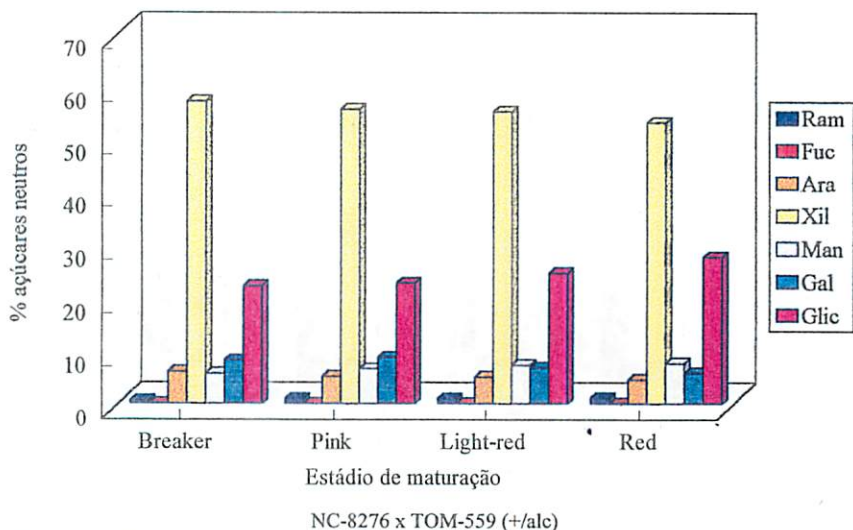
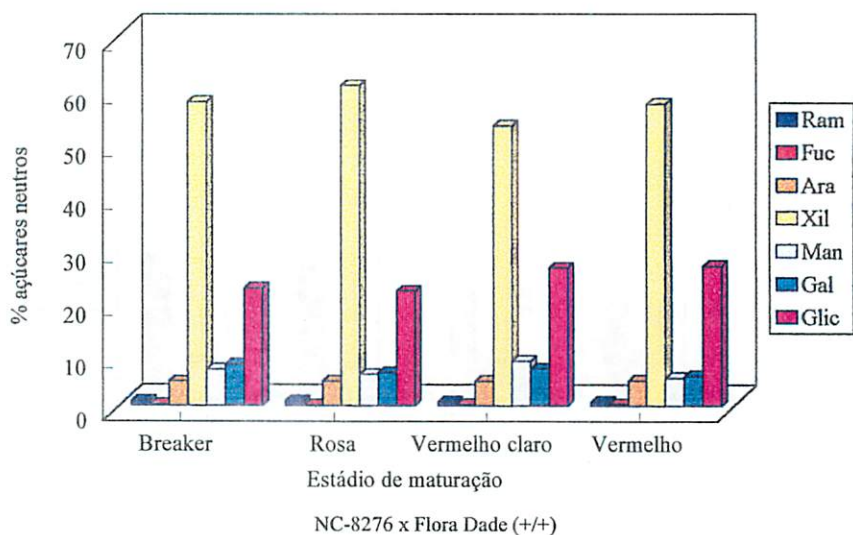


FIGURA 17 Representação gráfica do perfil gás-cromatográfico de açúcares neutros da fração hemicelulósica de um par de híbridos quase isogênicos de tomates, em função dos estádios de maturação (100% de hemicelulose).

Observou-se uma tendência de incremento nos teores de manose durante a maturação de todos os híbridos, à exceção do Piedmont x TOM-559 e NC-8276 x Flora Dade, que apresentaram este incremento apenas até o estágio vermelho claro e uma ligeira tendência de redução da arabinose nos híbridos Stevens x TOM-559, NC-8276 x TOM-559 e Piedmont x Flora Dade e ligeiro aumento deste açúcar nos híbridos Piedmont x TOM-559 e NC-8276 x Flora Dade. Os principais componentes da fração solúvel em KOH 4M, independente do estágio de maturação, foram xilose, glucose, manose, galactose e arabinose, sendo que os açúcares em maior proporção foram a xilose e glucose que compreenderam de 52,87 a 62,59% e 17,53 a 27,63%, respectivamente, da fração hemicelulósica, indicando, provavelmente, a predominância de xilanas e xiloglucanas, não se descartando a hipótese da presença de xiloglucomananas como reportado por Seymour et al. (1990). A fucose foi o açúcar com menor participação relativa da fração hemicelulósica, seguido pela ramnose, açúcar este característico da fração pectica.

O perfil cromatográfico encontrado no presente trabalho é semelhante aos obtidos em outros trabalhos (Gross, 1984; Tong e Gross, 1988; Seymour et al., 1990; Huysamer, Greve e Labavitch, 1997a,b), embora, nesses, haja uma predominância de glucose sobre a xilose.

As modificações dos açúcares neutros observadas sugerem um "turnover", ou seja, um metabolismo dinâmico na parede celular dos tomates durante sua maturação. O amadurecimento de muitos frutos é marcado, normalmente, por uma substancial perda de sua firmeza, ditada por mudanças no metabolismo dos carboidratos da parede celular (Labavitch, 1981). O amaciamento é marcado por um incremento na solubilização de substâncias pecticas (Bartley e Knee, 1982) e uma perda líquida de açúcares neutros não celulósicos (Gross e Sams, 1984). As mudanças na estrutura hemicelulósica

associadas ao amadurecimento são importantes determinantes das mudanças texturais dos frutos, embora as bases bioquímicas do “turnover” hemicelulósico ainda não estejam caracterizadas (Fischer e Bennett, 1991).

A capacidade sintética da parede celular tem sido confirmada através da incorporação de marcadores (isótopos pesados) nos açúcares neutros da fração hemicelulósica analisados por cromatografia gasosa-espectrometria de massa (Huysamer, Greve e Labavitch, 1997a). Mudanças na biossíntese incluindo incorporação de resíduos xilosil e manosil na fração hemicelulósica da parede celular têm sido reportadas (Greve e Labavitch, 1991), embora perfis gel-cromatográficos de frações hemicelulósicas apresentem comportamentos divergentes com relação ao seu peso molecular em termos de degradação (Huber, 1983a), ou não (Seymour et al., 1990). A perda líquida de açúcares da parede implica que os polímeros precursores sejam metabolizados a uma certa extensão e que não permaneçam como componentes da parede celular isolada (Huber, 1983a).

A redução no teor de galactose durante a maturação observada no presente trabalho é concordante com as observações feitas por Carrington, Greve e Labavitch (1993), Carrington e Pressey (1996) e Huysamer, Greve e Labavitch (1997a). Os autores têm associado a perda líquida de galactose durante o amadurecimento como uma das principais causas do amaciamento de tomates. De acordo com Sozzi, Cascone e Frascina (1996), as enzimas β -mananase e α - e β -galactosidases desempenham um papel importante no amaciamento de tomates.

Segundo Silva et al. (1994), a xiloglucana endotransglicosilase (XET) é uma enzima que catalisa a degradação e reassociação de moléculas de xiloglucanas. De acordo com Redgwell e Fry (1993), a XET pode desempenhar um papel chave no início do amadurecimento dos frutos, enfraquecendo a parede celular e propiciando a sua posterior modificação a partir da ação coordenada de

outras enzimas. Sakurai e Nevins (1993) associaram o amaciamento de tomates a uma redução na massa molecular da fração hemicelulósica ditada primariamente por uma degradação de xiloglucanas. Uma tendência de redução nos resíduos xilose foi observado no presente trabalho, resíduos esses componentes, provavelmente, de xiloglucanas ou xilanas. Segundo Brett e Waldron (1990), as xiloglucanas são as principais hemiceluloses das paredes primárias de dicotiledôneas. Elas consistem de uma cadeia principal de resíduos de glucose unidos por ligações β -(1 \rightarrow 4), a maioria dos quais ligada a resíduos xilose através de pontes α -(1 \rightarrow 6), sendo que alguns desses resíduos xilose podem ser substituídos por dissacarídeos constituídos por fucose e galactose. Logo, pode-se imaginar que a redução nos resíduos galactose observada no presente trabalho possa estar associada, a princípio, a uma desestabilização das xiloglucanas, intensificada pela perda de resíduos xilose.

A degradação da parede celular é a razão primária para o amaciamento de frutos durante o seu amadurecimento. Isto leva à sugestão de que certas enzimas hidrolíticas sejam as responsáveis pela dissolução da lamela média, bem como pela degradação da própria parede celular, levando, portanto, a uma perda geral da coesão do tecido, percebido como amaciamento (Huysamer, Greve e Labavitch, 1997b). O amaciamento observado durante a maturação dos híbridos estudados no presente trabalho se associa, ao menos parcialmente, a uma redução de açúcares neutros da fração hemicelulósica, principalmente galactose e xilose, solubilização e ligeira despolimerização de substâncias pécticas e aumento na atividade da enzima poligalacturonase. Não obstante, estudos mais detalhados, abrangendo a atividade de outras enzimas que não somente a PME e PG, o fracionamento mais requintado da parede celular com o seu delineamento (gel e gás-cromatográfico), a partir de colunas ainda mais adequadas associadas à

espectrometria de massa, são necessários para o perfeito entendimento dos precisos mecanismos envolvidos no amaciamento de tomates.

4.5 Considerações finais

A partir dos objetivos propostos inicialmente pôde-se observar que o alelo *alcobaça* em heterozigose estendeu em dois dias a vida pós-colheita dos tomates armazenados sob temperatura ambiente, extensão esta caracterizada pelo retardo do processo de maturação, sem comprometimento da qualidade dos frutos.

A qualidade de tomates é vislumbrada, principalmente, por aquelas variáveis que afetam a coloração dos frutos, como os pigmentos; as sensações doce e azedo do sabor, a exemplo do pH, da acidez total titulável (ATT), dos sólidos solúveis totais (SST), dos açúcares solúveis totais (AST) e da relação SST/ATT; e a sua textura, determinada pelos compostos da parede celular.

A aparência é o principal atributo de qualidade que afeta o valor comercial de tomates, sendo que o seu amadurecimento é marcado pela mudança na sua coloração de verde para vermelho, resultante da degradação de clorofila e síntese de licopeno e β -caroteno. O alelo *alcobaça* em heterozigose não afetou a concentração desses pigmentos nos estádios “breaker”, rosa, vermelho claro e vermelho.

O pH e a ATT dos frutos também não foram influenciados pelo alelo *alcobaça* em heterozigose. Os frutos *alcobaça* heterozigotos apresentaram um teor de SST, AST e SST/ATT ligeiramente superior aos seus pares isogênicos normais, nos estádios pré-determinados de maturação.

A maturação dos frutos +/+ e +/alc foi caracterizada pelo seu amaciamento, acompanhado por elevação na atividade da enzima poligalacturonase (PG), despolimerização e solubilização de substâncias pécticas e “turnover” de açúcares neutros da parede celular. A PG desempenha um

importante papel no amaciamento dos frutos, uma vez que despolimeriza e solubiliza as substâncias pécticas. A sua ação é mediada pela ação da enzima pectinametilesterase (PME). O alelo *alcobaça* determinou uma redução nas atividades da PME e PG, bem como na solubilização das substâncias pécticas, embora não tenha afetado, aparentemente, a sua despolimerização.

A menor solubilização das substâncias pécticas não se refletiu em menor amaciamento dos frutos. Entretanto, há que se salientar que os frutos foram avaliados em estádios pré-determinados de maturação e se o efeito do alelo *alcobaça* não foi plenamente evidente nestes estádios, o foi no sentido de retardar o processo de maturação. Uma avaliação no tempo, ao invés do estádio de maturação, poderia ter sido útil para se flagrar o pleno efeito *alcobaça*. O maior potencial pós-colheita dos frutos *alcobaça* pode ser ainda mais valorizado quando se considera que os híbridos tidos como normais, utilizados como controles, já apresentavam características texturais de qualidade pós-colheita extra-firmes.

O processo de amaciamento de tomates durante o seu amadurecimento ainda é alvo de especulação no meio científico. Ele tem sido associado a um dinâmico metabolismo da parede celular, envolvendo a modificação, e principalmente, a parcial degradação dos polissacarídeos hemicelulose e pectina. Obviamente esse metabolismo é catalisado pela ação enzimática, sendo que uma gama de enzimas de ação coordenada parece estar envolvida no processo. A partir do domínio pleno da bioquímica das mudanças texturais de tomates, a criação de novos genomas de alta qualidade, mais resistentes e de vida pós-colheita longa, tornar-se-á uma tarefa mais fácil e essencial na minimização de perdas e satisfação dos diversos segmentos do mercado consumidor.

5 CONCLUSÕES

Sob as condições experimentais estudadas podem-se concluir:

Híbridos de tomate, heterozigotos no loco *alcobaça*, apresentam uma vida pós-colheita, sob temperatura ambiente, dois dias superior aos seus pares isogênicos normais, baseado no estágio de maturação .

O alelo *alcobaça*, em heterozigose, não afeta a pigmentação final de tomates, nem tampouco o pH e acidez.

Frutos do tomateiro heterozigotos no loco *alcobaça* apresentam, em média, maior teor de sólidos solúveis totais, açúcares solúveis totais e relação sólidos solúveis totais/acidez total titulável.

O alelo *alcobaça* em heterozigose reduz, em média, a atividade das enzimas pectinametilesterase (PME) e poligalacturonase (PG) e a percentagem de solubilização de substâncias pécticas na polpa de tomates.

A textura, em estádios predeterminados de maturação baseados na coloração da casca, bem como os compostos da parede celular, não são influenciados pelo alelo *alcobaça* em heterozigose, embora o alelo *alcobaça* retarde a evolução da maturação.

O amadurecimento pós-colheita de tomates, a partir do estágio “breaker”, é marcado pelo seu amaciamento que é acompanhado por elevação na atividade da enzima PG, solubilização e despolimerização de substâncias pécticas e “turnover” de açúcares neutros da fração hemicelulósica, caracterizado, principalmente, por redução nos teores de galactose e xilose e aumento nos teores de glicose.

A utilização do alelo *alcobaça* em heterozigose no melhoramento genético de tomates apresenta-se como uma técnica viável na obtenção de híbridos de elevado valor comercial.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMED, A.E.; LABAVITCH, J.M. Cell wall metabolism in ripening pear. I- Cell wall changes in ripening "Bartlett" pears. **Plant Physiology**. Washington, v.65, n.5, p.1009-1013, May 1980.
- AHRENS, M.J.; HUBER, D.J. Physiology and firmness determination of ripening tomato fruit. **Physiologia Plantarum**. Copenhagen, v.78, n.1, p.8-14, Jan. 1990.
- ALBERSHEIM, P.; NEVINS, D.J.; ENGLISH, P.D.; KARR, A. A method for the analysis of sugars in plant cell wall polysaccharides by gas-liquid chromatography. **Carbohydrate Research**. Amsterdam, v.5, p.340-345, 1967.
- ARAÚJO, M.L. de. **Interações intra-loco e inter-locos alcobaça, crimson e ligh pigment sobre características de qualidade e de produção de frutos do tomateiro**. Lavras: UFLA, 1997. 131p. (Tese-Doutorado em Fitotecnia).
- ASSOCIATION OF OFFICIAL AGRICULTURAL CHEMISTS **Official methods of the Association of the Agricultural Chemists**. 5.ed. Washington, 1990, 2v.
- BALDWIN, E.A.; SCOTT, J.W.; EINSTEIN, M.A.; MALUNDO, T.M.M.; CARR, B.T.; SHEWFELT, R.L.; TANDON, K.S. Relationship between sensory and instrumental analysis for tomato flavor. **Journal of the American Society for Horticultural Science**. Alexandria, v.123, n.5, p.906-915, Sep. 1998.
- BALIBREA, M.E.; CAYUELA, E.; ARTÉS, F.; PÉREZ-ALFOCEA, F. Salinity effects on some postharvest quality factors in a commercial tomato hybrid. **Journal of Horticultural Science**. Ashford, v.72, n.6, p.885-892, Nov. 1997.
- BARTLEY, I.M.; KNEE, M. The chemistry of textural changes in the fruit during storage. **Food Chemistry**. Essex, v.9, p.47-58, 1982.
- BEDFORD, L.V. Sensory quality of fresh tomatoes. **Campden Food and Drink Research Association**, Technical Memorandum No.514, Chipping Campden, Glos.

- BEN ARIE, R.; SONEGO, L.; FRENKEL, C. Changes in the pectic substance of ripening pears. **Journal of the American Society for Horticultural Science**. Alexandria, v.104, n.4, p.500-505, July 1979.
- BIRD, C.R.; RAY, J.A.; FLETCHER, J.D.; et al. Using antisense RNA to study gene function: inhibition of carotenoid biosynthesis in transgenic tomatoes. **Bio/Technology**. New York, v.9, p.635-639, 1991.
- BITTER, T.; MUIR, H.M. A modified uronic acid carbazole reaction. **Analytical Biochemistry**, New York, v.34, p.330-334, 1962.
- BLEINROTH, E.W. Determinação do ponto de colheita. In: FRUPEX. **Tomate para exportação: procedimentos de colheita e pós-colheita**. Brasília: EMBRAPA-SPI, 1995. p.9-20 (FrupeX, 13).
- BRADY, C.J.; McGLASSON, W.B.; PEARSON, J.A.; MELDRUM, S.J.; KOPELIOVITCH, E. Interactions between the amount and molecular forms of polygalacturonase, calcium and firmness in tomato fruit. **Journal of the American Society for Horticultural Science**. Alexandria, v.110, n.2, p.254-258, Mar. 1985.
- BRADY, C.J.; McGLASSON, W.B.; SPEIRS, J. The biochemistry of fruit ripening. In: NEVINS, D.; JONES, R. (eds.) **Tomato biotechnology**. New York: Alan R. Liss, 1987. p.279-288.
- BRADY, C.J.; MELDRUM, S.K.; McGLASSON, W.B.; ALI, Z.M. Differential accumulation of the molecular forms of polygalacturonase in tomato mutants. **Journal of Food Biochemistry**. Westport, v.7, n.1, p.7-14, 1983.
- BRETT, C.; WALDRON, K. **Physiology and biochemistry of plant cell walls**. London, Hyman, 1990. 194p.
- BRUINSMA, J. The quantitative analysis of chlorophylls A and B in plant extracts. **Photochemistry and Photobiology**. Elmsford, v.2, p.241-249, 1963.
- BRUMMELL, D.A.; LABAVITCH, J.M. Effect of antisense suppression of endopolygalacturonase activity on polyuronide molecular weight in ripening tomato fruit and in fruit homogenates. **Plant Physiology**. Washington, v.115, n.2, p.715-725, Oct. 1997.

- BUCHELI, P.; DÉVAUD, S. Sugar accumulation in tomato and partial purification of buffer-insoluble invertase. **Phytochemistry**, Oxford, v.36, n.4, p.837-841, July 1994.
- BUECHER, R.W.; FURMANSKI, R.J. Role the pectinesterase and polygalacturonase in the formation of woolliness in peaches. **Journal of Food Science**, Chicago, v.43, n.1, p.264-266, Jan./Feb. 1978.
- BUECHER, R.W.; HOBSON, G.E. Role of calcium and chelating agents in regulating the degradation of tomato fruit tissue by poligalacturonase. **Journal of Food Biochemistry**, Westport, v.6, n.3, p.147-160, 1982.
- BUESCHER, R.W.; SISTRUNK, W.A.; TIGCHELAAR, E.C.; NG TIMOTHY, J. Softening, pectolytic activity, and storage-life of rin and nor tomato hybrids. **HortScience**, Alexandria, v.11, n.6, p.603-604, Dec. 1976.
- BUESCHER, R.W.; TIGCHELAAR, E.C. Pectinesterase, polygalacturonase, cx-cellulase activities and softening on the *rin* tomato mutant. **HortScience**, Alexandria, v.10, n.6, p.624-625, Dec. 1975.
- CARPITA, N.C.; GIBEAUT, D.M. Structural models of primary cell walls in flowering plants: consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. **Plant Journal**, Oxford, v.3, p.1-30, 1993.
- CARRINGTON, C.M.S.; PRESSEY, R. β -galactosidase II activity in relation to changes in cell wall galactosyl composition during tomato ripening. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.121, n.1, p.132-136, Jan. 1996.
- CARRINGTON, C.M.S.; GREVE, L.C.; LABAVITCH, J.M. Cell wall metabolism in ripening fruit. VI. Effect of the antisense polygalacturonase gene on cell wall changes accompanying ripening in transgenic tomatoes. **Plant Physiology**, Washington, v.103, n.2, p.429-434, Oct. 1993.
- CHITARRA, M.I.F. Colheita e qualidade pós-colheita de frutos. In: EPAMIG. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v.17, n.179, p.8-18, 1994.

- CHITARRA, M.I.F. Fisiologia e qualidade de produtos vegetais. In: BOREM, F.M.(coord.). **Armazenamento e processamento de produtos agrícolas**. Lavras: UFLA/SBEA, 1998. p.1-58. (Trabalho apresentado no Congresso Brasileiro de Engenharia Agrícola, 27, 1998, Poços de Caldas, MG).
- CHITARRA, M.I.F.; CHITARRA, A.B. **Pós-colheita de frutos e hortaliças**, Fisiologia e Manuseio. Lavras: ESAL/FAEPE, 1990. 320p.
- CONWAY, W.S.; SAMS, C.E.; WATADA, A.E. Relationship between total and cell wall bound calcium in apples following postharvest pressure infiltration of calcium chloride. **Acta Horticulturae**, The Hague, v.398, p.31-39, 1995.
- CROOKES, P.R.; GRIERSON, D. Ultrastructure of tomato fruit ripening and the role of polygalacturonase isoenzymes in the cell wall degradation. **Plant Physiology**, Washington, v.72, n.4, p.1088-1093, Aug. 1983.
- CUTILLAS-ITURRALDE, A; ZARRA, I.; FRY, S.C.; LORENCES, P. Implication of persimmon fruit hemicellulose metabolism in the softening process. Importance of xyloglucan endotransglycosylase. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.91, n.2, p.169-176, Jun. 1994.
- DAVIES, J.N.; GRIERSON, D.; EDWARDS, R.; HOBSON, G.E. Saltstress induces partial ripening of the *nor* tomato mutant but expression of only some ripening-related genes. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v.139, p.140-145, 1992.
- DAVIES, J.N.; HOBSON, G.E. The constituents of tomato fruit - the influence of environment, nutrition and genotype. **CRC Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, Cleveland, v.15, n.3, p.205-208, Nov. 1981.
- DELLA PENNA, D.; LASHBROOK, C.C.; TOENJES, K.; GIOVANNONI, J.J.; FISHER, R.L.; BENNETT, A.B. Polygalacturonase isozymes and pectin depolymerization in transgenic rin tomato fruit. **Plant Physiology**, Washington, v.94, n.4, p.1882-1886, Dec. 1990.
- DINAR, M.; STEVENS, M.A. The relationship between starch accumulation and soluble solids content of tomato fruits. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.106, n.4, p.415-418, July 1981.

- DISCHE, E. Color reactions of carbohydrates. In: WHISTLER, R.L.; WOLFRAM, M.L. (ed.). **Methods in carbohydrates chemistry**. New York: Academic Press, 1962. v.1, p.477-512.
- FILGUEIRA, F.A.R. **Manual de olericultura: cultura e comercialização de hortaliças**. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 1982. Cap. 8, p.223-300. v. II.
- FILGUEIRAS, H.A.C. **Bioquímica do amadurecimento de tomates híbridos heterozigotos no loco 'alcobaça'**. Lavras: UFLA, 1996. 118p. (Tese-Doutorado em Ciências dos Alimentos).
- FISHER, R.L.; BENNETT, A.B. Role of cell wall hydrolases in fruit ripening. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.42, p.675-703, 1991.
- FREITAS, J.A. de. **Produtividade e qualidade de frutos de híbridos de tomateiro, heterozigotos no loco alcobaça**. Lavras: UFLA, 1996, 86p. (Tese-Mestrado em Fitotecnia).
- FRY, S.C. Polyssaccharide-modifying enzymes in the plant cell wall. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.46, p.497-520, 1995.
- FRY, S.C. The structure and functions of xyloglucan. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.40, n.10, p.1-11, Jan. 1989.
- GAFFE, J.; TIZNADO, M.E.; HANDA, A.K. Characterization and functional expression of a uniquely expressed tomato pectin methylesterase. **Plant Physiology**, Washington, v.114, n.4, p.1547-1556, Aug. 1997.
- GIOVANNONI, J.J.; DELLA PENNA, D.; BENNETT, A.B.; FISHER, R.L. Expression of a chimeric polygalacturonase gene in transgenic rin (ripening inhibitor) tomato fruit results in polygalacturonide degradation but not fruit softening. **The Plant Cell**, Rockville, v.1, n.1, p.53-63, Jan. 1989.
- GOMES, F.P. **Curso de estatística experimental**. Piracicaba: Nobel, 1990. 486p.

- GÓMEZ, R.; VARÓN, R.; AMO, M.; TARDÁGUILA, J.; PARDO, J.E. Differences in the rate of coloration in tomato fruit. **Journal of Food Quality**, Connecticut, v.21, n.4, p.329-339, July 1998.
- GREVE, L.C.; LABAVITCH, J.M. Cell wall metabolism in ripening fruit. V. Analysis of cell wall synthesis in ripening tomato pericarp tissue using a D-[U-¹³C] glucose tracer and gas chromatography-mass spectrometry. **Plant Physiology**, Washington, v.97, n.4, p.1456-1461, Dec. 1991.
- GRIERSON, D.; KADER, A.A. Fruit ripening and quality. In: ATHERTON, J.G.; RUDICH, J. (ed.) **The tomato crop: a scientific basis for improvement**. London: Chapman and Hall, 1986. Cap. 6, p.241-280.
- GRIERSON, D.; PURTON, M.E.; KNAPP, J.E.; BATHGATE, B. Tomato ripening mutants. In: THOMAS, H.; GRIERSON, D. (ed.) **Development Mutants in Higher Plants**, Cambridge: Cambridge University Press, 1987. p.73-94.
- GROSS, K.C. Fractionation and partial characterization of cell walls from normal and non-ripening mutant tomato fruit. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.62, n.1, p.25-32, Sept. 1984.
- GROSS, K.C. Recent developments on tomato fruit softening. **Postharvest News and Information**, England, v.1, p.109-112, 1990.
- GROSS, K.C.; SAMS, C.E. Changes in cell wall neutral sugar composition during fruit ripening: a species survey. **Phytochemistry**, Great Britain, v.23, n.11, p.2457-2461, Nov. 1984.
- GROSS, K.C.; WALLNER, S.J. Degradation of cell wall polysaccharides during tomato fruit ripening. **Plant Physiology**, Washington, v.63, n.1, p.117-120, Jan. 1979.
- HARRIMAN, R.W.; TIEMAN, D.M.; HANDA, A.K. Molecular cloning of tomatoes pectin methylesterase gene and its expression in rutgers, ripening inhibitor, nonripening, and never ripe tomatoes fruits. **Plant Physiology**, Washington, v.97, n.1, p.80-87, Sept. 1991.
- HAYASHI, T. Xyloglucans in the primary cell wall. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.40, p.139-168, 1989.

- HAYASHI, T.; MARSDEN, M.P.F.; DELMER, D.P. Pea xyloglucan and cellulose. V. Xyloglucan-cellulose interactions in vitro and in vivo. **Plant Physiology**, Washington, v.83, n.2, p.384-389, Feb. 1987.
- HO, L.C.; HEWITT, J.D. Fruit development. In: ATHERTON, J.G.; RUDICH, J. (ed.) **The tomato crop: a scientific basis for improvement**, London: Chapman and Hall, 1986. Cap. 5, p.201-239.
- HOBSON, G.E.; DAVIES, J.N. The tomato. In: HULME, A.C. (ed.) **The biochemistry of fruits and their products**. Londres: Academic Press, 1971. v.2, cap. 13, p.437-482.
- HOBSON, G.E.; GRIERSON, D. Tomato. In: SEYMOUR, G.B.; TAYLOR, J.E.; TUCKER, G.A. (ed.) **Biochemistry of fruit ripening**. Londres: Chapman & Hall, 1993. Cap. 14, p.405-442.
- HOBSON, G.E.; KILBY, P. Methods for tomato fruit analysis as indicators of consumer acceptability. **Annual Report of the Glasshouse Crops Research Institute for 1984**, 1985. p.129-136.
- HOBSON, G.E.; RICHARDSON, C.; GILLHAM, D.J. Release of protein from normal and mutant tomato cell walls. **Plant Physiology**, Washington, v.71, n.3, p.635-638, Mar. 1983.
- HUBER, D.J. Acidified phenol alters tomato cell wall pectin solubility and calcium content. **Phytochemistry**, Great Britain, v.30, n.8, p.2523-2527, Aug. 1991.
- HUBER, D.J. Polyuronide degradation and hemicellulose modifications in ripening tomato fruit. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.108, n.3, p.405-409, May 1983a.
- HUBER, D.J. The inactivation of pectin depolymerase associated with isolated tomato fruit cell wall: implications for the analysis of pectin solubility and molecular weight. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.86, n.1, p.25-32, Sept. 1992.
- HUBER, D.J. The role of cell wall hydrolases in fruit softening. **Horticultural Review**, New York, v.5, p.169-219, 1983b.

- HUBER, D.J.; LEE, J.H. Comparative analysis of pectins from pericarp and locular gel in developing tomato fruit. In: FISHMAN, M.L.; JEN, J.J. (eds), **Chemistry and function of pectins**. Washington: American Chemical Society, 1986. p.134-140.
- HUBER, D.J.; LEE, J.H. Polygalacturonase activity in ripening tomato fruit determined using pericarp discs. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.40, n.221, p.1331-1336, Dec, 1989.
- HUBER, D.J.; O'DONOGHUE, E.M. Polyuronides in avocado (*Persea americana*) and tomato (*Lycopersicon esculentum*) fruits exhibit markedly different patterns of molecular weight downshifts during ripening. **Plant Physiology**, Washington, v.102, n.2, p.473-480, Jun. 1993.
- HULTIN, H.O.; SUN, B.; BULGER, J. Pectin methyl esterase of the banana. Purification and properties. **Journal of Food Science**, Chicago, v.31, n.3, p.320-327, May/June 1966.
- HUYSAMER, M.; GREVE, L.C.; LABAVITCH, J.M. Cell wall metabolism in ripening fruit. VIII. Cell wall composition and synthetic capacity of two regions of the outer pericarp of mature green and red ripe cv. Jackpot tomatoes. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.101, n.2, p.314-322, Oct. 1997a.
- HUYSAMER, M.; GREVE, L.C.; LABAVITCH, J.M. Cell wall metabolism in ripening fruit. IX. Synthesis of pectic and hemicellulosic cell wall polymers in the outer pericarp of mature green tomatoes (cv XMT-22). **Plant Physiology**, Washington, v.114, n.4, p.1523-1531, Aug. 1997b.
- INSTITUTO ADOLFO LUTZ. **Normas analíticas, métodos químicos e físicos para análise de alimentos**. 3.ed. São Paulo: Instituto Adolfo Lutz, 1985. v.1, 533p.
- JARRET, R.L.; TIHCHELAAR, E.C.; HANDA, A.K. Ripening behaviour of the Green Ripe toato mutant. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.109, n.5, p.712-717, Sept. 1984.
- JARVIS, M.C. Structure and properties of pectin gels in plant cell walls. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v.7, n.2, p.153-164, Feb. 1984.

- JONES, R.A.; SCOTT, S.J. Genetic potencial to improve tomato flavor in commercial F₁ hybrids. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.109, n.3, p.318-321, May 1984.
- KADER, A.A.; STEVENS, M.A.; ALBRIGHT-HOLTON, M.; MORRIS, LL.; ALGAZI, M. Effect o fruit ripeness when picked on flavor and composition of fresh maket tomatoes. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.102, n.6, p.724-731, Nov. 1977.
- KAYS, S.J. **Post-harvest physiology of perishable plant products**. New York: AVI, 1991. 532p.
- KEEGSTRA, K.; TALMADGE, K.W.; BAUER, W.D.; ALBERSHEIN, P. The structure of plant cell walls. III. A model of the walls of suspension-cultured sycamore cells based on the interconnections of the macromolecular components. **Plant Physiology**, Washington, v.51, n.1, p.188-196, Jan. 1973.
- KHUIDARI, A.K. The ripening of tomatoes. **American Scientist**, New Haven, v.6, p.696-707, 1972.
- KIM, J.; GROSS, K.C.; SOLOMOS, T. Galactose metabolism and ethylene production during development and ripening of tomato fruit. **Postharvest Biology and Technology**, Amsterdan, v.1, n.1, p.67-80, Jan. 1991.
- KNAPP, J.; MOUREAU, P.; SCHUCH, W.; GRIERSON, D. Organisation and expression of polygalacturonase and other ripening related genes in Ailsa Craig 'Neverripe' and 'Ripening inhibitor'tomato mutants. **Plant Molecular Biologycal**, The Hague, v.12, p.105-116, 1989.
- KOCH, J.L.; NEVINS, D.J. Tomato fruit cell wall. I. Use of purified tomato polygalacturonase and pectinmethylesterase to identify development changes in pectins. **Plant Physiology**, Washington, v.91, n.3, p.816-822, Nov. 1989.
- KOPELIOVITCH, E.; MIZRAHI, Y.; RABINOWITCH, H.D.; KEDAR, N. Physiology of the tomato mutant *alcobaca*. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.48, n.3, p.307-311, Mar. 1980.
- KOPELIOVITCH, E.; RABINOWITCH, H.D.; MIZRAHI, Y.; KEDAR, N. The potencial of ripening mutants for extending the storage life of the tomato fruit. **Euphytica**, Wageningem, v.28, n.1, p.99-104, Feb. 1979.

- KRAMER, M.; SANDERS, R.; BOLKAN, H.; WATERS, C.; SHEEHY, R.E.; HIATT, W.R. Postharvest evaluation of transgenic tomatoes with reduced levels of polygalacturonase: processing, firmness and disease-resistance. **Postharvest Biology and Technology**, Amsterdam, v.1, n.3, p.241-255, Mar. 1992.
- LABAVITCH, J.M. Cell wall turnover in plant development. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v. 32, p.385-406, 1981.
- LANGLEY, K.R.; MARTIN, A.; STENNING, R.; ANGUS, J.M.; HOBSON, G.E.; WOLFGANG, W.S.; BIRD, C.R. Mechanical and optical assessment of the ripening of tomato fruit with reduced polygalacturonase activity. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v.66, n.4, p.547-554, Dec. 1994.
- LAZAN, H.; ALI, Z.M. Cell wall hydrolases and their potencial in the manipulation of ripening of tropical fruits. **ASEAN Food Journal**, New York, v.8, n.2, p.47-53, 1993.
- LEAL, N.R. **Herança da conservação natural pós-colheita de frutos do tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Conservação de frutos e anatomia do pericarpo de híbridos entre a introdução alcobaça e alguns cultivares.** Viçosa: UFV, 1973. 66p. (Tese-Mestrado em Fitotecnia).
- LELIÈVRE, J-M.; LATCHÉ, A.; JONES, B.; BOUZAYEN, M.; PECH, J-C. Ethylene and fruit ripening. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.101, n.4, p.727-739, Dec. 1997.
- LURIE, S.; HANDROS, A.; FALLIK, E.; SHAPIRA, R. Reversible inhibition of tomato fruit gene expression at high temperature. Effects on tomato fruit ripening. **Plant Physiology**, Washington, v.110, n.4, p.1207-1214, Apr. 1996.
- MARKOVIC, O.; HEINRICHVÁ, K.; LENKEY, B. Pectolytic enzymes from banana. **Collection Czechoslovak Chemistry community**, London, v.40, p.769-774, 1975.
- MARTENS, M.; BAARDSETH, P. Sensory quality. In: WEICHMANN, J. (ed.). **Postharvest physiology of vegetables**. New York: Marcel Dekker, INC., 1987. Cap. 21, p. 427-454.

- McCREADY, P.M.; McCOMB, E.A. Extraction and determination of total pectic material. **Analytical Chemistry**, Washington, v.24, n.12, p.1586-1588, Dec. 1952.
- MENCARELLI, F.; SALTVEIT, Jr., M.E. Ripening of mature-green tomato fruit slices. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.113, n.5, p.742-745, Sept. 1988.
- MITCHAM, E.J.; GROSS, K.C.; Ng, T.J. Tomato fruit cell wall synthesis during development and senescence. **Plant Physiology**, Washington, v.89, n.2, p. 477-481, Feb. 1989.
- MITCHAM, E.J.; Mc DONALD, R.E. Cell wall modification during ripening of 'Keit' and 'Tommy Atkins' mango fruit. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.17, n.6, p.919-924, Nov. 1992.
- MIZRAHI, Y; ZOHAR, R.; MALIS-ARAD, S. Effect of sodium chloride on fruit ripening of the nonripening tomato mutants *nor* and *rin*. **Plant Physiology**, Washington, v.69, n.2, p.497-501, Feb. 1982.
- MUTSCHLER, M.A. Inheritance and linkage of the 'alcobaca' ripening mutant in tomato. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.109, n.4, p.500-503, July 1984.
- MUTSCHLER, M.A.; WOLFE, D.W.; COBB, E.D.; YOURSTONE, K.S. Tomato fruit quality and shelf life in hybrids heterozygous for the *alc* ripening mutant. **HortScience**, Alexandria, v.27, n.4, p.352-355, Apr. 1992.
- NAGATA, M.; YAMASHITA, I. Simple method for simultaneous determination of chlorophyll and carotenoids in tomato fruit. **Nippon Shokuhin Kogyo Gakkaishi**, Tokio, v.39, n.10, p.925-928, 1992.
- NELSON, N.A. A photometric adaptation of Somogyi method for the determination of glucose. **The Journal of Biological Chemistry**, Baltimore, v.135, p.136-175, 1944
- NGUYEN, V.Q.; ASHCROFT, W.J.; JONES, K.H.; McGLASSON, W.B. Evaluation of F₁ hybrids incorporating the *rin* (ripening inhibitor) gene to improve the storage life and fruit quality of fresh market tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Australian Journal of Experimental Agriculture**, East Melbourne, v.31, n.3, p.407-413, May/June 1991.

- PESIS, E.; FUCHS, Y.; ZAUBERMAN, G. Cellulase activity and fruit softening in avocado. **Plant Physiology**, Washington, v.61, n.3, p.416-419, Mar. 1978.
- PETRO-TURZA, M. Flavor of tomato and tomato products. **Food Review International**, New York, v.2, n.3, p.309-351, 1987.
- PICHA, D.H. Effect of harvest maturity on the final fruit composition of cherry and large-fruited cultivars. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.111, n.5, p.723-727, Sept. 1986.
- POOVAIAH, B.H. Role of calcium in prolonging storage life of fruits and vegetables. **Food Technology**, Chicago, v.40, n.5, p.86-88, may 1986.
- PRESSEY, R.; AVANTS, J.K. Pectin enzymes in "Longkeeper" tomatoes. **Horticultural Science**, New York, v.17, p.398-400, 1982.
- PROGRAMA HORTI & FRUTI PADRÃO. **Classificação de tomate**. CEAGESP/Secretaria de Agricultura e Abastecimento de São Paulo. São Paulo, 1998. n.p.
- RANWALA, A.P.; SUEMATSU, C.; MASUDA, H. The role of β -galactosidases in the modification of cell wall components during muskmelon ripening. **Plant Physiology**, Washington, v.100, n.3, p.1318-1325, Nov. 1992.
- RATANACHINAKORN, B.; KLIEBER, A.; SIMONS, D.H. Effect of short-term controlled atmospheres and maturity on ripening and eating quality of tomatoes. **Postharvest Biology and Technology**, Amsterdam, v.11, n.3, p.149-154, July 1997.
- RATNER, A.; GOREN, R.; MONSELINE, S.P. Activity of pectin esterase and cellulase in the abscission zone of citrus leaf explants. **Plant Physiology**, Washington, v.44, n.12, p.1717-1723, Dec. 1969.
- REDGWELL, R. J.; FRY, S.C. Xyloglucan endotransglycosylase activity increases during kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) ripening. **Plant Physiology**, Washington, v.103, n.4, p.1399-1406, Nov. 1996.

- RESENDE, J.M. **Qualidade pós-colheita de dez genótipos de tomate do grupo multilocular.** Lavras: UFLA, 1995. 90p. (Tese-Mestrado em Ciências dos Alimentos).
- RICHARDSON, C.; HOBSON, G.E. Compositional changes in normal and mutant tomato fruit during ripening and storage. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v.40, n.3, p.245-252, 1987.
- RHODES, M.J.C. The climateric and ripening of fruits. In: HULME, A.C. (ed.) **The biochemistry of fruits and their products.** Londres: Academic Press, 1971. v.1, cap. 17, p.521-536.
- RUSHING, J.W.; HUBER, D.J. Mobility limitations of bound polygalacturonase in isolated cell walls from tomato pericarp tissue. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.115, n.1, p.97-101, Jan. 1990.
- SAKURAI, N.; NEVINS, D. Changes in physical properties and cell wall polysaccharides of tomato (*Lycopersicon esculentum*) pericarp tissues. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.89, n.4, p.681-686, Dec. 1993.
- SALUNKHE, D.K.; BOLIN, H.R.; REDDY, N.R. **Storage, processing and nutritional quality of fruits and vegetables.** Boca Raton: CRC Press, 1991. 323p.
- SÁNCHEZ-ROMERO, C.; GUILLÉN, R.; HEREDIA, A.; JIMÉNEZ, A.; FERNÁNDEZ-BOLAÑOS, J. Degradation of hemicellulosic and cellulosic polysaccharides in pickled green olives. **Journal of Food Protection**, Iowa, v.61, n.1, p.87-93, Jan. 1998.
- SARRUGE, J.R.; HAAG, H.P. **Análise Química de Plantas.** Piracicaba: ESALQ, 1974. 56p.
- SCALON, S. de P.Q. **Qualidade do morango: efeito do CaCl₂ sobre a parede celular e níveis residuais de benomyl.** Lavras: UFLA, 1996. 105p. (Tese doutorado em Ciências dos Alimentos).
- SCHUCH, W.; KANCZLER, J.; ROBERTSON, D.; GRAEME, H.; TUCKER, G.; GRIERSON, D.; SIMON, B.; BIRD, C. Fruit quality characteristics of transgenic tomato fruit with altered polygalacturonase activity. **Hortscience**, Alexandria, v.26, n.12, p.1517-1520, Dec. 1991.

- SEYMOUR, G.B.; COLQUHOUN, I.J.; DUPONT, M.S.; PARSLEY, K.R.; SELVENDRAN, R.R. Composition and structural features of cell wall polysaccharides from tomato fruits. **Phytochemistry**, Oxford, v.29, n.3, p.725-731, Mar. 1990.
- SEYMOUR, G.B.; HARDING, S.E. TAYLOR, A.J.; HOBSON, G.E.; TUCKER, G.A. Polyuronide solubilisation during ripening of normal and mutant tomato fruit. **Phytochemistry**, Oxford, v.26, n.7, p.1871-1875, July 1987.
- SEYMOUR, G.B.; LASSLET, Y. TUCKER, G.A. Differential effects of pectolytic enzymes on tomato polyuronides in vivo and in vitro. **Phytochemistry**, Oxford, v.26, n.12, p.3137-3139, Dec. 1987.
- SHARAF, A.R.; HOBSON, G.E. Effect of salinity on the yield and quality of normal and non-ripening mutant tomatoes. **Acta Horticulturae**, Wageningen, Holanda, v.190, p.175-182, 1985.
- SHEAR, C.B. Calcium-related disorders of fruits and vegetables. **HortScience**, Alexandria, v.10, n.4, p.361-365, Aug. 1975.
- SHOWALTER, A.M. Structure and function of plant cell wall proteins. **The Plant Cell**, Rockville, v.5, n.1, p.9-23, Jan. 1993.
- SILVA, J. de; ARROWSMITH, D.; HELLYER, A.; WHITEMAN, S.; ROBINSON, S. Xyloglucan endotransglycosylase and plant growth. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.45, n.280, p.1693-1701, Nov. 1994. Special issue.
- SMITH, C.J.S.; WATSON, C.F.; RAY, J.; BIRD, C.R.; MORRIS, P.C.; SCHUCH, W.; GRIERSON, D. Antisense RNA inhibition of poligalacturonase gene expression in transgenic tomatoes. **Letters to Nature**, England, v.334, n.25, p.724-726, 1988.
- SOUZA, J.C. de. **Avaliação de tomateiros híbridos, do grupo multilocular, portadores do alelo alcobação em heterozigose**. Lavras: UFLA, 1995. 56p. (Tese-Mestrado em Fitotecnia).

- SOZZI, G.O.; CASCONI, O.; FRASCHINA, A.A. Effect of a high-temperature stress on endo- β -mannanase and α - and β -galactosidase activities during tomato fruit ripening. **Postharvest Biology and Technology**, Amsterdam, v.9, n.1, p.49-63, Oct. 1996.
- STEELE, N.A.; McCANN, M.C.; ROBERTS, K. Pectin modification in cell walls of ripening tomatoes occurs in distinct domains. **Plant Physiology**, Washington, v.114, n.1, p.373-381, May 1997.
- STEVENS, M.A.; KADER, A.A.; ALBRIGHT-HOLTON, M. Intercultivar variation in composition of locular and pericarp portions of fresh market tomatoes. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.102, n.5, p.689-692, Sept. 1977.
- STEVENS, M.A.; KADER, A.A.; ALBRIGHT-HOLTON, M.; ALGAZI, M. Genotypic variation for flavour and composition in fresh market tomatoes. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.102, n.5, p.680-689, Sept. 1977.
- STEVENS, M.A.; RICK, C.M. Genetics and breeding. In: ATHERTON, J.G.; RUDICH, J. (ed.) **The tomato crop: a scientific basis for improvement**. London: Chapman and Hall, 1986. Cap. 2, p.35-110.
- TABIM, M.H. **Conservação natural pós-colheita de frutos do tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill.). II Conservação de frutos híbridos entre a introdução alcobaça e alguns cultivares**. Viçosa: UFV, 1974. 30p. (Tese-Mestrado em Fitotecnia).
- TONG, C.B.S.; GROSS, K.C. Glycosyl-linkage composition of tomato fruit cell wall hemicellulosic fractions during ripening. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.74, n.2, p.365-370, Oct. 1988.
- TUCKER, G.A. Genetic manipulation of fruit ripening. **Biotechnology and Genetic Engineering Reviews**, Oxford, v.8, p.133-159, 1990
- TUCKER, G.A.; GRIERSON, D. Fruit ripening. In: DAVIES (ed.) **The biochemistry of plants**, v.12, London: Academic Press, 1987. p. 265-318.
- TUCKER, G.A.; GRIERSON, D. Synthesis of polygalacturonase during tomato fruit ripening. **Planta**, Berlin, v.155, n.1, p.64-67, June 1982.

- TUCKER, G.A.; ROBERTSON, N.G.; GRIERSON, D. Changes in polygalacturonase isoenzymes during the 'ripening' of normal and mutant tomato fruit. **European Journal of Biochemistry**, New York, v.112, p.119-124, 1980.
- TUCKER, G.A.; ROBERTSON, N.G.; GRIERSON, D. Purification and changes in activity of tomato pectinesterase isoenzymes. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, Chicago, v.33, n.4, p.396-400, Apr. 1982.
- UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. **United States standards for grades of fresh tomatoes**. United States Department of Agriculture, Agriculture Marketing Service, Washington, D.C., 1976. 10p.
- VILAS BOAS, E.V. de B. **Modificações pós-colheita de banana 'Prata' (*Musa acuminata* x *Musa balbisiana* grupo AAB) γ -irradiada**. Lavras: UFLA, 1995. 73p. (Tese-Mestrado em Ciências dos Alimentos).
- VILAS BOAS, E.V. de B.; BOTREL, N.; CHITARRA, A.B.; CARVALHO, V.D. de; TEIXEIRA, G.H. de A. Modificações de componentes da parede celular do abacaxi submetido ao tratamento com CaCl_2 , em diferentes temperaturas. **Revista Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v.22, n.3, p.359-365, jul./ago./set. 1998.
- VINKEN, J-P; KEIZER, A. de; BELDMAN, G.; VORAGEN, A.G.J. Fractionation of xyloglucan fragments and their interaction with cellulose. **Plant Physiology**, Washington, v.108, n.4, p.1579-1585, Aug. 1995.
- WALNNER, S.J. Postharvest structural integrity. **Journal of Food Biochemistry**, Westport, v.2, p.229-233, 1978.
- WANN, E.V. Physical characteristics of mature green and ripe tomato fruit tissue of normal and firm genotypes. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.121, n.3, p.380-383, May 1996.
- WILLS, R.B.; TIRMAZI, S.I.H. Effect of calcium and other minerals on ripening of tomatoes. **Australian Journal of Plant Physiology**, East Melbourne, v.6, p.221-227, 1979.

WILLS, R.B.; MAHENDRA, H. Effect of postharvest application of calcium on ripening of peach. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, East Melbourne, v.29, n.5, p.751-753, Sept./Oct. 1989.

ZONTA, E.P.; MACHADO, A.A. **Manual do SANEST: Sistema de análise estatística para microcomputadores**. Pelotas: UFPel, 1991. 102p.

ANEXO

ANEXO A		Página
TABELA 1A	Resumo das análises de variância (graus de liberdade, quadrados médios e níveis de significância) para as variáveis Tempo, Massa, Diâmetros longitudinal e transversal, Clorofila, Licopeno, β -caroteno, Acidez total titulável (ATT), pH, Sólidos solúveis totais (SST), Açúcares solúveis totais (AST), Textura, Pectina solúvel (PS), Pectina total (PT) e Atividades de pectinametilsterase (PME) e poligalacturonase (PG)...	095
TABELA 2A	Valores médios de massa (g) por fruto, em função do estágio de maturação de três pares de híbridos isogênicos de tomates.....	096
TABELA 3A	Valores médios de diâmetro longitudinal (cm) por fruto, em função do estágio de maturação de três pares de híbridos isogênicos de tomates.....	096
TABELA 4A	Valores médios de diâmetro transversal (cm) por fruto, em função do estágio de maturação de três pares de híbridos isogênicos de tomates.....	097
TABELA 5A	Valores médios de clorofila na polpa (mg/100g) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	097
TABELA 6A	Valores médios de licopeno na polpa (μ g/100g) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	098
TABELA 7A	Valores médios de β -caroteno na polpa (μ g/100g) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	098
TABELA 8A	Valores médios de pH na polpa de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	099

TABELA 9A	Valores médios de acidez total titulável na polpa (%) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	099
TABELA 10A	Valores médios de sólidos solúveis totais na polpa (%) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	100
TABELA 11A	Valores médios de açúcares solúveis totais na polpa (%) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	100
TABELA 12A	Valores médios de textura (N) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	101
TABELA 13A	Valores médios de pectina solúvel na polpa de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	101
TABELA 14A	Valores médios de pectina total na polpa de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	102
TABELA 15A	Valores médios da atividade da enzima pectinametilsterase na polpa de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	102
TABELA 16A	Valores médios de açúcares neutros da fração da parede celular solúvel em KOH 4M (g/100g) de um par de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	103
TABELA 17A	Valores médios de açúcares neutros da fração da parede celular solúvel em KOH 4M (g/100g) de um par de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	104
TABELA 18A	Valores médios de açúcares neutros da fração da parede celular solúvel em KOH 4M (g/100g) de um par de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.....	105

TABELA 1A Resumo das análises de variância (graus de liberdade, quadrados médios e níveis de significância) para as variáveis Tempo, Massa, Diâmetros longitudinal e transversal, Clorofila, Licopeno, β -caroteno, Acidez total titulável (ATT), pH, Sólidos solúveis totais (SST), Açúcares solúveis totais (AST), Textura, Pectina solúvel (PS), Pectina total (PT) e Atividades de pectinametilsterase (PME) e poligalacturonase (PG).

GL e variáveis	Fonte de variação							
	“Status” (A)	“Back-ground”(B)	Estádio de maturação (C)	A x B	A x C	B x C	A x B x C	Resíduo
GL	1	2	3	2	3	6	6	72
Tempo	35,4903	0,5679	279,4667	0,9053	1,7497*	0,2125	0,0778	0.5107
Massa	1812,796*	7905,95**	599,3766	726,6048	1127,038*	97,6544	171,9015	376.29
\emptyset longitudinal	0,5890**	0,6441**	0,5774**	0,0638	0,1229	0,0046	0,0432	0.06452
\emptyset transversal	0,1715	1,6928**	0,1794	0,1668	0,1854	0,0399	0,0369	0.0965
Clorofila	0,3675	0,9766	60,7497**	0,6052	1,8943	0,5089	0,9760	0.8560
Licopeno	571,8972	14417,8366	1926502,90**	1559,4890	16244,,607	5495,7406	9693,0118	9563.7102
β -caroteno	3471,8596	887,0805	30167,3141**	1665,3325	4321,1599	2197,8151	744,2189	1611.8667
ATT	0,0012	0,0492**	0,0052	0,0053	0,0019	0,0013	0,0015	0.0038
pH	0,0119	0,0316**	0,0249**	0,0020	0,0104	0,0024	0,0026	0.0041
SST	1,2150*	0,1210	0,8138**	0,1378	0,1500	0,0759	0,0553	0.1919
AST	1,0689**	0,2902*	0,4627**	0,0821	0,0597	0,0189	0,0366	0.0820
Textura	0,3116	54,4211**	2037,5433**	9,6116	1,9737	1,3095	3,2167	4.5340
PS	4355,655**	1596,2810	88798,6005**	190,3045	1423,7708	824,2807	451,2578	555.0472
PT	1530,3292	28717,48**	28833,3159**	2646,0612	5459,4389	2470,2749	701,8589	2217,2170
PME	172,0501*	65,7904	46,8945	10,3885	15,6662	16,2948	33,3440	25.2418
PG	552,8641**	15,0603	1228,6533**	32,8085*	215,100**	10,8059	63,2943**	8.8215

*, ** significativo aos níveis de 5% e 1% de probabilidade pelo teste F.

TABELA 2A Valores médios de massa (g) por fruto, em função do estágio de maturação de três pares de híbridos isogênicos de tomates.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	"Breaker"	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	153,75 NS	153,00 NS	168,75 NS	154,00 NS	172,27 B
Piedmont x TOM-559	180,50 NS	177,25 NS	171,25 NS	181,75 NS	
NC-8276 x TOM-559	175,25 NS	178,00 NS	181,00 NS	187,00 NS	
Stevens x Flora Dade	170,00 NS	164,00 NS	148,25 NS	153,25 NS	180,96 A
Piedmont x Flora Dade	217,00 NS	190,50 NS	192,25 NS	189,00 NS	
NC-8276 x Flora Dade	204,00 NS	185,75 NS	172,00 NS	179,00 NS	
Média	183,42 a	174,75 a	172,25 a	174,00 a	
CV = 11,03%					

80 TABELA 3A Valores médios de diâmetro longitudinal (cm) por fruto, em função do estágio de maturação de três pares de híbridos isogênicos de tomates.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	"Breaker"	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	5,50 NS	5,25 NS	5,25 NS	5,25 NS	5,93 B
Piedmont x TOM-559	6,00 NS	5,75 NS	5,25 NS	5,25 NS	
NC-8276 x TOM-559	5,50 NS	5,25 NS	5,25 NS	5,25 NS	
Stevens x Flora Dade	5,75 NS	5,50 NS	5,25 NS	5,25 NS	6,08 A
Piedmont x Flora Dade	6,00 NS	5,75 NS	6,00 NS	5,75 NS	
NC-8276 x Flora Dade	6,00 NS	5,50 NS	5,25 NS	5,25 NS	
Média	5,79 a	5,50 ab	5,37 b	5,33 b	
CV = 8,57%					

Médias seguidas de mesma letra, minúscula na horizontal e maiúscula na vertical, não diferem entre si pelo teste Tukey, ao nível de 5% de probabilidade (NS = não significativo).

TABELA 4A Valores médios de diâmetro transversal (cm) por fruto, em função do estágio de maturação de três pares de híbridos isogênicos de tomates.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	“Breaker”	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	6,50 NS	6,50 NS	6,75 NS	6,50 NS	7,33 NS
Piedmont x TOM-559	7,00 NS	7,00 NS	7,00 NS	7,00 NS	
NC-8276 x TOM-559	7,00 NS	7,00 NS	7,00 NS	7,00 NS	
Stevens x Flora Dade	6,75 NS	6,75 NS	6,50 NS	6,50 NS	7,41 NS
Piedmont x Flora Dade	7,25 NS	7,00 NS	7,00 NS	7,00 NS	
NC-8276 x Flora Dade	7,50 NS	7,00 NS	6,75 NS	7,00 NS	
Média	7,00 a	6,87 a	6,83 a	6,83 a	
CV = 5,34%					

97

TABELA 5A Valores médios de clorofila na polpa (mg/100g) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	“Breaker”	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	3,43 NS	2,14 NS	1,01 NS	0,33 NS	2,01 NS
Piedmont x TOM-559	5,22 NS	1,71 NS	1,37 NS	0,39 NS	
NC-8276 x TOM-559	5,11 NS	1,70 NS	1,14 NS	0,26 NS	
Stevens x Flora Dade	3,72 NS	1,85 NS	1,06 NS	0,42 NS	1,88 NS
Piedmont x Flora Dade	3,12 NS	2,26 NS	1,31 NS	0,50 NS	
NC-8276 x Flora Dade	4,13 NS	2,48 NS	1,36 NS	0,43 NS	
Média	4,12 a	2,02 b	1,21 c	0,39 d	
CV = 47,52%					

Médias seguidas de mesma letra, minúscula na horizontal e maiúscula na vertical, não diferem entre si pelo teste Tukey, ao nível de 5% de probabilidade (NS = não significativo).

TABELA 6A Valores médios de licopeno na polpa ($\mu\text{g}/100\text{g}$) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	“Breaker”	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	8,50 NS	186,25 NS	401,00 NS	574,00 NS	298,84 NS
Piedmont x TOM-559	5,00 NS	101,00 NS	415,00 NS	572,50 NS	
NC-8276 x TOM-559	11,50 NS	164,50 NS	424,00 NS	717,50 NS	
Stevens x Flora Dade	13,00 NS	89,25 NS	328,75 NS	750,50 NS	293,96 NS
Piedmont x Flora Dade	19,00 NS	114,00 NS	366,25 NS	610,50 NS	
NC-8276 x Flora Dade	36,75 NS	117,50 NS	395,25 NS	683,00 NS	
Média	15,63 d	128,75 c	388,38 b	651,33 a	
CV = 33,03%					

86

TABELA 7A Valores médios de β -caroteno na polpa ($\mu\text{g}/100\text{g}$) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	“Breaker”	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	68,25 NS	57,75 NS	86,50 NS	213,75 NS	94,26 NS
Piedmont x TOM-559	63,25 NS	59,00 NS	81,50 NS	164,75 NS	
NC-8276 x TOM-559	74,25 NS	55,50 NS	87,25 NS	117,75 NS	
Stevens x Flora Dade	56,50 NS	62,25 NS	75,00 NS	131,50 NS	82,23 NS
Piedmont x Flora Dade	67,75 NS	61,25 NS	87,25 NS	95,25 NS	
NC-8276 x Flora Dade	70,00 NS	71,00 NS	93,00 NS	113,00 NS	
Média	66,67 b	61,13 b	85,08 b	139,33 a	
CV = 45,79%					

Médias seguidas de mesma letra, minúscula na horizontal e maiúscula na vertical, não diferem entre si pelo teste Tukey, ao nível de 5% de probabilidade (NS = não significativo).

TABELA 8A Valores médios de pH na polpa de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	"Breaker"	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	4,39 NS	4,39 NS	4,36 NS	4,35 NS	4,41 NS
Piedmont x TOM-559	4,45 NS	4,47 NS	4,38 NS	4,37 NS	
NC-8276 x TOM-559	4,72 NS	4,42 NS	4,43 NS	4,41 NS	
Stevens x Flora Dade	4,34 NS	4,35 NS	4,41 NS	4,29 NS	4,38 NS
Piedmont x Flora Dade	4,47 NS	4,39 NS	4,43 NS	4,36 NS	
NC-8276 x Flora Dade	4,44 NS	4,40 NS	4,43 NS	4,32 NS	
Média	4,43 a	4,40 a	4,41 a	4,35 b	
CV = 1,45%					

86

TABELA 9A Valores médios de acidez total titulável na polpa (%) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	"Breaker"	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	0,44 NS	0,48 NS	0,44 NS	0,43 NS	0,41 NS
Piedmont x TOM-559	0,39 NS	0,38 NS	0,42 NS	0,40 NS	
NC-8276 x TOM-559	0,42 NS	0,40 NS	0,37 NS	0,38 NS	
Stevens x Flora Dade	0,47 NS	0,52 NS	0,45 NS	0,45 NS	0,42 NS
Piedmont x Flora Dade	0,36 NS	0,42 NS	0,36 NS	0,36 NS	
NC-8276 x Flora Dade	0,40 NS	0,43 NS	0,41 NS	0,40 NS	
Média	0,41 NS	0,44 NS	0,41 NS	0,40 NS	
CV = 14,91					

Médias seguidas de mesma letra, minúscula na horizontal e maiúscula na vertical, não diferem entre si pelo teste Tukey, ao nível de 5% de probabilidade (NS = não significativo).

TABELA 10A Valores médios de sólidos solúveis totais na polpa (%) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	"Breaker"	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	4,50 NS	4,50 NS	4,88 NS	4,43 NS	4,63 A
Piedmont x TOM-559	4,50 NS	4,60 NS	4,88 NS	4,73 NS	
NC-8276 x TOM-559	4,88 NS	4,58 NS	4,73 NS	4,50 NS	
Stevens x Flora Dade	4,28 NS	4,28 NS	4,88 NS	4,35 NS	4,41 B
Piedmont x Flora Dade	4,05 NS	4,13 NS	4,65 NS	4,28 NS	
NC-8276 x Flora Dade	4,28 NS	4,35 NS	4,73 NS	4,65 NS	
Média	4,41 b	4,40 b	4,79 a	4,49 ab	
CV = 9,64%					

100

TABELA 11A Valores médios de açúcares solúveis totais na polpa (%) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	"Breaker"	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	2,46 NS	2,75 NS	2,35 NS	2,47 NS	2,59 A
Piedmont x TOM-559	2,58 NS	2,77 NS	2,53 NS	2,64 NS	
NC-8276 x TOM-559	2,57 NS	2,93 NS	2,63 NS	2,42 NS	
Stevens x Flora Dade	2,21 NS	2,51 NS	2,19 NS	2,27 NS	2,38 B
Piedmont x Flora Dade	2,16 NS	2,48 NS	2,31 NS	2,34 NS	
NC-8276 x Flora Dade	2,32 NS	2,67 NS	2,49 NS	2,66 NS	
Média	2,38 b	2,69 a	2,42 b	2,47 b	
CV = 11,45%					

Médias seguidas de mesma letra, minúscula na horizontal e maiúscula na vertical, não diferem entre si pelo teste Tukey, ao nível de 5% de probabilidade (NS = não significativo).

TABELA 12A Valores médios de textura (N) de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	“Breaker”	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	27,25 NS	15,19 NS	10,20 NS	6,18 NS	15,66 NS
Piedmont x TOM-559	26,34 NS	15,35 NS	9,89 NS	6,37 NS	
NC-8276 x TOM-559	30,79 NS	19,62 NS	12,82 NS	8,56 NS	
Stevens x Flora Dade	26,75 NS	18,42 NS	10,84 NS	6,42 NS	15,77 NS
Piedmont x Flora Dade	28,42 NS	16,58 NS	11,05 NS	5,70 NS	
NC-8276 x Flora Dade	28,85 NS	17,98 NS	12,67 NS	7,64 NS	
Média	28,07 a	17,19 b	11,24 c	6,81 d	
CV = 13,50%					

101

TABELA 13A Valores médios de pectina solúvel na polpa de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	“Breaker”	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	20,40 NS	39,32 NS	92,76 NS	142,32 NS	66,01 B
Piedmont x TOM-559	13,58 NS	31,01 NS	84,90 NS	119,32 NS	
NC-8276 x TOM-559	11,47 NS	23,63 NS	79,67 NS	133,77 NS	
Stevens x Flora Dade	18,45 NS	32,29 NS	111,47 NS	186,09 NS	79,48 A
Piedmont x Flora Dade	12,58 NS	31,63 NS	133,41 NS	144,77 NS	
NC-8276 x Flora Dade	12,76 NS	33,86 NS	82,17 NS	154,32 NS	
Média	14,87 c	31,96 c	97,40 b	146,77 a	
CV = 32,39%					

Médias seguidas de mesma letra, minúscula na horizontal e maiúscula na vertical, não diferem entre si pelo teste Tukey, ao nível de 5% de probabilidade (NS = não significativo).

TABELA 14A Valores médios de pectina total na polpa de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	“Breaker”	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	563,17 NS	584,85 NS	603,16 NS	567,19 NS	539,42 NS
Piedmont x TOM-559	468,89 NS	485,99 NS	563,95 NS	526,27 NS	
NC-8276 x TOM-559	492,33 NS	536,04 NS	570,15 NS	511,05 NS	
Stevens x Flora Dade	497,32 NS	557,51 NS	574,52 NS	585,61 NS	531,44 NS
Piedmont x Flora Dade	415,26 NS	489,78 NS	541,59 NS	563,92 NS	
NC-8276 x Flora Dade	503,17 NS	520,44 NS	569,04 NS	559,03 NS	
Média	490,02 c	529,10 b	570,40 a	552,18 ab	
CV = 8,79%					

102

TABELA 15A Valores médios da atividade da enzima pectinametilesterase na polpa de três pares de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

Híbrido	Estádio de maturação				Médias: (+/alc) e (+/+)
	“Breaker”	Rosa	Vermelho claro	Vermelho	
Stevens x TOM -559	38,98 NS	38,24 NS	37,68 NS	31,92 NS	35,10 B
Piedmont x TOM-559	29,14 NS	36,94 NS	34,43 NS	35,73 NS	
NC-8276 x TOM-559	34,34 NS	35,54 NS	33,78 NS	34,52 NS	
Stevens x Flora Dade	36,19 NS	40,29 NS	39,17 NS	40,19 NS	37,78 A
Piedmont x Flora Dade	35,83 NS	36,14 NS	34,25 NS	37,03 NS	
NC-8276 x Flora Dade	35,27 NS	43,16 NS	36,66 NS	38,98 NS	
Média	34,96 a	38,38 a	35,99 a	36,40 a	
CV = 13,67%					

Médias seguidas de mesma letra, minúscula na horizontal e maiúscula na vertical, não diferem entre si pelo teste Tukey, ao nível de 5% de probabilidade (NS = não significativo).

TABELA 16A Valores médios de açúcares neutros da fração da parede celular solúvel em KOH 4M (g/100g) de um par de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

A	Ram	Fuc	Ara	Xil	Man	Gal	Glu	Total
"Breaker"	0,76 (0,10)	0,10 (0,02)	3,83 (0,02)	51,85 (1,15)	5,82 (0,27)	6,15 (0,33)	14,56 (1,58)	83,07
Rosa	0,49 (0,00)	0,06 (0,01)	3,38 (0,01)	43,74 (0,24)	5,21 (0,07)	5,05 (0,10)	15,64 (0,05)	73,57
Vermelho claro	0,47 (0,01)	0,06 (0,01)	2,82 (0,13)	36,92 (1,29)	4,35 (0,15)	3,62 (0,17)	13,77 (0,30)	62,01
Vermelho	0,59 (0,11)	0,28 (0,06)	3,12 (0,07)	39,27 (0,69)	5,71 (0,09)	3,80 (0,12)	17,48 (0,33)	70,25

B	Ram	Fuc	Ara	Xil	Man	Gal	Glu	Total
"Breaker"	0,59 (0,01)	0,06 (0,00)	3,27 (0,03)	43,05 (0,90)	4,31 (0,12)	5,64 (0,02)	14,36 (0,45)	71,28
Rosa	0,63 (0,04)	0,07 (0,00)	3,00 (0,03)	41,19 (0,49)	5,21 (0,09)	5,43 (0,16)	15,17 (0,09)	70,70
Vermelho claro	0,50 (0,01)	0,06 (0,01)	2,97 (0,04)	32,15 (0,02)	4,19 (0,04)	3,67 (0,01)	15,57 (0,14)	59,11
Vermelho	0,53 (0,03)	0,09 (0,04)	3,08 (0,70)	37,83 (0,33)	4,94 (0,02)	3,33 (0,05)	17,43 (0,06)	67,23

A = Híbrido F₁ Stevens x TOM-559 (+/alc)

B = Híbrido F₁ Stevens x Flora Dade (+/+)

TABELA 17A Valores médios de açúcares neutros da fração da parede celular solúvel em KOH 4M (g/100g) de um par de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

C	Ram	Fuc	Ara	Xil	Man	Gal	Glu	Total
"Breaker"	0,61 (0,09)	0,09 (0,03)	2,89 (0,01)	43,57 (0,71)	4,19 (0,02)	4,87 (0,02)	13,40 (0,09)	69,62
Rosa	0,68 (0,08)	0,12 (0,06)	3,23 (0,05)	43,33 (0,48)	4,55 (0,05)	5,16 (0,02)	15,76 (0,07)	72,83
Vermelho claro	0,42 (0,00)	0,06 (0,01)	2,95 (0,05)	37,38 (0,38)	4,20 (0,09)	3,82 (0,02)	15,62 (0,11)	64,45
Vermelho	0,55 (0,01)	0,07 (0,00)	3,20 (0,02)	42,94 (0,02)	4,23 (0,01)	3,86 (0,12)	16,85 (0,02)	70,71
D	Ram	Fuc	Ara	Xil	Man	Gal	Glu	Total
"Breaker"	0,53 (0,02)	0,06 (0,00)	3,64 (0,11)	43,04 (3,76)	4,15 (0,07)	6,24 (0,25)	15,39 (0,16)	73,05
Rosa	0,38 (0,01)	0,07 (0,01)	3,42 (0,03)	45,67 (1,32)	4,96 (0,10)	4,48 (0,29)	14,92 (0,29)	73,90
Vermelho claro	0,49 (0,01)	0,06 (0,00)	3,00 (0,14)	40,38 (0,29)	4,21 (0,10)	3,73 (0,08)	17,48 (0,46)	69,55
Vermelho	0,45 (0,03)	0,05 (0,01)	2,74 (0,19)	36,23 (1,03)	4,73 (0,16)	3,38 (0,07)	17,52 (0,42)	65,10

C = Híbrido F₁ Piedmont x TOM-559 (+/alc)

D = Híbrido F₁ Piedmont x Flora Dade (+/+)

TABELA 18A Valores médios de açúcares neutros da fração da parede celular solúvel em KOH 4M (g/100g) de um par de híbridos isogênicos de tomates, em função do estágio de maturação.

E	Ram	Fuc	Ara	Xil	Man	Gal	Glu	Total
"Breaker"	0,46 (0,01)	0,07 (0,00)	4,42 (0,04)	41,76 (0,80)	4,16 (0,06)	5,98 (0,20)	16,20 (0,40)	73,05
Rosa	0,69 (0,01)	0,06 (0,00)	3,65 (0,02)	39,13 (1,49)	4,64 (0,15)	6,15 (0,22)	16,00 (0,65)	70,32
Vermelho claro	0,62 (0,05)	0,05 (0,00)	3,21 (0,00)	35,07 (0,57)	4,60 (0,14)	4,30 (0,11)	15,63 (0,48)	63,48
Vermelho	0,78 (0,16)	0,08 (0,03)	3,29 (0,25)	38,31 (2,12)	5,51 (0,16)	4,19 (0,22)	19,91 (0,88)	72,07

F	Ram	Fuc	Ara	Xil	Man	Gal	Glu	Total
"Breaker"	0,66 (0,17)	0,18 (0,12)	3,31 (0,09)	41,58 (0,67)	4,91 (0,02)	5,62 (0,04)	16,14 (0,19)	72,40
Rosa	0,61 (0,01)	0,06 (0,01)	3,15 (0,03)	41,36 (1,04)	4,04 (0,10)	4,27 (0,05)	14,85 (0,19)	68,34
Vermelho claro	0,47 (0,01)	0,14 (0,04)	2,98 (0,06)	34,06 (0,09)	5,42 (0,06)	4,51 (0,11)	16,84 (0,10)	64,42
Vermelho	0,50 (0,08)	0,20 (0,01)	3,37 (0,16)	40,57 (0,81)	3,71 (0,13)	3,97 (0,13)	18,82 (0,42)	71,14

E = Híbrido F₁ NC-8276 x TOM-559 (+/alc)

F = Híbrido F₁ NC-8276 x Flora Dade (+/+)