

FÁBIO SANTOS MATOS

**CARACTERIZAÇÃO FISIOLÓGICA DA SENESCÊNCIA FOLIAR EM
POPULAÇÕES DE *Jatropha curcas* L.**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2010

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

A Osório Matos e Alaide Santos, meus pais, pelo exemplo de vida e dedicação;

A Fabrício, Pedro Henrique e Júlia, meus filhos, por tudo o que significam para mim;

A Ellis, meu talismã, pela inspiração na busca de dias melhores

A Graciana Matos, minha esposa amada, por todo amor, paciência e companheirismo.

Com amor,

Dedico

A Fagner e Hosana, meus irmãos, pelo carinho;

A Tereza Fonseca, Marcos Cajaíba e Francisca, meus professores, por tudo;

As tias Aidê, Acirleide e Dinda (Nildete) pelo companheirismo e carinho;

Aos sobrinhos: João Vítor, Matheus, Nalanda, Deisi, Riana, Gabriel e Alice;

A minha sogra Socorro, pelo carinho e confiança,

Ofereço

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus por conceder força, perseverança e paciência para superar os obstáculos e alcançar os objetivos.

À Universidade Federal de Viçosa, de maneira especial ao Departamento de Fitotecnia e ao programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, pela oportunidade e ajuda para a realização deste curso.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos.

À antiga Escola de Agronomia-UFBA e a EMBRAPA Mandioca e Fruticultura, pelos primeiros passos na iniciação científica.

A todos meus tios e tias, primos e primas, por sempre acreditarem em mim.

Ao Prof. Luiz Antônio que além de Orientador, é um grande amigo, pela orientação, paciência e exemplo profissional, pelos ensinamentos e pelo enorme empenho e dedicação na realização deste projeto.

Aos meus amigos André Zabini e Diego Carretero.

Aos meus amigos de infância do km 100-Nova Itarana-BA.

Ao Prof. Arlicélio Paiva e José Torquato pela amizade, apoio e constante incentivo.

Aos professores Marco Oliva, Marco Aurélio e Raimundo Santos Barros, pela amizade, paciência e ensinamentos transmitidos durante este curso.

Aos amigos Danilo, Ricardo Galvão, Anderson, Djair Felix e Lucimar por toda a amizade e companheirismo que me dedicaram, meu sincero muito obrigado.

Aos bolsistas de iniciação científica, Marlize, Auxiliadora, Williane, Leandro e Héliida pela amizade e grande dedicação na execução dos experimentos.

Ao funcionário Zé Maria, pela ajuda, pelas brincadeiras e pelo carisma.

A toda nação Baiana, que me concedeu aparato suficiente para conquista de novos horizontes.

BIOGRAFIA

FÁBIO SANTOS MATOS nasceu em Itapé, BA, aos 22 dias do mês de novembro de 1980. Em dezembro de 2000, concluiu o Curso de Técnico em Agropecuária, na Escola Agrotécnica Federal de Santa-Inês – EAFSI, em Santa-Inês, BA. Em janeiro de 2002, iniciou o Curso de Engenharia Agrônômica, na Universidade Federal da Bahia (UFBA), em Cruz das Almas, BA, concluindo-o em agosto de 2006. Em outubro do mesmo ano, iniciou seus estudos no curso de Mestrado em Fisiologia Vegetal, na Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, MG, concluindo-o em junho de 2008. Em agosto do mesmo ano ingressou no doutorado em Fitotecnia, também na UFV.

SUMÁRIO

RESUMO -----	iv
ABSTRACT -----	viii
Introdução -----	1
Objetivos -----	4
Revisão de literatura -----	4
Material e Métodos -----	14
Resultados -----	18
Discussão -----	29
Conclusões -----	38
Referências -----	40

RESUMO

MATOS, Fábio Santos, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, outubro de 2010. **Caracterização fisiológica da senescência foliar em populações de *Jatropha curcas* L.** Orientador: Luiz Antônio Dos Santos Dias. Co-orientadores: Marco Antônio Oliva Cano e Robson Fernando Missio

No atual contexto político, com o programa nacional de produção e uso do biodiesel, o pinhão manso torna-se extremamente importante por produzir óleo cujo biodiesel apresenta características semelhantes ao diesel de petróleo. *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae) é uma espécie oleaginosa, conhecida popularmente como pinhão manso. É uma planta rústica, encontrada nas mais diversas condições edafoclimáticas. O pinhão manso é uma planta de grande valor econômico, sobretudo por suas sementes constituírem matéria-prima para a produção de óleo e obtenção do biodiesel. Estas características têm contribuído para o aumento da exploração comercial desta cultura, haja vista o crescente interesse por parte de produtores no seu cultivo. A planta é caducifólia, tolerante ao déficit hídrico, as folhas senescem e caem em parte ou totalmente quando termina a estação chuvosa ou durante a estação fria, quando entra em um período de repouso. Neste estado a planta permanece até o começo da primavera ou da estação chuvosa. Pouco se conhece sobre a bioquímica e a fisiologia do pinhão manso; não se conhece as reais causas da queda das folhas no outono que coincide com a estação seca em algumas regiões. O presente trabalho objetivou avaliar parâmetros morfológicos e fisiológicos em folhas de pinhão manso em senescência foliar sob condições controladas de irrigação. O experimento foi conduzido na Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa (20°45' S, 42°54' W, 650 m altitude), Minas Gerais, nos meses de março, abril, maio e junho de 2010. Foram utilizadas plantas de quatro populações (Janaúba 01, Janaúba 03, Janaúba 05 e Bonfim 06) silvestres de pinhão manso (*Jatropha curcas* L.). As plantas possuíam quatro anos de idade. Após a análise do solo, realizou-se a adubação e a correção do pH de acordo com recomendações técnicas para a cultura. Utilizou-se o modelo de parcelas subdivididas (Split Plot), seguindo o delineamento em blocos casualizados, com três repetições e parcelas de duas plantas. As plantas foram submetidas a regimes hídricos diferenciais: plantas diariamente irrigadas mantendo a umidade do solo próxima a capacidade de campo e plantas não irrigadas. As análises de trocas gasosas, pigmentos fotossintéticos, nitrogênio, crescimento vegetativo, teor relativo de água na folha e área foliar

específica, foram realizadas de 10 em 10 dias entre 07-11 h da manhã. As populações ficaram na parcela, enquanto tempos de avaliação e irrigação ficaram na sub-parcela. Os dados meteorológicos foram acompanhados diariamente, utilizando um termômetro digital (umidade e temperatura do ar) e pluviômetro. A deficiência de nitrogênio e o déficit hídrico não foram as causas da senescência foliar no outono, nas condições de Viçosa-MG. Os resultados demonstram que a redução da temperatura mínima e o aumento da amplitude térmica foram determinantes para o desencadeamento do processo de senescência foliar em plantas de pinhão manso. As populações de *Jatropha curcas* L. avaliadas apresentaram baixa variabilidade. A irrigação do solo com objetivo de evitar queda das folhas de pinhão manso não é justificada, uma vez que o déficit hídrico não é a causa da senescência foliar nas condições de Viçosa-MG e sim a redução da temperatura mínima.

ABSTRACT

MATOS, Fábio Santos, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, October, 2010
Physiological characterization of senescence in populations *Jatropha curcas* L.
Adviser: Luiz Antônio Dos Santos Dias. Co-advisers: Marco Antônio Oliva Cano and Robson Fernando Missio

In the current political context, with the national program production and use of biodiesel, *Jatropha* becomes extremely important for producing biodiesel oil which has characteristics similar to petroleum diesel. *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae) is an oilseed species, commonly known as *Jatropha*. It is a rustic plant, found in various climate conditions. *Jatropha curcas* is a plant of great economic value, especially for the seeds constitute the raw material for the production of oil and producing bio-diesel. These characteristics have contributed to the increased commercial exploitation of this crop, given the growing interest by farmers in its cultivation. The plant is deciduous, drought tolerant, the leaves senesce and fall partly or completely when the rainy season ends or during the cold season, when it enters a period of rest. In this state the plant remains until early spring or rainy season. Little is known about the biochemistry and physiology of *Jatropha*, no one knows the real causes of falling leaves in autumn to coincide with the dry season in some regions. This study aimed to evaluate morphological and physiological parameters in leaves of *Jatropha curcas* in leaf senescence under controlled irrigation. The experiment was conducted at the Federal University of Viçosa (UFV), Viçosa (20 ° 45' S, 42 ° 54' W, 650 m altitude), Minas Gerais, in March, April, May and June 2010. Four populations (Janaúba 01, Janaúba 03, Janaúba 05 and Bonfim 06) plant were used *Jatropha curcas* L.. With plants four years old. Following soil analysis soil fertilization and pH correction were accomplished according technical recommendations for the crop. The split-plot model (Split Plot) was used following a randomized block design, with three replications of two plants. The plants were subjected to differential water regimes: irrigated plants daily maintaining soil moisture near field capacity and plants were not irrigated. Analyses gas exchange, photosynthetic pigments, nitrogen, vegetative growth, relative water content in the leaf and specific leaf area were performed each other 10 to 10 days period between 07-11 am. Plant populations consisted the plot, while evaluation time and irrigation were in the sub-plot. Meteorological data were monitored daily using a digital thermometer (humidity and air temperature) and a rain gauge. Nitrogen deficiency and

water deficit were not the introducing causes of senescence in Autumn conditions Viçosa-MG. The results suggested that decreasing the minimum temperatures and the increasing of thermal amplitude were crucial for triggering the process of leaf senescence in plants of *Jatropha curcas*. The populations of *Jatropha curcas* L. evaluated showed low variability. Therefore, we concluded that soil irrigation in order to attenuate senescence of leaves of *Jatropha curcas* is not recommended, since water deficit was not the cause of leaf senescence under conditions of Viçosa-MG, that was affected by a reduction in minimum temperature.

Introdução

O incremento dos níveis dos gases de efeito estufa, notadamente dióxido de carbono (CO₂) na atmosfera terrestre, tem intensificado a busca por combustíveis renováveis, tipo biodiesel, visando reduzir o consumo de combustíveis fósseis. A busca por uma alternativa energética aos combustíveis fósseis requer a avaliação de fontes renováveis e de baixo impacto sobre o ambiente natural. São primazes o desenvolvimento de tecnologias apropriadas e a definição da matéria-prima a ser utilizada para a geração de energia, sem ou com o mínimo de prejuízos ao ambiente.

Biocombustíveis são derivados de biomassa renovável que podem substituir, parcial ou totalmente, combustíveis derivados de petróleo e gás natural em motores a combustão ou em outro tipo de geração de energia (ANP 2010). Os biocombustíveis poluem menos por emitirem menos compostos do que os combustíveis fósseis no processo de combustão dos motores e também porque seu processo de produção tende a ser mais limpo. Vários países europeus e americanos como o Brasil incentivam programas de biodiesel abrindo novas e amplas perspectivas para o cultivo de diversas culturas. Existem vários tipos de biocombustíveis, todavia, os dois principais biocombustíveis líquidos usados no Brasil são o etanol extraído de cana-de-açúcar e, em escala crescente, o biodiesel, que é produzido a partir de óleos vegetais ou de gorduras animais e adicionado ao diesel de petróleo em proporções variáveis. Cerca de 45% da energia e 18% dos combustíveis consumidos no Brasil já são renováveis; no resto do mundo, 86% da energia vêm de fontes energéticas não-renováveis. Pioneiro mundial no uso de biocombustíveis, o Brasil alcançou uma posição almejada por muitos países que buscam fontes renováveis de energia como alternativas estratégicas ao petróleo (ANP 2010). Dias et al. (2009) destacam que esta nova modalidade de energia pode ser explorada por boa parte dos países do globo, em especial por aqueles da faixa intertropical, sendo que o Brasil é quem oferece as maiores oportunidades neste setor.

O Brasil é o quarto maior produtor de biodiesel do mundo, com uma produção anual, em 2009, de 1,6 bilhões de litros e uma capacidade instalada, em janeiro de 2010, de cerca de 4,7 bilhões de litros (ANP 2010). Em 2008, o uso do biodiesel no Brasil evitou a importação de 1,1 bilhão de litros de diesel de petróleo, resultando em uma economia de divisas de US\$ 976 milhões. Atualmente, o país possui uma capacidade nominal autorizada de 11759,83 m³/dia de óleos para comercialização de biodiesel (ANP 2010). O Brasil apresenta um grande potencial para produção de biocombustíveis em grande parte de sua extensão territorial, em função de suas características

edafoclimáticas, biodiversidade (várias espécies potenciais para produção de biocombustíveis adaptadas a diferentes climas e biomas), disponibilidade de área e de mão-de-obra, bem como comprovada competência técnica no campo da ciência agrícola (Dias et al. 2008). Além disso, as exigências para cultivo de plantas são perfeitamente atendidas pelas condições brasileiras, pois o país possui água e luz solar em abundância. Por último, argumentam que o Brasil tem grande oferta de mão-de-obra para alavancar a produção no campo, riqueza de espécies vegetais das quais se podem extrair bioetanol, biodiesel e bioquerosene, e tradição em geração de energia limpa. Todas essas condições reunidas já colocam o Brasil na liderança da produção mundial de agroenergia, notadamente de agrocombustíveis. Atualmente, as principais matérias-primas utilizadas para a produção do biodiesel no Brasil são soja, sebo bovino e algodão, com contribuição de aproximadamente 77%, 11,2% e 1,5%, respectivamente, sendo os outros materiais graxos responsáveis por 1,7% da produção. Existe a necessidade, portanto, de diversificar a produção de matéria prima para biodiesel por meio da introdução de espécies promissoras como, por exemplo, *Jatropha curcas* L..

Jatropha curcas L. (Euphorbiaceae) é uma espécie oleaginosa, conhecida popularmente como pinhão manso. É originária da América Central, considerada como uma planta rústica e encontrada nas mais diversas condições edafoclimáticas (Dias et al., 2007; Tominaga et al. 2007). Autores como Heller (1996) apontam o México como o centro de origem; os índios que migraram da América do Norte para a América do Sul, há mais de dez mil anos, seriam os responsáveis por sua distribuição do México até a Argentina, incluindo o Brasil. O pinhão manso é uma planta de grande valor econômico, sobretudo por suas sementes constituírem matéria-prima para a produção de óleo e obtenção do biodiesel. Esta característica tem contribuído para o aumento da exploração comercial desta cultura, haja vista o crescente interesse por parte de produtores no seu cultivo. Trata-se de um arbusto de desenvolvimento rápido, podendo iniciar sua produção já no sétimo mês de plantio, permanecendo produtiva por período de aproximadamente 40 anos (Dias et al., 2007;).

Nos países importadores, basicamente Portugal e França, as sementes de pinhão manso sofrem o mesmo tratamento industrial que a mamona, isto é, cozimento prévio e esmagamento subsequente em prensas tipo “expeller”, para extração do óleo, sendo posteriormente, filtrado, centrifugado e clarificado, resultando em um produto livre de impurezas (Brasil et al., 1985). A torta contém ainda, aproximadamente 8% de óleo, o qual é re-extraído com solventes orgânicos, geralmente hexano, sendo o farelo residual

utilizado como fertilizante natural, em virtude dos teores elevados de nitrogênio, fósforo e potássio. O óleo do pinhão manso tem 83,9% do poder calorífico do óleo diesel e a sua utilização pode gerar a mesma potência do diesel (CETEC, 1983).

Segundo Maes et al. (2009) há duas grandes preocupações quanto ao cultivo do pinhão manso: primeiro, existe poucas informações sobre os aspectos agronômicos básicos da cultura, como os mecanismos de tolerância à seca e segundo, trata-se de uma espécie silvestre com nenhum grau de melhoramento. O pinhão manso é tido ainda como uma planta silvestre (Fairless, 2007; Achten et al., 2008), com poucas informações disponíveis a respeito da performance das sementes ou acessos. Pouco se conhece sobre a bioquímica e a fisiologia do pinhão manso; não existem cultivares definidas e alguns aspectos agronômicos ainda carecem de investigação como, por exemplo, as estratégias de tolerância à seca e densidade ideal de plantio (Beltrão, 2006). Entretanto, com a possibilidade de uso do óleo de pinhão manso para a produção do biodiesel, novas e amplas perspectivas se abrem para o aumento das áreas de plantio.

A obtenção de variedades melhoradas é dependente do conhecimento das estratégias morfológicas e fisiológicas envolvidas na tolerância a estresses ambientais. O pinhão manso é uma planta caducifolia - as folhas senescem e caem, em parte ou totalmente, quando termina a estação chuvosa ou durante a estação fria, quando entra em repouso. Neste período a planta permanece em repouso até o começo da primavera ou da estação chuvosa. A senescência pode ser definida como vários processos que regulam o desenvolvimento e terminam por levar as células à morte (Krupinska, 2008). A morte pode ser de um único órgão, como as folhas, ou até da planta inteira. Durante a senescência, macromoléculas são degradadas, remobilizadas e transportadas de órgãos senescentes para partes da planta em crescimento; o mais importante nutriente reciclado no caso é o nitrogênio (Krupinska & Humbeck, 2008). O processo de senescência é afetado por vários fatores internos e externos como fitohormônios e condição de estresse específico. O mais óbvio evento que caracteriza a senescência foliar é o amarelecimento das folhas e a degradação de clorofilas (Krupinska, 2008). Outro fator metabólico que parece controlar a senescência é a produção de açúcares. Durante o processo de senescência foliar ocorre redução do conteúdo de aminoácidos nas folhas, juntamente com redução da atividade da redutase do nitrato, além do incremento de espécies reativas de oxigênio. Em geral, a senescência foliar pode ser causada por uma série de estresses ambientais como baixa temperatura, déficit hídrico, deficiência de

nutrientes e outros. O fator ambiental que desencadeia o processo de senescência foliar varia de espécie para espécie.

O fenômeno do envelhecimento, senescência e queda das folhas têm sido bastante investigado nos últimos anos. Vários estudos tentam elucidar as reações de degradação que ocorrem em órgãos senescendo (Guarente et al. 1998; Chandlee, 2001). A degradação de clorofila foi bem elucidada durante a última década. Curiosamente, o nitrogênio presente nas clorofilas não é enviado para folhas senescendo. Juntamente com outros compostos, o nitrogênio resultante das clorofilas vai para os vacúolos e a degradação de clorofila e proteínas dos cloroplastos está interligada (Hortensteiner, 2002).

Objetivos

Tendo em vista o melhor entendimento da influência da disponibilidade de água no solo e da temperatura do ar na senescência foliar em pinhão manso, visando a sua exploração comercial em diferentes ambientes (ou regiões edafoclimáticas), objetivou-se avaliar o processo de senescência sob condições controladas de irrigação, identificando as causas da deciduidade foliar no outono e os processos morfológicos e fisiológicos que caracterizam a senescência das folhas de pinhão manso.

Revisão de Literatura

Biodiesel no Brasil

O Programa Nacional de Produção e Uso de Biodiesel (PNPB) é um programa interministerial do Governo Federal que objetiva a implementação de forma sustentável, tanto técnica, como economicamente, da produção e uso do Biodiesel, com enfoque na inclusão social e no desenvolvimento regional, via geração de emprego e renda.

Ao lançar o PNPB, em 06/12/2004, o Governo Federal apoiou-se na crescente demanda por combustíveis de fontes renováveis e no potencial brasileiro para atender parte expressiva dessas necessidades, gerando empregos e renda na agricultura familiar, reduzindo disparidades regionais contribuindo para a economia de divisas e melhorar as condições ambientais. Isso sintetiza a lógica do PNPB. No século XVIII, a fonte de energia predominante foi o carvão, seguido pelo petróleo nos séculos seguintes. Há grande consenso entre analistas, de que o século XXI será da agroenergia (PNPB, 2010).

Pelas suas condições de solo e clima, o Brasil tem grande potencial de produção de biomassa. A agregação de valor à produção primária representa importante vantagem comparativa para o Brasil. O biodiesel é uma dessas possibilidades, talvez a mais promissora, porque a demanda de energia vai aumentar enquanto a economia mundial estiver crescendo. Isso implica dizer que a demanda por agroenergia é crescente e tende a se manter assim ao longo dos próximos anos, ao contrário do que ocorre com a maioria dos produtos do agronegócio.

Nesse contexto, o Governo vislumbrou a possibilidade de engajar agricultores familiares e produtores de regiões mais pobres do país na cadeia produtiva do biodiesel. Isso foi feito mediante estímulos tributários às empresas que adquirirem oleaginosas produzidas por esses segmentos. Para inserir essa estratégia numa lógica de mercado, a mistura do biodiesel ao diesel de petróleo, em proporções crescentes nos próximos anos, foi tornada obrigatória por força de lei (PNPB, 2010). Tal mecanismo estimula as refinarias a adquirirem matéria-prima daquele tipo de agricultor, em percentuais mínimos que variam entre regiões, para habilitarem-se aos leilões de compra de biodiesel. Estes mesmos autores argumentam ainda que a soja é a oleaginosa-chave para o sucesso do PNPB, desde que sua contribuição seja mantida na faixa de 64-68%, e não 77%, como ocorre atualmente. Reduzir a contribuição da soja implica em ampliar a contribuição de outras matérias-primas que podem ser produzidas pela agricultura familiar, a exemplo do pinhão manso e da macaúba (*Acrocomia aculeata*), além de outras espécies oleaginosas igualmente perenes que forem sendo validadas pelas pesquisas. Até o início do século XX a agricultura proporcionava alimentos, fibras têxteis e madeira. Agora, ela vem se destacando também como ofertante de energia de biomassa, também chamada agroenergia. A agroenergia abre uma nova janela de oportunidade para um setor gigante, mas que parecia nada mais ter a oferecer. Segundo Roberto Rodrigues, ex-ministro da agricultura, o consumo mundial de agroprodutos movimentava 750 bilhões de dólares. Este comércio é metade daquele dos petroprodutos. Supondo um cenário de substituição de 10% dos petroprodutos por agroprodutos energéticos. Isso injetaria 150 bilhões de dólares no agronegócio mundial, ou seja, um incremento de 20%. Esse simples exercício de cenário expressa toda a potencialidade da agroenergia (Dias et al. 2009).

O Brasil, desde julho de 2009, através do seu PNPB, produz e comercializa o B4, representado pela mistura de 4% de biodiesel com 96% de óleo diesel. A partir de janeiro de 2010, passou a ser obrigatória a mistura de 5%, alavancando a demanda do

biodiesel no Brasil (ANP 2010). Estudos desenvolvidos pelo Ministério do Desenvolvimento Agrário, Agricultura, Pecuária e Abastecimento, Integração Nacional e Cidades mostram que, a cada 1% de participação da agricultura familiar no mercado de biodiesel do país, baseado no uso do B5, seria possível gerar cerca de 45 mil empregos no campo, a um custo médio de, aproximadamente, R\$ 4.900,00 por emprego (Holanda, 2004). Admitindo-se que, para cada emprego no campo são gerados três empregos na cidade, seriam criados 135 mil empregos na cidade, totalizando 180 mil empregos. Finalmente, é importante destacar que na agricultura empresarial emprega-se, em média, um trabalhador para cada 100 hectares cultivados, enquanto na agricultura familiar a relação é de 10 hectares por trabalhador (Brasil, 2006).

Descrição botânica do pinhão manso

J. curcas (Figura 1) é uma Euforbiácea, a mesma família da mamona (*Ricinus sp.*), mandioca (*Manihot sp.*) e seringueira (*Hevea spp.*), trata-se de um arbusto de crescimento rápido, caducifólio, que pode atingir mais de 5 m de altura. O caule é liso de lenho mole. Possui raízes curtas e pouco ramificadas.



Figura 1. Árvore de pinhão manso (*Jatropha curcas* L.).

O pinhão manso é uma planta perene e monóica (Figura 2), a abertura das flores femininas na mesma inflorescência ocorre em dias diferentes. Após abertura da primeira flor, as outras abrirão diariamente durante cerca de 11 dias consecutivos. A polinização é por insetos (abelhas, formigas, trips e moscas). Sob condições climáticas de Minas Gerais a floração do pinhão manso ocorre após o período de seca. Em consequência, o pico da colheita dos frutos ocorre de fevereiro a abril, ou, até julho, quando o período

chuvoso é mais prolongado. Da flor ao fruto maduro são decorridos cerca de 60 dias (Dias et al. 2007, Jongschaap et al. 2007).



Figura 2. Inflorescência de pinhão manso (*Jatropha curcas* L.)

O tronco é dividido desde a base, em compridos ramos (Dias et al. 2007). As folhas são verdes e brilhantes, largas e alternadas, em forma de palma, com três a cinco lóbulos e pecioladas, com nervuras esbranquiçadas e salientes na face inferior. É uma planta caducifólia - as folhas caem em parte ou totalmente quando termina a estação chuvosa ou durante a estação fria, quando entra em um período de repouso. Neste estado a planta permanece até o começo da primavera ou da estação chuvosa. O término do repouso vegetativo é demonstrado com o rápido surgimento dos brotos no ápice dos galhos do ano. Na mesma ocasião do surgimento dos brotos surgem também as inflorescências.

O fruto é capsular ovóide (Figura 3), com 1,5 a 3,0 cm de diâmetro, trilocular, formado por um pericarpo ou casca dura e lenhosa, indeiscente, ou seja, que não se abre quando maduro, contendo três sementes, sendo uma por lóculo. A maturação não é uniforme, observando-se em um mesmo cacho frutos verdes, amarelos quando maduros, castanhos e por fim pretos. No geral, 53 a 62% do peso do fruto é representado pelas sementes e 38 a 47% pela casca. O peso dos frutos varia de 1,5 a 3,0 gramas (Dias et al. 2007, Jongschaap et al. 2007).



Figura 3. Frutos de pinhão manso (*Jatropha curcas* L.)

A semente é relativamente grande (Figura 4), e quando seca mede entre 1,5 a 2,0 cm de comprimento e 1 a 1,3 cm de largura; seu peso varia de 0,5 a 0,8 g e apresenta teor de óleo variando de 33 a 38%. Em sua constituição, de fora para dentro, há o tegumento rijo e a película branca cobrindo a amêndoa. A amêndoa contém albúmen ou endosperma que é abundante, branco, oleaginoso (38% de óleo) e o embrião, constituído do eixo embrionário e de dois largos cotilédones achatados e foliáceos (Dias et al. 2007, Saturnino et al. 2005, Heller 1996). De acordo com Peixoto (1973), a semente apresenta em média as proporções de 45% de casca e 55% de amêndoa.



Figura 4. Sementes de pinhão manso (*Jatropha curcas* L.)

Potencial para produção de biodiesel

O pinhão manso é considerado uma planta rústica de fácil adaptação a solos marginais de baixa fertilidade. Segundo Severino et al. (2006) o pinhão manso desenvolve-se sob condições climáticas diversas, desde regiões tropicais muito secas à úmidas, tolerando precipitações pluviométricas entre 600 e 1500 mm ano⁻¹. A elevada tolerância à seca abre novas e amplas perspectivas para o aumento das áreas de plantio em regiões com baixa disponibilidade de recursos hídricos.

O aumento da exploração comercial do pinhão manso está relacionado com a alta qualidade do óleo e fácil conversão deste em biodiesel. Análises preliminares mostram que o óleo de pinhão manso tem cerca de 83,9% do poder calorífico do óleo diesel. Quando utilizado em veículos automotivos pode gerar a mesma potência com consumo cerca de 20% maior, o ruído mais suave e a emissão de fumaça semelhante (Furlan et al., 2006). Segundo Abdrabbo et al. (2009) o óleo de pinhão manso possui cerca de 80% de ácidos graxos insaturados (Tabela 1), o que confere baixo ponto de solidificação do óleo (-10 °C), podendo este ser comercializado em diversos locais, inclusive regiões de clima sub-tropical. O óleo de pinhão manso possui maior qualidade de ignição por ser menos viscoso que os óleos de dendê, babaçu e soja, no entanto, é muito mais viscoso que o diesel.

O co-produto principal do pinhão manso é a torta, rica em N, P, K e matéria orgânica, empregada como fertilizante e tendo efeito nematicida, quando destoxificada pode ser usada como ração animal, à semelhança da torta de mamona, contendo 57% de proteína. A casca dos pinhões pode ser usada como carvão vegetal e matéria-prima para papel (Éguia, 2006).

O cultivo de pinhão manso apresenta diversas vantagens por se tratar de uma planta perene de fácil adaptação a condições marginais de solo e clima, apresentar alta tolerância à seca, possuir alto teor de óleo (acima de 35%) de boa qualidade para biodiesel, adequada para cultivo consorciado por ser arbustiva, rústica e cultivada em espaçamentos largos.

Tabela 1. Composição percentual de ácido graxo no óleo de pinhão manso.

Ácidos graxos	Pinhão Manso	
	CETEC (1983)	Abdrabbo (2009)
Ácido Palmítico	14,3	13,45
Ácido Palmitoléico	1,3	0,78
Ácido Esteárico	5,1	7,24
Ácido Oléico	41,1	47,29
Ácido Linoléico	38,1	30,68
Ácido Linolênico	0,2	0,28
Ácido saturados	19,4	20,97
Ácido Insaturados	80,6	79,03

Diversidade genética

O conhecimento da diversidade genética é uma ferramenta importante dentro de um programa de melhoramento de plantas, pois, a partir dela, se podem selecionar genótipos divergentes para produção de híbridos e/ou similares para linhagens. Comparados com as demais espécies como soja, algodão, amendoim, girassol e mamona, os programas de melhoramento genético com pinhão manso ainda estão em estágios incipientes, sendo que os estudos sobre a diversidade genética tem se concentrado mais na Ásia, África e México (Basha et al. 2007, Sun et al. 2008).

A variabilidade genética dos diversos acessos de pinhão manso cultivada tem sido quantificada através da análise do DNA com utilização de vários marcadores. Basha et al. (2007) estudando a diversidade genética em diversos acessos tóxicos e não tóxicos da Índia e México respectivamente, identificou pouca variabilidade entre acessos do mesmo país, ocorrendo variabilidade significativa entre acessos tóxicos e não tóxicos. Kaushik et al. (2007) avaliando 24 acessos de pinhão manso de diferentes localidades do estado de Haryana na Índia, evidenciaram a diversidade entre os acessos e concluem que a diversidade geográfica não necessariamente representa a diversidade genética entre os acessos coletados. Um estudo semelhante foi realizado por Rao et. al. (2008), onde foi avaliada a diversidade de 32 acessos de pinhão manso na Índia e encontrados alto grau de diversidade genética entre todos os parâmetros estudados, indicando também que a diversidade geográfica não anda de mãos dadas com a diversidade genética. Trabalho recente com 72 acessos de pinhão manso pertencente a 13 países distintos, objetivando avaliar a variabilidade dos acessos concluiu que apenas os acessos oriundos do México apresentaram expressiva diversidade na composição da substância tóxica éster forbol, e através de marcadores moleculares RAPD-ISSR,

separou os acessos em oito grupos distintos, com destaque para o grupo I que agrupou todos os acessos indianos, evidenciando a baixa diversidade genética entre os acessos da Índia estudados (Basha et al., 2009). Vários autores têm atentado para uma maior exploração dos acessos de pinhão manso do México por possuírem esta maior riqueza em diversidade e possuírem acessos não tóxicos. Dias et al. (2008) analisando acessos provenientes de diferentes regiões do Brasil também identificou pouca variabilidade genética. As pesquisas apontam para a necessidade de caracterização de mais acessos de diferentes origens a fim de se determinar a diversidade genética disponível, fornecendo assim, subsídios para os programas de melhoramento.

Fisiologia do pinhão manso

O pinhão manso apresenta alta tolerância à seca sendo cultivada em diversos países do mundo, principalmente no semi-árido tropical (Fairless, 2007; Achten et al., 2008). A elevada tolerância à seca aliada ao caule suculento em plantas de pinhão manso está associada ao metabolismo C_3 -CAM existente nesta espécie, funcionando em condições de déficit hídrico o metabolismo CAM (Luttge, 2008). As plantas CAM são adaptadas à escassez de água porque perdem pouca água por transpiração durante aquisição de CO_2 , uma vez que os estômatos abrem-se no período noturno e permanecem fechados durante o dia.

O pinhão manso possui folhas decíduas, apresentando queda das folhas na estação seca, as quais ressurgem logo após as primeiras chuvas, sendo considerada uma espécie xerófila, com forte resistência a seca (Drummond et al., 1984; Arruda et al., 2004; Saturnino et al., 2005). Com precipitações inferiores a 600 mm, ela paralisa seu crescimento (Henning, 2008). Segundo Arruda et al. (2004) trata-se de uma espécie xerófita, com forte tolerância à falta de água. Pode sobreviver com 200 mm de pluviosidade anual, até três anos de secas consecutivas, paralisando o seu crescimento nesses períodos. Apesar de perder as suas folhas a planta sobrevive utilizando a água armazenada nos caules (Saturnino et al., 2005). Pesquisas recentes indicam que a suculência de algumas plantas adia a desidratação, atuando como um tampão hídrico, evitando a desidratação imediata das folhas quando em condição de déficit hídrico (Herrera, 2009). No pinhão manso o caule suculento evita a desidratação imediata das folhas em condição de seca (Luttge, 2008).

O mecanismo CAM aumenta extraordinariamente a eficiência de uso da água, sendo encontrado em plantas adaptadas a ambientes áridos ou sujeitos ao suprimento

periódico de água. A fixação noturna de CO₂ tem como resultado a diminuição da perda de água porque a diferença de pressão de vapor da água entre as folhas e a atmosfera atinge valores mínimos durante a noite. Em regiões desérticas, as diferenças entre as temperaturas diurnas e noturnas são enormes, podendo atingir 20 °C. Ao mesmo tempo, a presença de elevadas concentrações de CO₂ no mesófilo foliar de plantas CAM durante uma parte do período diurno (1%), minimiza a fotorrespiração. Período de seca prolongado pode levar a um fechamento completo dos estômatos. Nessa situação extrema, embora as plantas não apresentem nenhuma troca gasosa com a atmosfera, o seu conteúdo de ácidos orgânicos continua a flutuar ao longo do dia. Isso reflete a reciclagem interna do CO₂ gerado pela respiração e fotorrespiração. Tal reciclagem do CO₂, além de garantir a sobrevivência em condições extremamente secas, evita a fotoinibição e permite que a planta responda imediatamente ao retorno da disponibilidade de água (Majerowicz, 2004). Em plantas CAM, a manutenção da capacidade de carboxilar independente da disponibilidade de água confere tolerância ao estresse, prevenindo a fotoinibição e mantendo o fluxo de carbono através da reciclagem do CO₂ da respiração, preservando a integridade fotossintética (Haslam, 2003).

Senescência foliar

A folha é o principal órgão fotossintetizante da planta. Durante o desenvolvimento a folha necessita de nutrientes de outras partes do vegetal. Quando totalmente expandida passa a ser o órgão fonte. Após o período potencialmente produtivo as células foliares entram em estágio de senescência. A senescência foliar é caracterizada pelo declínio na atividade fotossintética e declínio no conteúdo de clorofila. O metabolismo do carbono e nitrogênio possuem fundamental papel no processo de senescência (Wingler & Roitsch 2008, Wingler et al. 2006). A senescência foliar não é apenas um processo degenerativo, ocorre durante o evento a remobilização de nutrientes, principalmente nitrogênio. O efeito individual preciso da condição ambiental que determina a senescência foliar tem sido difícil de determinar, uma vez que o processo pode ser desencadeado por influência de vários fatores: concentração de CO₂, comprimento do dia, déficit hídrico, deficiência de nutrientes e temperatura do ar. No entanto, a senescência foliar é na maioria das espécies causada mais frequentemente pelo déficit hídrico, deficiência de nutrientes e temperatura do ar.

Um dos principais sintomas do déficit hídrico é a queda das folhas, é comum em

diversas espécies a queda das folhas em condição de longas estiagens. As folhas ressurgem logo após as primeiras chuvas. Segundo Saturnino et al. (2005) o pinhão manso é uma espécie decídua, apresentando queda das folhas na estação seca. O nitrogênio é o principal nutriente relacionado com a senescência foliar. Plantas cultivadas em condição de baixa disponibilidade de nitrogênio apresenta sintoma de senescência foliar mais precocemente que plantas cultivadas em condições ótimas de nitrogênio. O processo de senescência é bem organizado em nível de planta e célula, enquanto o cloroplasto e as células do mesofilo senescem, as mitocôndrias continuam a funcionar. As enzimas do estroma, principalmente a rubisco, representam a maior fração de nitrogênio do cloroplasto. A senescência e a remobilização de nitrogênio foliar estão relacionados com o status de nitrogênio na planta. (Crafts-Brandner et al. 1996, 1998; Ono et al. 1999; Masclaux et al. 2000). As enzimas do estroma são degradadas no estágio inicial da senescência ocorrendo queda na capacidade de assimilação do carbono. Enzimas envolvidas com a assimilação do nitrogênio e carbono são perdidas e os aminoácidos derivados de seu catabolismo possivelmente são exportados via floema com ou sem modificação (Hortensteiner, 2002).

A redução da temperatura do ar pode desencadear o processo de senescência foliar (Ensminger, 2006). O pinhão manso é sensível a frio e geadas, a fotossíntese do pinhão manso é muito sensível às baixas temperaturas noturnas, uma vez que a taxa de assimilação de carbono em dias posteriores às noites frias é bastante baixa (Zheng et al., 2009). O efeito da baixa temperatura e déficit hídrico na senescência foliar de pinhão manso (Figura 5) que ocorre no outono de diversas regiões ainda carece de mais investigações.

Independente do fator ambiente que tenha desencadeado o processo de senescência foliar acredita-se que o acúmulo de açúcares é o principal evento relacionado com a senescência foliar. Durante a senescência foliar ocorre aumento no conteúdo de açúcares solúveis (frutose, glicose e sacarose). Este aumento não está associado com maior atividade fotossintética, uma vez que tanto a assimilação de CO₂ como o conteúdo de pigmentos fotossintéticos decresceram com o início da senescência foliar (Aguera, 2010). O acúmulo de glicose e frutose no estágio inicial da senescência tem sido bastante citado em *Arabidopsis thaliana*, tabaco e outras plantas, mas mudanças no conteúdo de sacarose com o desenvolvimento foliar não está bem esclarecido e depende da espécie (Diaz et al. 2005, Wingler et al. 1998, Wingler et al. 2006).

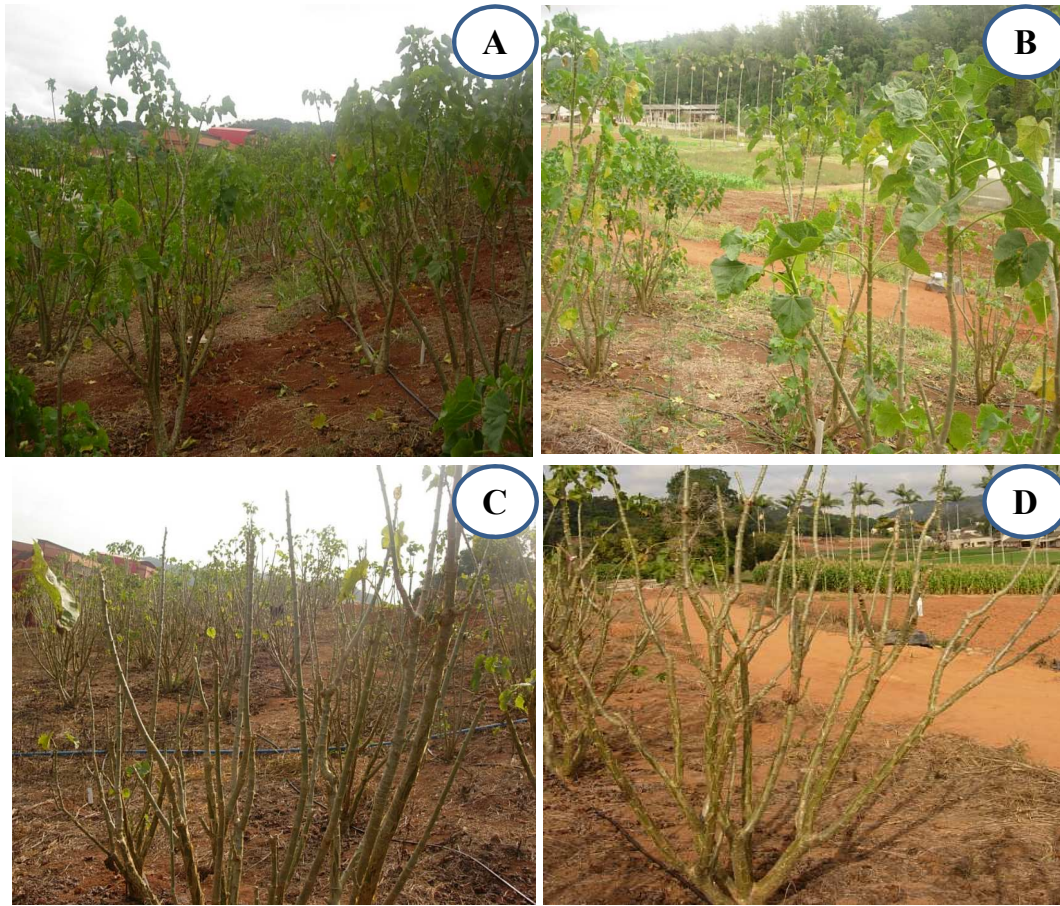


Figura 5. Plantas de pinhão manso em estágio inicial (A), intermediário (B) e final (C), (D) de senescência foliar.

Material e Métodos

Material vegetal e variáveis avaliadas

O estudo foi conduzido no Vale da Agronomia (latitude 20° 45' 58" S, longitude 42° 52' 06" O e 676 m de altitude), da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, Minas Gerais, de abril a junho de 2010. Esta região possui clima quente e úmido com classificação climática Cwa, caracterizada por inverno seco e frio com temperaturas mínimas inferiores à 10 °C. Utilizaram-se quatro populações (Janaúba 01, Janaúba 03, Janaúba 05 e Bonfim) silvestres de pinhão manso, aos quatro anos de idade, mantidas sob dois regimes hídricos: quatro populações diariamente irrigadas e não irrigadas. Após a análise do solo, realizou-se a adubação e a correção do pH de acordo com análise de solo e recomendações técnicas para a cultura (Dias et al. 2007).

Foram analisadas as seguintes variáveis: número de folhas (NF), incremento de área foliar (INAF), taxa de crescimento do ramo (TCR), incremento do diâmetro do

ramo (IDR), teor relativo de água (TRA), fotossíntese (A), transpiração (E), condutância estomática (g_s), razão entre a concentração interna e ambiente de CO_2 (C_i/C_a), teor de nitrogênio (N), área foliar específica (AFE), carotenóides (Car), clorofila total (Cl $a+b$), razão clorofilas/carotenóides (Cl/Car), razão entre clorofilas (Cl a/b), razão clorofila total e nitrogênio (Cl $a+b/N$), temperatura máxima (Tmax), temperatura mínima (Tmin), amplitude térmica (Tamp), atividade da redutase do nitrato (RN), teor de umidade do solo irrigado nas profundidades de 0 a 0,2 e de 0,2 a 0,4 m, teor de umidade do solo não irrigado nas profundidades de 0 a 0,2 e de 0,2 a 0,4 m.

Os dados meteorológicos foram monitorados diariamente utilizando termômetro digital (umidade e temperatura do ar) e pluviômetro. As avaliações foram realizadas de 10 em 10 dias, entre 07 e 11 horas da manhã. Para análises das variáveis meteorológicas foram considerados os valores médios dos 10 dias imediatamente anteriores à data da avaliação das demais variáveis.

Umidade do solo

O solo foi coletado nas profundidades de 0-0,2 e 0,2-0,4 m utilizando-se de um trado holandês. Após coleta, o solo foi pesado para obtenção do peso de solo úmido e em seguida secado em estufa a 100 °C por 24 h, depois pesado e anotado o peso seco. A umidade do solo em base seca foi obtida utilizando a seguinte expressão:

$$\text{Umidade em base seca} = \frac{(\text{peso solo úmido}) - (\text{peso solo seco})}{(\text{peso solo seco})}$$

Posteriormente foi feita uma curva de retenção de água no solo nas profundidades de 0-20 e 20-40 cm e, utilizando-se das umidades adquiridas ao longo das análises e da curva de retenção, foi calculada a tensão de água no solo.

Teor relativo de água na folha

Para obtenção do teor relativo de água foram retirados cinco discos foliares de 12 mm de diâmetro cada, pesados e colocados por quatro horas para saturar em placas de petri com água destilada. Em seguida os discos foram novamente pesados e colocados para secar à temperatura de 70 °C por 72 horas, sendo posteriormente obtido o peso seco. Para o cálculo do TRA utilizou-se da seguinte expressão:

$$TRA = \frac{\text{Massa fresca} - \text{massa seca}}{\text{Massa túrgida} - \text{massa seca}} \times 100$$

Variáveis agronômicas

Em cada planta útil foram selecionados um ramo e uma folha de aproximadamente 50 mm de comprimento, e neles os seguintes caracteres agronômicos da parte aérea (copa) foram avaliados: altura do ramo (m), diâmetro do ramo (mm), número de folhas e área foliar (m²). A partir destes valores foram calculados: incremento de área foliar (INAF), taxa de crescimento do ramo (TCR) e incremento no diâmetro do ramo (IDR) utilizando-se as seguintes expressões:

$$INAF (10 \text{ dias}) = (\text{área foliar } 2^{\text{a}} \text{ análise}) - (\text{área foliar } 1^{\text{a}} \text{ análise})$$

$$TCR (10 \text{ dias}) = (\text{comprimento do ramo } 2^{\text{a}} \text{ análise}) - (\text{comprimento do ramo } 1^{\text{a}} \text{ análise})$$

$$IDR (10 \text{ dias}) = (\text{diâmetro do ramo } 2^{\text{a}} \text{ análise}) - (\text{diâmetro do ramo } 1^{\text{a}} \text{ análise})$$

Pigmentos fotossintéticos e nitrogênio

Para a determinação dos pigmentos fotossintéticos foram retirados discos foliares de área conhecida e colocados em vidros contendo dimetilsulfóxido (DMSO). Posteriormente foi feita extração em banho-maria à 65 °C por uma hora. Alíquotas foram retiradas para leitura espectrofotométrica a 490, 646 e 663 nm. O conteúdo de clorofila *a* (Cl *a*), de clorofila *b* (Cl *b*) e carotenóides (Car) foram determinados seguindo a equação proposta por Wellburn (1994).

Amostras foliares foram coletadas e determinadas a concentração de N total, conforme descrito por Cataldo et al. (1974, 1975).

Atividade da Redutase do Nitrato (RN)

A determinação da atividade da RN foi feita em folhas totalmente expandidas empregando-se o ensaio *in vivo*, segundo (Jaworski et al. 1971). Seis discos foliares foram incubados em 10 mL de meio tampão fosfato (KH₂PO₄ e K₂HPO₄) 0,2 M (pH 7,5), nitrato de potássio 0,25 M, propanol e Triton X 100 10%. Após a imersão, as amostras foram transferidas para o dessecador e submetidas à infiltração a vácuo por um minuto, três vezes, com a finalidade de aumentar a penetração da solução nos tecidos. Em seguida, os frascos de incubação envoltos em papel alumínio, foram levados ao banho-maria a 30 °C. No tempo previamente ajustado de 60 minutos, retiraram-se alíquotas de 1 mL, adicionando a cada uma 0,3 mL de sulfanilamida 1%, 0,3 mL de α -naftilenodiamino 0,02 % e 2,4 mL de água. A leitura foi realizada em espectrofotômetro

a 540 nm, sendo a atividade da RN determinada pela quantidade de nitrito produzida, comparando-se os valores obtidos com a curva padrão para esse íon. A atividade foi expressa em µmoles de nitrito por hora por grama de matéria fresca (µmoles de NO₂⁻ hora⁻¹ g matéria fresca⁻¹).

Trocas gasosas

A taxa de assimilação líquida do carbono (*A*), a condutância estomática (*g_s*) e a razão entre as concentrações interna e ambiente de CO₂ (*C_i/C_a*) foram medidas em folhas totalmente expandidas em sistema aberto, sob concentração de CO₂ ambiente, com um analisador de gases a infravermelho portátil (LCpro+, Analytical Development Company, Hoddesdon, Reino Unido). Durante as avaliações, a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) variou de 1000 a 1200 µmol (fótons) m⁻² s⁻¹ e a concentração de CO₂ de 360 a 400 µmol mol⁻¹.

Área foliar específica (AFE)

Cinco discos de 14 mm de diâmetro foram coletados de cada folha totalmente expandida, secos em estufa 70 °C por 72 h, quando sua massa foi determinada. Para cálculo da AFE utilizou-se da seguinte expressão:

$$AFE (m^2 kg^{-1}) = \frac{\text{área foliar dos discos } (m^2)}{\text{massa seca } (kg)}$$

Índice de plasticidade fenotípica

Ao longo das avaliações, as plantas estiveram submetidas a quedas acentuadas de temperatura. Utilizando os dados das análises ao longo do tempo, calculou-se o índice de plasticidade (IP) fenotípica para todos os parâmetros analisados. Esse índice, que varia de 0 a 1, foi calculado baseado na distância relativa (RD) entre os valores dos tratamentos (RDPI), de acordo com Valladares et al. (2006). Para cálculo do RDPI utilizou-se da seguinte expressão:

$$RDPI = \frac{1}{n} \sum [(d_{ij} \rightarrow i'j') / (x_{i'j'} + x_{ij})]$$

Em que *i*, *j*, *n* referem-se aos tratamentos, repetições e número total de repetições respectivamente. *d_{ij} → i'j'* é a distância relativa entre os tratamentos com os valores das repetições tomados aos pares com *i* diferente de *i'*, e valor absoluto obtido pela diferença *x_{i'j'} - x_{ij}*. Portanto, a distancia relativa, *rd_{ij → i'j'}* é definida como

$d_{ij} \rightarrow i'j'/(x_{i'j'} + x_{ij})$ para todos os pares de repetições dos tratamentos associados aos diferentes níveis de temperatura.

Delineamento experimental e procedimentos estatísticos

As análises estatísticas foram processadas em esquema de parcelas subdivididas, alocando-se as populações nas parcelas e os tempos de avaliação e tipos de irrigação nas sub-parcelas. As variáveis foram submetidas à análise de variância segundo delineamento em blocos casualizados, com três repetições. Cada bloco continha as quatro populações, sendo duas delas submetidas a irrigação e as outras duas não. A parcela correspondeu a duas plantas úteis. Diferenças entre as médias dos tratamentos foram analisadas pelo teste de Newman-Keuls, a 5% de probabilidade. As diferenças no índice de plasticidade fenotípica para as variáveis mensuradas foram analisadas utilizando-se do teste de Scott-Knott, também a 5% de probabilidade. Todas as análises estatísticas foram realizadas com o auxílio do programa SAS (SAS INSTITUTE INC. 1989). Análises de correlações fenotípicas entre as variáveis avaliadas foram processadas também no SAS (SAS INSTITUTE INC. 1989).

Resultados

Variáveis meteorológicas

As variáveis meteorológicas analisadas são mostradas na Figura 6. A temperatura máxima do ar nos 30 dias referentes às três últimas avaliações foi, em média, 10% menor (variando de 32 para 24 °C) que a temperatura do ar em igual período das primeiras avaliações. A temperatura mínima do ar decresceu aproximadamente 54% nas três últimas avaliações quando comparada às três primeiras. Porém, ao comparar a temperatura mínima entre a primeira e última avaliação, nota-se que a primeira é cerca de 310% maior, variando de 18,5 para 6 °C. A amplitude térmica aumentou, em média, 58%, ao comparar as três primeiras avaliações com as três últimas. No entanto, quando a amplitude térmica da primeira e última avaliação é comparada, observa-se um aumento de aproximadamente 100%, variando de 11,5 para 22,5 °C. O comprimento do dia variou de 13,5 a 11,7 horas, durante o primeiro semestre e pouco variou durante o experimento. Choveu em todos os meses do período de avaliação, principalmente em março, quando a precipitação superou os 200 mm (Figura 9). Assim, as chuvas igualaram os tratamentos irrigados e não irrigados. Em função disso, e da não significância da diferença entre populações, foram processados os dados

médios de tratamentos irrigados e não irrigados e de populações. Diante do exposto, o único tratamento que estatisticamente diferiu foi a avaliação no tempo. A umidade relativa do ar foi, em média, 75% ao longo do experimento (dados não mostrados).

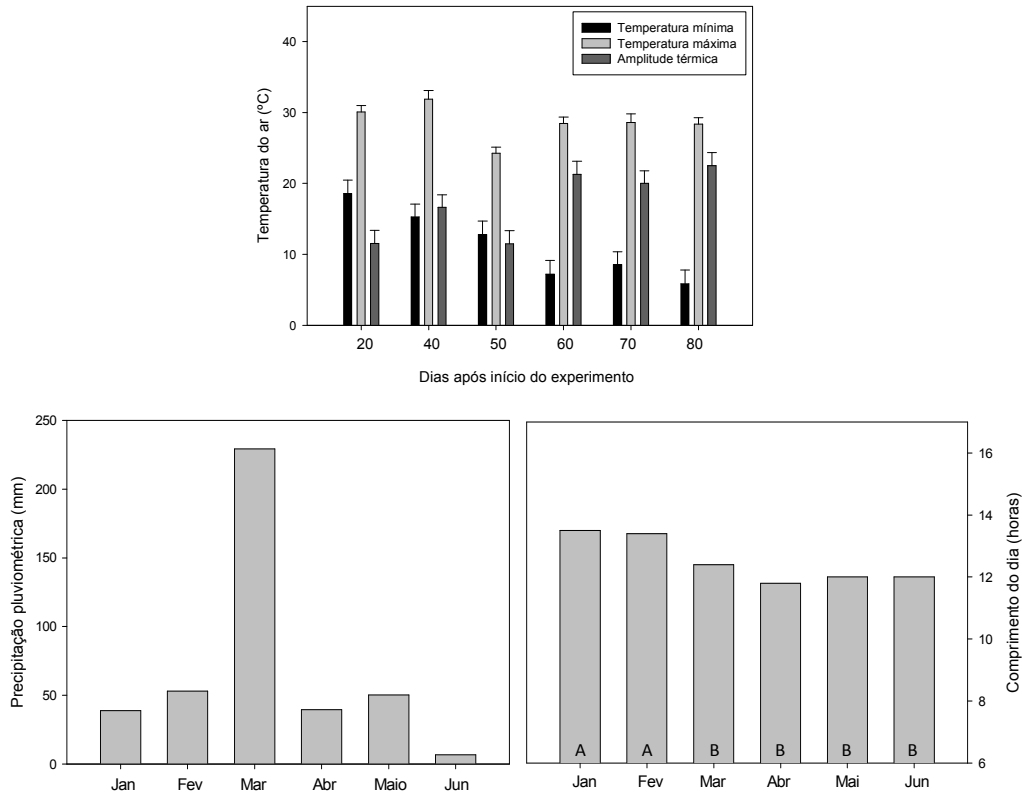


Figura 6. Temperatura máxima e mínima do ar, amplitude térmica, precipitação pluviométrica e comprimento do dia durante as avaliações. Médias acompanhadas de diferentes letras são estatisticamente diferentes entre si (Newman-Keuls, $p < 0,05$)

Status hídrico do solo e folha

As variáveis analisadas referentes ao status hídrico do solo são mostradas na Figura 7. Independente da profundidade, a tensão de água no solo foi semelhante entre os tratamentos irrigados e não irrigados ao longo das avaliações, ficando próximo a capacidade de campo na profundidade de 0-0,2 m. A tensão de água na profundidade de 0,2-0,4 m permaneceu na capacidade de campo durante todo o experimento.

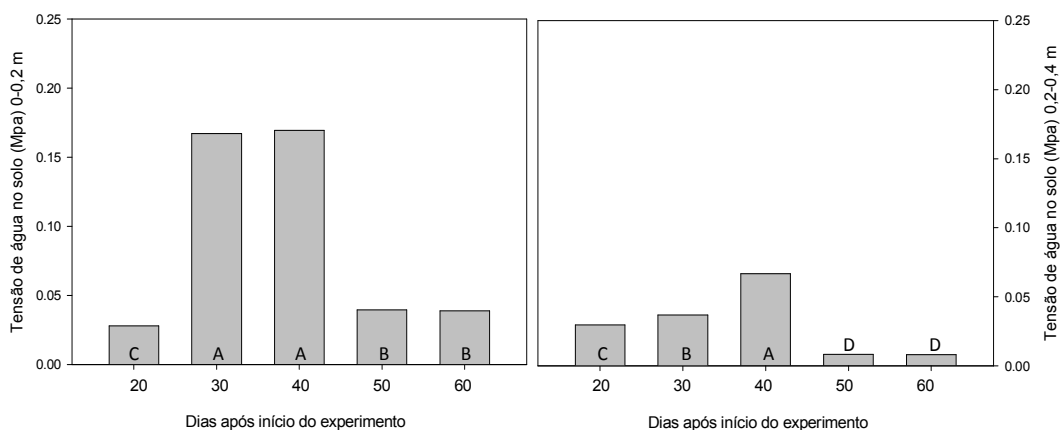


Figura 7. Tensão de água no solo nas profundidades de 0-0,2 m e 0,2-0,4 m durante as avaliações. Médias acompanhadas de diferentes letras são estatisticamente diferentes entre si (Newman-Keuls, $p < 0,05$)

O teor relativo de água é mostrado na Figura 8. O teor relativo de água na folha foi, em média, 12% menor nas quatro últimas avaliações quando comparado com a primeira, variando de 95% a 83%.

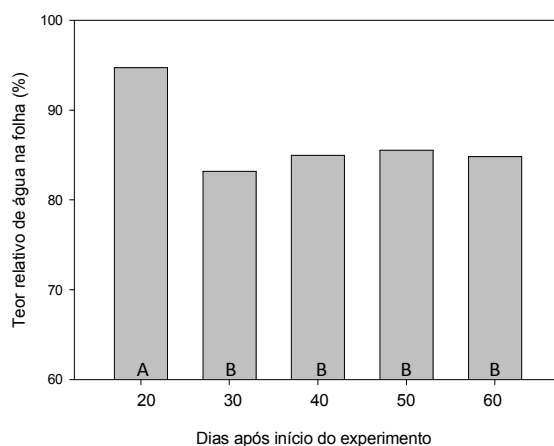


Figura 8. Teor relativo de água em folhas de pinhão manso durante o processo de senescência foliar. Médias acompanhadas de diferentes letras são estatisticamente diferentes entre si (Newman-Keuls, $p < 0,05$).

Variáveis agronômicas

As variáveis agronômicas analisadas são mostradas nas Figuras 9 e 10. O incremento de área foliar (INAF) foi, em média, 87% menor nas três últimas avaliações em relação à primeira. A taxa de crescimento do ramo (TCR) foi reduzida em 81% nas quatro últimas avaliações em relação às três primeiras, variando em média de 60 a 1 mm 10 dias^{-1} . Resposta similar foi observada para o incremento no diâmetro do ramo (IDR), que reduziu 76% nas três últimas avaliações em relação às quatro primeiras. As variáveis

apresentadas não diferiram significativamente entre as populações dentro de cada avaliação, porém as médias entre avaliações, que correspondem às médias de todas as populações, apresentaram diferença significativa.

O número de folhas decresceu ao longo das avaliações seguindo o mesmo padrão das demais variáveis. A queda das folhas iniciou-se no mês de abril e teve duração de 70 dias para as populações Janaúba 01, Janaúba 03 e Janaúba 05 e de 80 dias para a população Bonfim. Aproximadamente 40 dias após o início da abscisão, cerca de 50% das folhas haviam caído e 80 dias após o início das avaliações 100% das folhas de todas as populações havia caído. A senescência iniciou-se pelas folhas mais velhas (mais baixas) e por fim atingiu os ponteiros. Nas primeiras avaliações quando a temperatura mínima encontrava-se em torno de 18 °C não ocorreu queda de folhas.

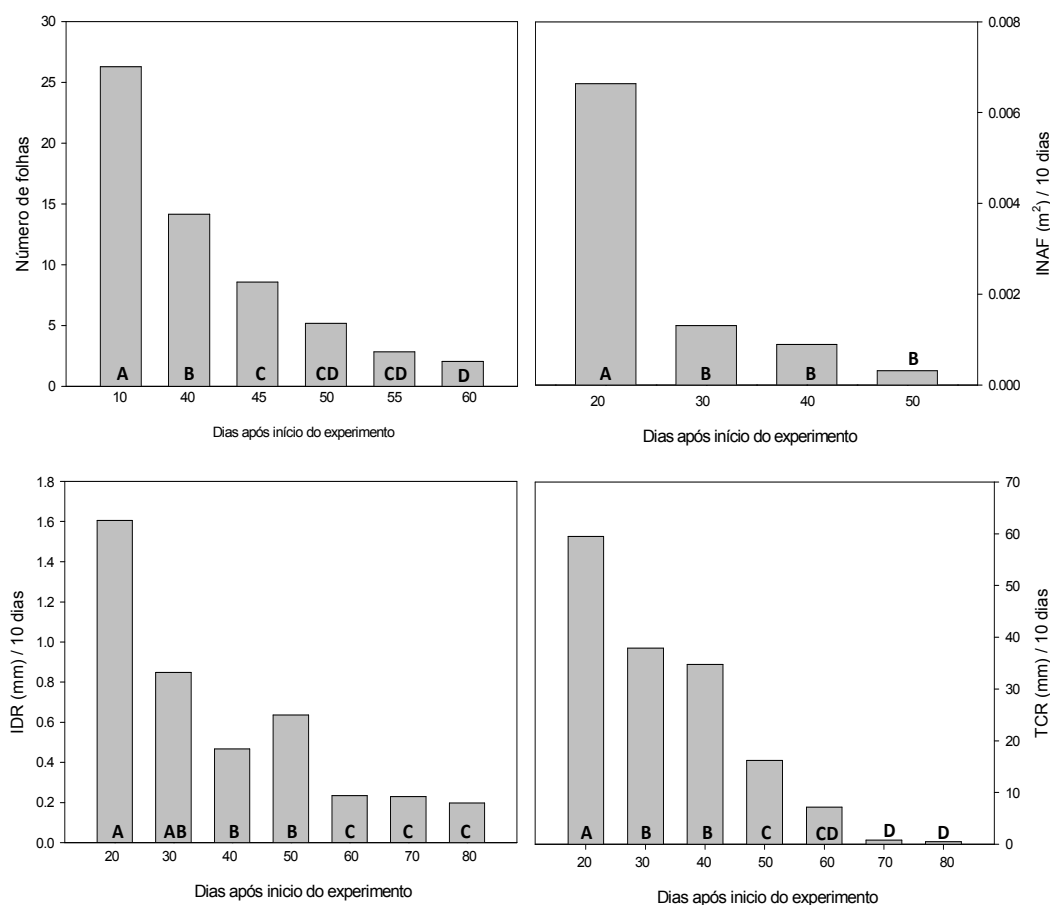


Figura 9. Número de folhas, incremento de área foliar (INAF), incremento no diâmetro do ramo (IDR) e taxa de crescimento do ramo (TCR) em plantas de pinhão manso durante o processo de senescência foliar. Médias acompanhadas de diferentes letras são estatisticamente diferentes entre si (Newman-Keuls, $p < 0,05$).

À medida que a temperatura mínima do ar foi se reduzindo e a amplitude térmica foi aumentando, a queda das folhas foi aumentando. A queda das folhas ocorreu sem que houvesse decréscimo significativo na temperatura máxima.

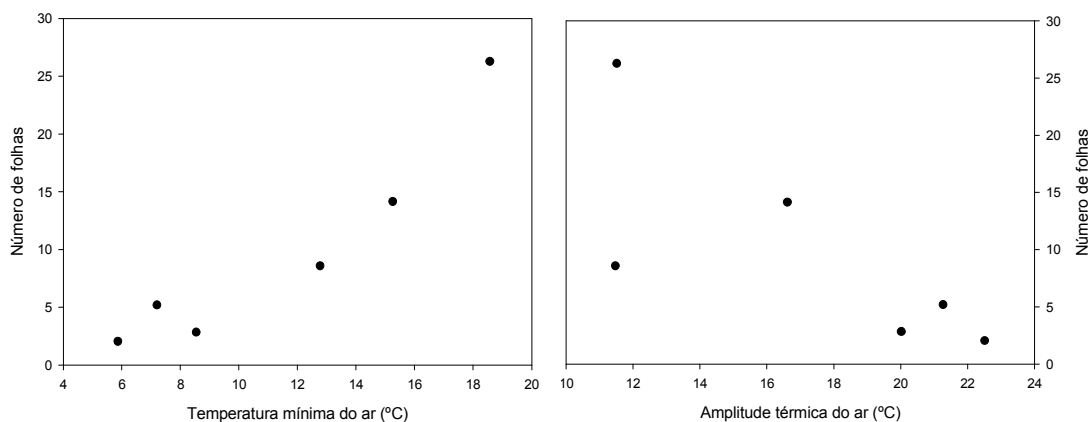


Figura 10. Linha de tendência entre queda de folhas de pinhão manso e temperatura mínima do ar e entre queda de folhas e amplitude térmica.

Pigmentos fotossintéticos e nitrogênio

Os dados referentes aos pigmentos fotossintéticos e nitrogênio são mostrados na Tabela 2. As populações não diferiram quanto as concentrações de pigmentos fotossintéticos e de nitrogênio. Logo, as médias das avaliações correspondem à média de todas as populações. A concentração foliar de nitrogênio sofreu variação ao longo do tempo, sendo que nas duas últimas tal concentração caiu cerca de 20%, quando comparada com as duas primeiras avaliações. A concentração de clorofilas totais seguiu o padrão observado na atividade da redutase do nitrato, com pico de concentração na terceira avaliação, seguido de queda na última. Em média, a concentração de clorofilas totais caiu 10% na última avaliação, quando comparada com a média das avaliações. A concentração de carotenóides, razão $Cl\ a/b$ e Cl/N não sofreram, a exemplo da clorofila total, alterações estatisticamente significativas. Entretanto, em função da maior concentração de N nas duas primeiras avaliações, a razão Cl/N foi menor nestas avaliações. Já a razão Cl/Car apresentou um ligeiro acréscimo na última avaliação, quando comparada com as avaliações anteriores.

Tabela 2. Concentrações foliares de N-total, clorofilas (Cl) totais (*a*+ *b*), carotenóides totais (Car), e razões Cl/N, Cl *a*/ Cl *b* (Cl *a*/*b*) e Cl/Car de folhas de pinhão manso distribuídas em quatro avaliações.

Parâmetros	Dias após início do experimento			
	20	40	50	60
N total, g kg ⁻¹ MS	37,04 ± 0,48 ^A	33,55 ± 0,63 ^B	28,90 ± 0,64 ^C	29,00 ± 0,61 ^C
Cl (a+b) mg kg ⁻¹ MS	6,99 ± 0,33 ^A	7,10 ± 0,36 ^A	7,57 ± 0,26 ^A	6,40 ± 0,22 ^A
Car, g kg ⁻¹ MS	1,79 ± 0,09 ^A	1,83 ± 0,10 ^A	1,90 ± 0,07 ^A	1,66 ± 0,08 ^A
Cl/N, mmol mol ⁻¹	3,39 ± 0,16 ^A	3,48 ± 0,18 ^A	3,69 ± 0,11 ^A	3,66 ± 0,13 ^A
Cl <i>a</i> / <i>b</i>	1,94 ± 0,05 ^A	1,95 ± 0,04 ^A	2,06 ± 0,03 ^A	2,05 ± 0,04 ^A
Cl/Car	3,90 ± 0,05 ^B	3,89 ± 0,04 ^B	3,99 ± 0,02 ^{AB}	4,03 ± 0,02 ^A

* Valores representam a média ± erro-padrão (*n*=16). Médias seguidas por uma mesma letra dentro de cada linha não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste de Newman-Keuls.

Atividade da enzima redutase do nitrato

Não houve diferença significativa entre as populações com relação a atividade da redutase do nitrato (Figura 11), logo a média das avaliações correspondem a média de todas as populações. No geral essa atividade foi cerca de 28% maior na terceira avaliação. Nota-se uma semelhança nas duas primeiras avaliações (0,77 e 0,73) seguido de um significativo pico de atividade na terceira avaliação (0,98) e, em seguida, uma queda brusca (0,63).

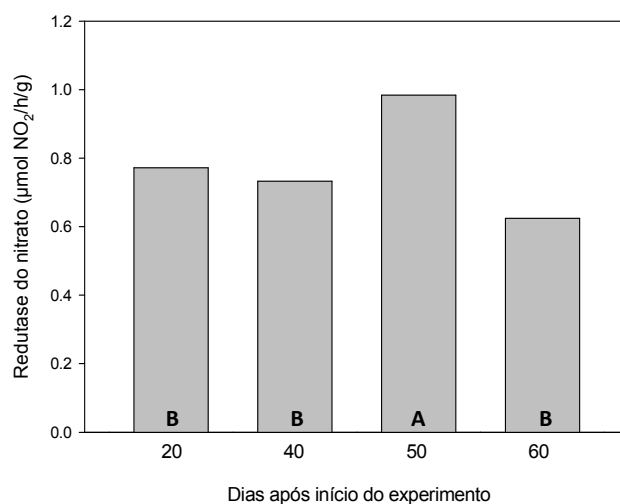


Figura 11. Atividade da enzima redutase do nitrato em folhas de pinhão manso durante o processo de senescência foliar. Médias acompanhadas de diferentes letras são estatisticamente diferentes entre si (Newman-Keuls, *p*< 0,05).

Trocas gasosas

Não houve diferença significativa entre populações nem entre suprimento hídrico com relação às trocas gasosas (Figura 12). A taxa de assimilação líquida de

carbono (A) foi, em média, 20% menor na última avaliação quando comparada com a média das três primeiras. Houve um decréscimo da primeira para a segunda avaliação, seguido de um acréscimo na terceira e um acentuado decréscimo na última. A taxa de carboxilação variou de 17 a 13 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A razão entre a concentração interna e ambiente de CO_2 (C_i/C_a) foi, em média, 94% maior na última avaliação quando comparada com as três primeiras, variando de 0,29 a 0,62 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. A condutância estomática (g_s) decresceu da primeira para a segunda avaliação e em seguida aumentou progressivamente. Em média, o aumento foi de 70% quando a última avaliação é comparada com a média das três primeiras. A transpiração (E) foi, em média, 50% menor nas três últimas avaliações.

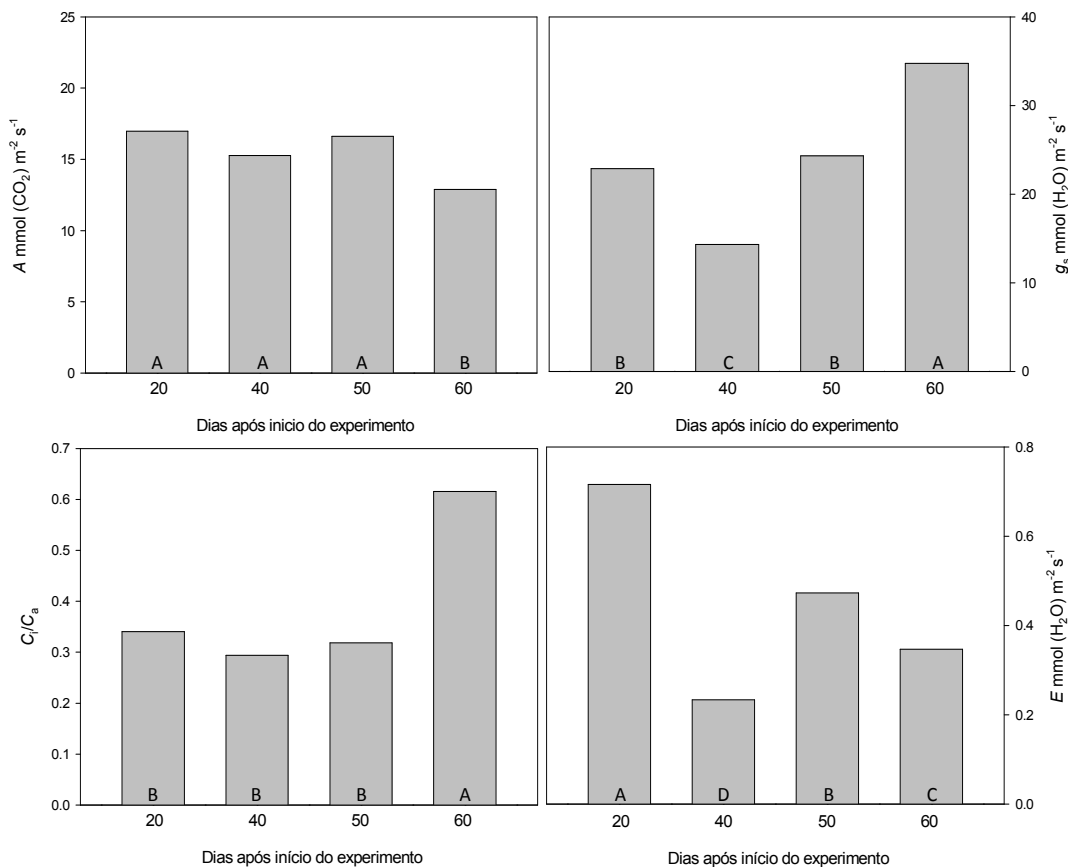


Figura 12. Trocas gasosas: fotossíntese (A), condutância estomática (g_s), razão entre concentração interna (C_i) e externa (C_a) de CO_2 (C_i/C_a) e transpiração foliar (E) em folhas de pinhão manso durante o processo de senescência foliar. Médias acompanhadas de diferentes letras são estatisticamente diferentes entre si (Newman-Keuls, $p < 0,05$).

Área foliar específica

A área foliar específica (AFE) foi a única variável que apresentou significativa diferença entre populações. A AFE da população Bonfim foi, em média, 10% menor

que a AFE média. Apesar de não diferir entre as avaliações, a AFE apresentou uma ligeira queda (3%) na última avaliação em todas as populações (dados não mostrados) (Figura 13).

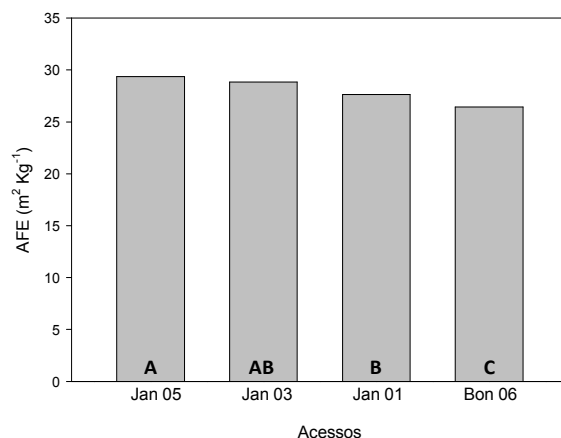


Figura 13. Área foliar específica nos diferentes acessos (Jan 01, Jan 03, Jan 05, e Bom) durante o processo de senescência foliar. Médias acompanhadas de diferentes letras são estatisticamente diferentes entre si (Newman-Keuls, $p < 0,05$).

As análises de regressão entre clorofila total, atividade da redutase do nitrato e fotossíntese são mostradas na Figura 14. A redução na taxa de assimilação de carbono e na atividade da redutase do nitrato estão associadas com a redução na concentração de clorofila total. O coeficiente de regressão foi alto (acima de 80%) para todas as análises, refletindo o bom ajuste do modelo.

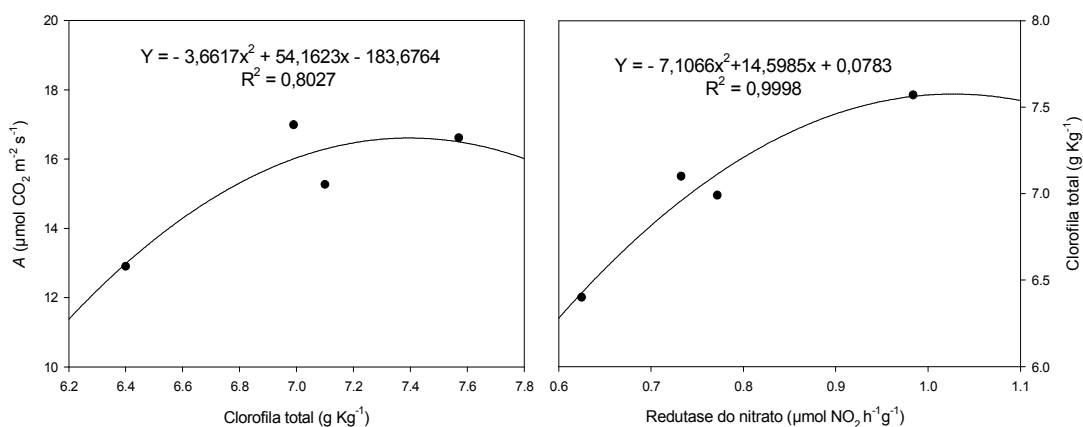


Figura 14. Regressão entre fotossíntese líquida (A) e clorofila total, atividade da redutase do nitrato e clorofila total em folhas de pinhão manso durante o processo de senescência foliar.

Correlação Fenotípica

As correlações foram processadas entre todas as variáveis analisadas (Tabela 3). Altas correlações positivas e altamente significativas foram observadas entre NF e N

(0,621), INAF e TCR (0,701), INAF e *E* (0,701). O N correlacionou-se positivamente com INAF, TRA, TCR, TDC, E, e *A*.

Índice de plasticidade fenotípica

O índice de plasticidade fenotípica (Tabela 4) foi, em média, 0,45. As variáveis agronômicas TCR, INAF, IDR, RN e NF apresentaram elevados índices de plasticidade. A condutância estomática foi a variável com menor índice; o maior índice encontrado foi o da taxa de crescimento do ramo (0,80).

Tabela 3. Correlação fenotípica das variáveis analisadas durante o processo de senescência foliar de plantas de Pinhão manso. Incremento de área foliar (INAF), número de folhas (NF), Teor relativo de água na folha (TRA), taxa de crescimento do ramo (TCR), razão entre a concentração interna e externa de CO₂ (Ci/Ca), transpiração (E), condutância estomática (gs), nitrogênio total na folha (N), fotossíntese (A), área foliar específica (AFE), carotenóides (Car), razão entre clorofila a e b (Cl a/Cl b), Clorofila total (Cl a+b), Razão Clorofila total/ carotenóides (Cl/Car), Razão clorofila total/ nitrogênio (Cl/N), atividade da redutase do nitrato (RN).

Variáveis	TRA	NF	TCR	TDC	Ci/Ca	E	gs	A	N	AFE	Car	Cl a/Cl b	Cl a+b	Cl/Car	Cl/N	RN
INAF	0.674**	0.636**	0.701**	0.372*	-0.217	0.700**	-0.09	0.36*	0.672**	0.107	0.144	-0.188	0.124	-0.308*	-0.056	0.009
TRA		0.409**	0.387**	0.349**	-0.086	0.680**	0.084	0.371**	0.437**	0.001	-0.011	-0.135	0.008	-0.032	-0.08	-0.067
NF			0.651**	0.406**	-0.444**	0.408**	-0.21531	0.460**	0.621**	-0.063	0.199	-0.238**	0.138	-0.435**	-0.177	0.015
TCR				0.317*	-0.343**	0.289*	-0.301*	0.238	0.689*	0.194	0.134	-0.268**	0.107	-0.412*	-0.086	-0.077
TDC					-0.084	0.283*	-0.024	0.109	0.318*	-0.035	0.079	-0.077	0.053	-0.145	-0.09	-0.185
Ci/Ca						-0.114	0.717**	-0.652**	-0.301*	0.071	-0.175	0.279*	-0.157	0.108	0.056	-0.18
E							0.139	0.414**	0.422**	-0.014	0.101	-0.056	0.082	-0.081	-0.027	0.169
gs								-0.109	-0.286*	-0.101	-0.052	0.154	-0.04	0.052	0.025	-0.013
A									0.252*	-0.131	0.237	-0.246*	0.196	-0.128	0.003	0.21
N										0.059	0.084	-0.327**	0.036	-0.355**	-0.194	-0.037
AFE											0.114	0.097	0.13	0.057	0.086	0.072
Car												-0.205	0.894**	-0.294*	0.694**	0.09
Cl a/Cl b													-0.288*	-0.280*	-0.144	0.276
Cl a+b														-0.104	0.796**	0.098
Cl/Car															0.093	-0.155
Cl/N																-0.058

*,** significativo a 5% e 1%, respectivamente.

Tabela 4. Índice de plasticidade fenotípica das variáveis analisadas sob diferentes temperaturas durante o processo de senescência foliar em plantas de pinhão manso. Incremento de área foliar (INAF), número de folhas (NF), Teor relativo de água na folha (TRA), taxa de crescimento do ramo (TCR), razão entre a concentração interna e externa de CO₂ (C_i/C_a), transpiração (E), condutância estomática(g_s), nitrogênio total na folha (N), fotossíntese (A), área foliar específica (AFE), carotenóides(Car), razão entre clorofila a e b (Cl_a/Cl_b), Clorofila total (Cl $a+b$), Razão Clorofila total/ carotenóides(Cl/Car), Razão clorofila total/ nitrogênio (Cl/N), atividade da redutase do nitrato (RN).

Parâmetros	Índice de Plasticidade
INAF	0.40 ^B
TRA	0.50 ^B
NF	0.51 ^B
TCR	0.80 ^A
IDR	0.78 ^A
C_i/C_a	0.31 ^C
E	0.53 ^B
g_s	0.05 ^E
A	0.62 ^{AB}
N	0.41 ^B
AFE	0.12 ^D
Car	0.35 ^C
Cl a/Cl_b	0.50 ^B
Cl total	0.56 ^B
Cl/Car	0.35 ^C
Cl/N	0.17 ^D
RN	0.68 ^{AB}
Média	0,45

* Médias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste de Scott-Knott.

Discussão

Embora o óleo de *J. curcas* seja reconhecido como ideal para produção de biodiesel e dessa forma substituir parcialmente o diesel convencional de forma sustentável, a espécie continua a ser pouco estudada. Avaliação confiável de rendimento requer conhecimento agroclimático e fisiológico, que ainda não estão disponíveis para a espécie (Trabucco, 2010). Pouco se conhece sobre a bioquímica e a fisiologia do pinhão manso; não existem cultivares definidas e alguns aspectos agronômicos ainda carecem de investigação como, por exemplo, as estratégias de tolerância à seca e densidade ideal de plantio (Beltrão, 2006), além dos processos que desencadeiam a senescência foliar.

A pequena variação no comprimento do dia ao longo do experimento sugere que esta variável pouco interferiu no processo de senescência foliar. Segundo Wingler et al. (2006) é pouco provável que o fotoperíodo afete diretamente a senescência foliar. No entanto, dias longos e luminosidade intensa podem gerar acúmulo de hexoses e estas podem representar o sinal desencadeador da senescência. As chuvas que ocorreram principalmente no período das avaliações, mantiveram a umidade do solo próxima à capacidade de campo nas duas profundidades avaliadas. Desta forma, a precipitação pluviométrica praticamente uniformizou a umidade do solo e igualou os tratamentos irrigado e não irrigado, a ponto de não diferirem entre si, em nenhuma das variáveis analisadas, inclusive no teor relativo de água nas folhas. Considerando que a tensão de água no solo em cultivos comerciais adequada, sem prejuízos econômicos, gira em torno de 0,75 MPa, pode-se considerar que o fator água não foi limitante a nenhum dos tratamentos (irrigado e não irrigado). A alta umidade do solo e o teor relativo de água nas folhas demonstram que a senescência não foi acelerada pelo déficit hídrico e que o 'fator' água foi praticamente isolado do experimento, sendo disponibilizada de forma semelhante para todas as populações.

De acordo com Saturnino et al. (2005) o pinhão manso é uma espécie decídua que apresenta queda das folhas na estação seca, as quais ressurgem logo após as primeiras chuvas, sendo considerada uma espécie xerófila, com forte resistência a seca. O presente estudo sugere que a senescência foliar e a consequente queda das folhas não estão associadas ao déficit hídrico, devido a elevada disponibilidade de água no solo. As quatro populações de pinhão manso avaliados comportaram-se de forma semelhante com relação a senescência, o que indica grande uniformidade entre os materiais quanto as reações que regulam o desenvolvimento da senescência, possivelmente porque três deles são oriundos da mesma localidade (Janaúba 01, Janaúba 03 e Janaúba 05).

A senescência foliar é afetada por diversos fatores que atuam de forma diferenciada em diferentes populações/acessos. Assim, populações/acessos diferentes são influenciados distintamente pelos mesmos fatores do ambiente. A plasticidade fenotípica exerce importante influência na resposta da população/acesso às condições ambientais (Callahan et al. 2005). A senescência foliar em *Arabidopsis thaliana* de diferentes localidades apresenta elevada plasticidade em resposta ao fotoperíodo (Wingler et al. 2006).

A temperatura do ar foi o fator ambiental que mais variou ao longo do experimento. A temperatura máxima não apresentou grandes variações. No entanto, a amplitude térmica e a temperatura mínima apresentaram significativas alterações e parecem ser determinantes no processo de senescência foliar em pinhão manso. O estresse causado pela baixa temperatura é um dos mais importantes fatores limitantes a sobrevivência, crescimento, reprodução e distribuição das culturas no campo. Em áreas tropicais e subtropicais, muitas plantas são vulneráveis a baixa temperatura porque crescem durante todo ano em ambiente quente, indicando que temperaturas entre 6-10 °C pode causar injúria e até matar plantas típicas de ambiente tropical (Trabucco, 2010). O estresse por baixa temperatura pode causar impacto em inúmeros processos fisiológicos das plantas (Liang et al. 2007). Em diversas culturas, o efeito individual preciso da condição ambiental que determina a senescência foliar é difícil de determinar devido a interação dos diversos fatores: temperatura do ar, comprimento do dia, precipitação pluviométrica e frequente mudança no tempo. Em adição, muitos componentes celulares são degradados durante a senescência foliar, resultado direto ou indireto do ambiente.

Como um todo, os resultados demonstram que no pinhão manso, uma espécie originada em clima tropical (Dias, 2007) e classificada por muitos como espécie tolerante a estiagem prolongada (Arruda, 2004), a senescência foliar é acelerada quando a temperatura mínima do ar e a amplitude térmica alcançam valores inferiores a 10 °C e superiores a 20 °C, respectivamente. A sensibilidade a baixa temperatura, conforme discutido a seguir, parece explicar, em certa extensão, a causa da queda das folhas do pinhão manso no outono.

A redução no incremento do diâmetro, comprimento do ramo e número de folhas coincidiu com a redução da temperatura mínima e aumento da amplitude térmica. Nos estágios finais da senescência foliar, tanto o diâmetro quanto o comprimento do ramo apresentaram incrementos baixíssimos. Segundo Himmelblau et al. (2001), durante a

senescência foliar os nutrientes são remobilizados para as sementes, outros órgãos de armazenamento ou crescimento vegetativo. No presente trabalho, o baixo incremento no diâmetro e comprimento do ramo ocorreu juntamente com a redução no número de folhas, indicando que durante a senescência foliar a planta de pinhão manso não investe os nutrientes remobilizados em crescimento vegetativo. Provavelmente os nutrientes foram remobilizados para os frutos que se encontravam em fase de enchimento e/ou outros órgãos de armazenamento.

A queda das folhas iniciou-se em abril e ocorreu de forma semelhante entre as populações, no entanto, Janaúba 01, Janaúba 03 e Janaúba 05 apresentaram abscisão mais rápida que Bonfim. A queda das folhas esteve intimamente relacionada com a temperatura mínima e amplitude térmica. O número de folhas foi reduzido à medida que a temperatura mínima foi decrescendo e a amplitude térmica foi aumentando. Sendo a temperatura o fator ambiente desencadeador da senescência foliar, a queda temporária da temperatura pode não ser suficiente para desencadear a queda das folhas da população Bonfim, podendo esta população ser promissora para cultivo em localidades com quedas não muito prolongada de temperatura.

A área foliar específica (AFE) foi outra variável que apresentou diferença significativa entre populações; Bonfim possui menor massa por unidade de área. No entanto, a AFE não foi alterada em nenhuma população ao longo das avaliações. A redução no conteúdo de clorofila não foi suficiente para reduzir a massa foliar por unidade de área em função da redução do parênquima paliçádico como era esperado. Oleaginosas como o girassol apresenta redução da massa foliar específica no início da senescência foliar (Aguera, 2010).

Independente da população, a folha atingiu a expansão máxima 40 dias após a emissão do primórdio foliar. A área foliar alcançou valores em torno de 0,014 m² quando totalmente expandida. Espécies decíduas com folhas longas possuem queda de folha determinada pela baixa temperatura, enquanto espécies de folhas curtas possuem queda de folhas tolerantes a baixa temperatura (Tateno et al. 2005). A temperatura máxima parece pouco afetar a queda das folhas, uma vez que a queda das folhas continuou mesmo quando o aumento da temperatura máxima não ocorreu.

O conhecimento acerca da produtividade do pinhão manso em diferentes zonas climáticas é muito vago. Os modelos utilizados para estimar produtividade não são ideais para o pinhão manso que possui o caule suculento típico de uma planta com metabolismo C₃-CAM (Trabucco, 2010). Além disso, a maioria dos plantios de pinhão

manso estão localizados em regiões com temperatura mínima inferior a encontrada em condições naturais (Maes, 2009).

A queda acentuada das folhas do pinhão manso ocorreu quando a temperatura mínima alcançou valores inferiores a 10 °C e amplitude térmica superior a 20 °C. Saliente-se que, o pinhão manso é frequentemente encontrado em condições naturais, em regiões com temperatura máxima oscilando entre 18-35 °C, e raramente em ambiente com temperatura inferior a 10 °C (Maes, 2009). Os resultados aqui apresentados corroboram as conclusões de Ackerly et al. (2000), que propuseram que existiria, no pinhão manso, uma alta sensibilidade ao frio e geadas. Registre-se, não obstante que, segundo o autor, o pinhão manso possui elevada plasticidade foliar em resposta à temperatura máxima, característica típica de plantas suculentas. As pequenas variações nas temperaturas máximas aqui registradas não foram suficientes para expressar essa plasticidade. Segundo Zheng et al. (2009), o pinhão manso é uma planta sensível ao frio. Esses últimos autores submetem diferentes acessos de pinhão manso a baixas temperaturas (4-6 °C) no período noturno, durante cinco noites seguidas, e avaliaram a fotossíntese no período diurno. A fotossíntese decresceu em todos os acessos, no entanto, houve diferença entre acessos; os acessos oriundos de baixas altitudes foram mais sensíveis e os de elevadas altitudes apresentaram maior tolerância a baixas temperaturas noturnas. Isso possivelmente porque estes últimos foram desenvolvidos em ambientes com baixa temperatura. Baseado nas estimativas de rendimento, as zonas adequadas para alta produtividade do pinhão manso estão localizadas nas zonas tropicais e temperadas quentes, sem risco de geadas (Trabucco, 2010).

O papel da senescência foliar é remobilizar os nutrientes da folha. O primeiro passo é a degradação dos componentes celulares e a mobilização dos nutrientes. O alvo inicial da senescência é o cloroplasto. Nesta organela está grande parte do nitrogênio da folha (Himmelblau, 2001). A deficiência de nitrogênio acelera o processo de senescência foliar, o conteúdo de açúcares e aminoácidos associados a estresse oxidativo parece representar o sinal inicial da senescência. Plantas deficientes em nitrogênio apresentaram redução da atividade da catalase e peroxidase do ascorbato antes das plantas sob concentrações adequadas de nitrogênio, sugerindo que a senescência foliar é acelerada em plantas sob baixas concentrações deste mineral (Pourtau et al., 2004). A senescência e a remobilização de nitrogênio foliar estão relacionadas com o status de nitrogênio na planta (Crafts-Brandner et al. 1996, 1998; Ono et al. 1999; Masclaux et al.

2000). É provável que o baixo conteúdo de aminoácidos associados a outros compostos do metabolismo do nitrogênio represente o sinal para o início da senescência foliar (Aguera, 2010).

O nitrogênio é o nutriente mais exigido pelo pinhão manso e sua percentagem adequada na folha é aproximadamente 3% da massa seca (Laviola & Dias, 2008; Lima et al., 2009). Os resultados do presente estudo demonstram que inicialmente as plantas não sofreram qualquer deficiência de nitrogênio, porém à medida que a senescência foliar foi sendo acelerada a concentração de nitrogênio foliar foi sendo gradativamente reduzida.

O uso do nitrogênio pelas plantas requer vários passos que vão desde absorção, assimilação, translocação e finalmente remobilização. A eficiente remobilização de nitrogênio pelas plantas depende da variabilidade genética existente entre os acessos, sugerindo que diferentes mecanismos podem estar atuando neste processo. Estes processos influenciam diretamente a biomassa da cultura, a produção, o rendimento de grãos, o acúmulo de proteínas e, conseqüentemente, a qualidade dos grãos. Tais processos estão diretamente relacionados à atividade das enzimas de assimilação de nitrogênio.

A redutase do nitrato (RN) é a primeira enzima na via de redução de nitrato pelas plantas, seguida da redutase do nitrito e por fim a glutamina sintetase (GS), a qual incorpora amônia à glutamina. A assimilação de nitrogênio reduzido é vital para o processo de crescimento da planta, e requer um custo energético alto para a planta. O nitrato, por ser a principal fonte de nitrogênio nos solos, tem sido sugerido que a atividade da redutase do nitrato está relacionada com a produtividade das plantas, pois existe forte evidência da relação entre redução do nitrato e conteúdo de nitrogênio na planta (Reis et al., 2007).

As atividades da redutase do nitrato e sintetase da glutamina, juntamente com a concentração de nitrogênio e proteínas solúveis nas folhas são variáveis positivamente correlacionadas com o rendimento de grãos (Reis et al. 2009). De maneira geral, na senescência foliar ocorre redução da atividade da enzima redutase do nitrato além da degradação de proteínas. Neste trabalho, a atividade da enzima redutase do nitrato decresceu à medida que a senescência foliar foi avançando. No entanto, é digno de nota o fato de a enzima redutase do nitrato ter apresentado um pico de atividade no estágio final de senescência.

A presença de frutos em estágio final de enchimento parece ter aumentado a demanda por nutrientes e levado a uma maior atividade desta enzima. O período entre enchimento de fruto e amadurecimento é caracterizado pela redução na atividade da redutase do nitrato, no entanto, durante a senescência o nitrato é redistribuído para o fruto, sendo a atividade da redutase do nitrato maior no período de enchimento dos frutos (Reis et al. 2009; Welch et al. 1999).

O pinhão manso apesar de resistir a leves geadas, é sensível a baixa temperatura. O principal efeito da baixa temperatura é a redução do conteúdo de clorofila e insaturação de ácidos graxos de membrana (Luo et al., 2006, Wan et al., 2006). No presente estudo, a redução na concentração de clorofilas ocorreu de forma pouco acentuada, porém foi notória uma tendência de pico na terceira avaliação e uma queda mais acentuada no estágio final da senescência foliar.

O mais óbvio evento que caracteriza a senescência foliar é o amarelecimento das folhas e a degradação de clorofilas (Krupinska, 2008). Quase toda proteína degradada no processo de senescência foliar encontra-se no cloroplasto. O processo de senescência é bem organizado em nível de planta e célula; enquanto o cloroplasto e as células do mesofilo senescem, as mitocôndrias continuam a funcionar. Mais de 75% do nitrogênio presente nas células do mesofilo estão nos cloroplastos (Warren, 2004). As proteínas foliares, em particular as proteínas fotossintéticas, são amplamente degradadas durante a senescência (Martinez et al. 2008). A senescência resulta na morte da folha e é considerada um tipo de morte programada da célula (Lim et al. 2007, Van Doorn and Woltering 2004).

A razão Cl/N, semelhantemente ao conteúdo de clorofila e atividade da redutase do nitrato, apresentou maior valor na terceira avaliação. Este fato sugere que neste estágio de senescência foliar um maior conteúdo de nitrogênio foi reduzido via redutase do nitrato e alocado para produção de pigmentos fotossintéticos, em especial clorofilas *a* e *b*. A clorofila dos dois fotossistemas contém cerca de 20% do nitrogênio total, na qual as plantas reciclam eficientemente o nitrogênio durante a senescência foliar (Hortensteiner, 2009). Durante a senescência, a reciclagem do nitrogênio do aparato fotossintético requer integridade da mitocôndria, núcleo e membranas celulares (Cabello et al. 2006).

A assimilação de nitrogênio inorgânico requer energia e esqueletos de carbono para sintetizar compostos nitrogenados, os quais são metabolizados ou utilizados para síntese de proteínas que são armazenadas (Gregersen et al. 2008). Estas proteínas são

catabolizadas durante a senescência e resultam em compostos nitrogenados que são exportados para áreas de crescimento ativo como os frutos. A constância na razão $Cl\ a/b$ sugere que tanto a clorofila *a* quanto a clorofila *b* possui mecanismos semelhantes de degradação e ambas seguem o mesmo padrão.

O conteúdo de carotenóides teve pequena variação com o desenvolvimento da senescência foliar: ligeira queda no conteúdo foi verificada no estágio final da senescência. Sugere-se que a folha de pinhão manso em condição de senescência foliar mantém conteúdo de carotenóides íntegro, seja para absorção de energia luminosa, uma vez que a clorofila está sendo degradada, seja para fotoproteção do aparato fotossintético. A razão Cl/Car apresentou pequeno decréscimo no final da senescência em função da degradação de clorofila. Quando a utilização da energia luminosa é inferior a capacidade de absorção, o mecanismo de dissipação do excesso de energia é responsável pela manutenção do equilíbrio. No entanto, quando a capacidade de dissipação e utilização da energia luminosa é inferior a absorção, ocorre frequentemente fotoinibição e danos oxidativos. Os danos oxidativos são causados principalmente por espécies reativas de oxigênio que danificam as membranas e proteínas da fotossíntese.

A fotoinibição que resulta em dano ou inativação da proteína D_1 do FSII reduz a taxa de transporte de elétrons, o ganho de carbono e conseqüentemente a produtividade. Folhas senescendo possuem baixa capacidade de reparo do centro de reação do FSII, tornando-o sensível à luz, resultando em fotodano em condição moderada de irradiância. O fotodano é resultado de um desequilíbrio entre absorção de luz que continua alta e a capacidade de redução do carbono que se torna baixa (Bukhov, 1997).

Os carotenóides possuem importante papel no processo de fotoproteção. Registre-se que o β -caroteno é um potente extintor de clorofila tripleto nos complexos-antena (Trebest et al., 2002) e, portanto, o incremento de sua concentração indica uma maior capacidade de fotoproteção.

O desenvolvimento da senescência foliar foi acompanhado de uma significativa redução na fotossíntese. A limitação estomática não explica o decréscimo da fotossíntese, porque g_s e C_i não foram reduzidos. O decréscimo da fotossíntese está possivelmente associado com o conteúdo de proteínas solúveis. A queda no conteúdo de clorofilas e atividade fotossintética é um fenômeno comum durante a senescência foliar. Neste processo, ocorre degradação de clorofila e outros componentes dos cloroplastos que compõe o aparato fotossintético, resultando em baixa capacidade de converter energia luminosa em outros compostos. As enzimas do estroma, principalmente a

rubisco, representam a maior fração de nitrogênio do cloroplasto, e são degradadas no estágio inicial da senescência foliar, ocorrendo queda na capacidade de assimilação do carbono. Enzimas envolvidas com a assimilação do nitrogênio e carbono são perdidas e os aminoácidos derivados de seu catabolismo possivelmente são exportados via floema com ou sem modificação (Hortensteiner, 2002). Muitos estudos têm comprovado que a redução da atividade fotossintética durante a senescência é devido ao declínio das reações do ciclo de Calvin, sobretudo devido a degradação da rubisco (Lu, 2002). A fotossíntese é um dos processos mais sensíveis a baixa temperatura (Ensminger et al. 2006). Quando as plantas são expostas a estresse por frio, as enzimas fotossintéticas são inativadas ou degradadas. A degradação de enzimas fotossintéticas como a rubisco causa redução das proteínas solúveis. A redução da fotossíntese possivelmente leva ao acúmulo de energia luminosa e conseqüentemente a fotoinibição. Segundo Zheng et al. (2009) a fotossíntese de pinhão manso é muito sensível às baixas temperaturas noturnas, apresentando considerável decréscimo na assimilação de carbono no dia seguinte a noite fria.

Embora a senescência foliar seja caracterizada pela redução na atividade fotossintética e atividade da redutase do nitrato, degradação de clorofilas e remobilização de nutrientes, observou-se que durante esse processo ocorreu em uma das avaliações, um significativo aumento na fotossíntese, atividade da redutase do nitrato e um discreto acréscimo no conteúdo de clorofila total. Provavelmente, as reservas de carboidratos eram insuficientes para completar o desenvolvimento de frutos em estágio final de enchimento. Foi necessário aumento da atividade fotossintética que ocorreu devido maior produção de clorofila, em função de maior disponibilidade de nitrogênio resultante do aumento da atividade da redutase do nitrato. Isso tornou o aparato fotossintético mais robusto e capaz de converter energia luminosa em carboidratos. Além disso, o nitrogênio pode ter sido alocado no sentido de aumentar a concentração de rubisco que havia sido reduzida nos estágios iniciais da senescência foliar.

Mitocôndrias, cloroplastos e peroxissomos são as principais organelas envolvidas com a senescência foliar. Porém, o cloroplasto parece ser a principal organela envolvida com o processo (Zapata et al. 2005, Martinez et al. 2008). Na senescência ocorrem danos a membrana dos tilacóides, lipídeos, proteínas e clorofilas são degradadas com o desaparecimento da membrana. A degradação das proteínas do cloroplasto ocorre no início da senescência, enquanto a mitocôndria permanece intacta até estágios avançados.

A energia produzida na respiração é necessária para síntese de novas proteínas e atividade de enzimas envolvidas com a remobilização de nutrientes. A incorporação de nitrogênio em compostos orgânicos requer a sua redução com gasto de energia. Primeiramente o nitrato é reduzido a nitrito no citossol por ação da redutase do nitrato e posteriormente o nitrito é reduzido a amônio no plastídeo, por ação da redutase do nitrito. O processo de assimilação de nitrogênio é diretamente ou indiretamente regulado pela capacidade de redução do nitrato na planta, que é regulada por diversos processos metabólicos. O custo energético para redução do nitrato a amônio é relativamente elevado. Portanto, o aumento da atividade da redutase do nitrato pode ter sido às custas de uma maior respiração celular. O reflexo disso é que a respiração continua intensa ou aumenta durante a senescência foliar (Collier e Thibodeau, 1995). Independentemente do fator desencadeador da senescência foliar (fotoperíodo, temperatura, deficiência de nutrientes, déficit hídrico), o acúmulo de açúcares parece ser uma resposta comum à diversas culturas. Este aumento não está associado com maior atividade fotossintética, uma vez que tanto a assimilação de CO₂ como o conteúdo de pigmentos fotossintéticos decrescem com o início da senescência foliar (Aguera, 2010).

O fato intrigante é o porquê do acúmulo de hexoses se a fotossíntese está decrescendo. Uma hipótese é o desdobramento do amido, além disso, o entupimento do floema por calose parece causar acúmulo de açúcar. O acúmulo de glicose e frutose no estágio inicial da senescência tem sido bastante citado em *Arabidopsis thaliana*, tabaco e outras plantas, mas mudanças no conteúdo de sacarose com o desenvolvimento foliar não está bem esclarecido e depende da espécie (Wingler et al., 1998; Diaz et al., 2005; Wingler et al., 2006). Há evidências de que a redução da atividade fotossintética no início da senescência está associada com o acúmulo de hexoses e outros fatores (Pourtau et al., 2004; Masclaux-Daubresse et al., 2007; Wingler & Roitsch 2008; Wingler et al., 2009). Segundo Ono et al. (1996) dias longos sob elevada intensidade luminosa geram acúmulo de hexoses e redução da clorofila, quando comparados com dias curtos e baixa intensidade luminosa, levando a crer que a luz é o fator desencadeador da senescência e acúmulo de hexoses. A baixa temperatura e/ou nutrição nitrogenada também pode causar acúmulo de açúcar e consequente aceleração da senescência. O acúmulo de açúcares não foi determinado no presente trabalho. Se tiver ocorrido, não esteve associado com aumento da atividade fotossintética, uma vez que esta decresceu de forma acentuada nas avaliações que antecederam o fim da senescência foliar.

O atual interesse em plasticidade resulta da urgência em prever as respostas das espécies às mudanças climáticas global. A seleção natural das plantas pode levá-las ao desenvolvimento de adaptações ao ambiente local. A quantificação da plasticidade fenotípica é essencial não apenas para investigar as respostas das plantas ao ambiente, mas também o efeito das mudanças global na distribuição das espécies (Valladares, 2006). As constantes citações na literatura assegurando que o pinhão manso é sensível a baixas temperaturas e geadas pode nos levar ao equívoco de incluir o pinhão manso em um grupo de plantas com baixa plasticidade fenotípica à mudança de temperatura.

A sensibilidade às baixas temperaturas é na maioria das vezes concluída a partir da redução na atividade fotossintética e/ou produção. Plasticidade é definido como a habilidade de um organismo ajustar sua performance, alterando sua morfologia e/ou fisiologia em resposta a variação nas condições de ambiente (Gratani et al. 2006). A plasticidade fenotípica pode contribuir para a sobrevivência de espécies em ambientes heterogêneos. O conceito de plasticidade fenotípica está muito além da produtividade do órgão de interesse, trata-se de uma visão ecológica relacionada com a capacidade do genótipo apresentar diferentes fenótipos em resposta à mudança do ambiente (Valladares, 2006). É possível determinada espécie ajustar-se ao novo ambiente produzindo sementes suficientes para perpetuação e sobrevivência da espécie e insuficientes para produção comercial. O pinhão manso evidenciou elevada plasticidade fenotípica de algumas variáveis (A , NF, CI total, TCR e IDR e NR) em resposta à redução da temperatura mínima. Sugere-se que o pinhão manso, planta oriunda de ambientes quentes (América Central), possui relativamente alta plasticidade fenotípica em resposta a variação da temperatura mínima. Em condição de frio, a planta reduz o crescimento vegetativo, remobiliza os nutrientes contidos nas folhas e desencadeia o processo de senescência foliar. A emissão de folhas e o crescimento são restaurados logo após estabelecimento das condições adequadas.

Conclusões

Os resultados sugerem que a redução da temperatura mínima e o aumento da amplitude térmica são determinantes para o desencadeamento do processo de senescência foliar em plantas de pinhão manso.

As plantas de pinhão manso apresentam elevada plasticidade fenotípica em resposta às baixas temperaturas.

O déficit hídrico não foi a causa da senescência foliar em plantas de pinhão manso nas condições de Viçosa-MG.

A deficiência de nitrogênio não foi a causa da senescência foliar em plantas de pinhão manso

As populações de *Jatropha curcas* L. analisadas possuem baixa variabilidade

Referências

Abdrabbo, A.; Abou Kheira.; Nahed M.M (2009) Response of *Jatropha curcas* L. to water deficits: yield, water use efficiency and oilseed characteristics. ***Biomass and Bioenergy*** 33: 1343 – 1350.

Achten, W.M.J.; Verchot, L.; Franken, Y.J.; Mathijs, E.; Singh, V.P.; Aerts, R.; Muys, B (2008) *Jatropha* bio-diesel production and use. ***Biomass and Bioenergy*** 32: 1063–1084.

Ackerly, D.D.; Dudley, S.A.; Sultan, S.E. (2000) The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. ***BioScience*** 50: 979-995.

Aguera, E.; Cabello, P.; Haba, P. (2010) Induction of leaf senescence by low nitrogen nutrition in sunflower (*Helianthus annuus*) plants. ***Physiologia Plantarum*** 138: 256–267.

ANP (2010) Agência Nacional do Petróleo, Gás Natural e Biocombustíveis. Disponível em: <<http://www.anp.gov.br/id=472>> Acesso em: 10 de agosto de 2010.

Arruda, F.P.; Beltrão, N.E.M.; Andrade, A.P.; Pereira, W.E.; Severino, L.S. (2004) Cultivo do pinhão manso (*Jatropha curcas* L.) como alternativa para o semi-árido nordestino. ***Revista Brasileira de Oleaginosas e Fibrosas*** 8: 789-799.

Basha, S.D.; Francis, G.; Makkar, H.P.S.; Becker, K.; Sujatha, M (2007) A comparative study of biochemical traits and molecular markers for assessment of genetic relationships between *Jatropha curcas* L. germplasm from different countries. ***Plant Science*** 176: 812–823.

Beltrão, N.E.M. (2006) Considerações gerais sobre o pinhão manso (*Jatropha curcas* L.) e a necessidade urgente de pesquisas, desenvolvimento e inovações tecnológicas para esta planta nas condições Brasileiras. Campina Grande: ***EMBRAPA*** 4 p. (Rever a forma de citar essa referência!)

Brasil (2006) Ministério da agricultura, pecuária e abastecimento (MAPA). ***Plano nacional de agroenergia 2006-2011***. Brasília: MAPA, 118p.

Brasil (1985) Ministério da indústria e do comércio. Secretária de tecnologia industrial. **Produção de combustíveis líquidos a partir de óleos vegetais**. Brasília: STI/CIT, 364p. (documentos, 16).

Bukhov, N.G. (1997) Leaf senescence: an evaluation of limiting steps in photosynthesis by means of chlorophyll fluorescence-quenching coefficients and P700 redox changes in leaves. *Journal Plant Physiology* 44: 303-310.

Cabello, P.; Aguera, E.; Haba, P. (2006) Metabolic changes during natural ageing in sunflower (*Helianthus annuus*) leaves: expression and activity of glutamine synthetase isoforms are regulated differently during senescence. *Physiology Plant* 128: 175-185.

Callahan, H.S.; Dhanoolal, N.; Ungerer, M.C. (2005) Plasticity genes and plasticity costs: a new approach using an Arabidopsis recombinant inbred population. *New Phytologist* 166: 129-140.

Cataldo, D.A.; Schrader, L.E.; Youngs, V.L. (1974) Analysis by digestion and colorimetric assay of total nitrogen in plant tissues high in nitrate. *Crop Science* 14: 854-856.

Cataldo, D.A.; Haroon, M.; Schrader, L.E.; Youngs, V.L. (1975) Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. *Comm Soil Sci Anal* 6: 71-80.

CETEC (1983) Centro tecnológico de Minas Gerais. **Produção de biocombustíveis líquidos a partir de óleos vegetais**. Belo Horizonte: CETEC (Relatório final, v.2)

Chandlee, J.M. (2001) Current molecular understanding of the genetically programmed process of leaf senescence. *Physiol Plant* 113: 1-8.

Collier, D.E.; Thibodeau, B.A. (1995) Changes in respiration and chemical content during autumnal senescence of *Populus tremuloides* and *Quercus rubra* leaves. *Tree Physiology* 15: 759-764.

Crafts-Brandner, S.J.; Holzer, R.; Feller, U. (1998) Influence of nitrogen deficiency on senescence and the amounts of RNA and proteins in wheat leaves. *Physiologia Plantarum* 102: 192-200.

- Crafts-Brandner, S.J.; Klein, R.R.; Klein, P.; Holzer, R.; Feller, U. (1996) Coordination of protein and mRNA abundances of stromal enzymes and mRNA abundances of the Clp protease subunits during senescence of *Phaseolus vulgaris* (L.) leaves. *Planta* 200: 312-318.
- Cruz, C.D.; Regazzi, A.J.; Carneiro, P.C.S. (2004) **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3ed., vol. 1, Viçosa: Ed. UFV, 480p.
- Dias, L.A.S.; Misso, R.F.; Ribeiro, R.M.; Freitas, R.G.; Dias, P.F.S. (2009) Agrocombustíveis: perspectivas futuras. *Bahia: Análise & Dados* 18: 539-547.
- Dias, L.A.S.; Leme, L.P.; Laviola, B.G.; Pallini, A.; Pereira, O.L.; Carvalho, M.; Manfio, C.E.; Santos, A.S.; Sousa, L.C.A.; Oliveira, T.S.; Dias, D.C.F.S. (2007) **Cultivo de pinhão-manso (*Jatropha curcas* L.) para produção de óleo combustível**. Viçosa: LAS Dias, 40p.
- Dias, L.A.S.; Muller, M.; Freire, E. (2008) Potencial do uso de oleaginosas arbóreas em sistemas silvipastoris. In: Fernandes, E.M.; Paciullo, D.S.C.; Castro, C.R.T., Muller, M.D.; Arcuri, P.B.; Carneiro, J.C. (Org.) **Sistemas agrossilvipastoris na América do Sul: desafios e potencialidades**. Juiz de Fora: Embrapa Gado de Leite, p. 283-314.
- Diaz, C.; Purdy, S.; Christ, A.; Morot-Gaudry, J.F.; Wingler, A.; Masclaux-Daubresse, C. (2005) Characterization of markers to determine the extent and variability of leaf senescence in Arabidopsis. A metabolic profiling approach. *Plant Physiology* 138: 898–908.
- Dixon, K.R. (1976) Analysis of seasonal leaf fall in north temperate deciduous forest. *Oikos* 27:300–306.
- Drummond, O.A. (1984) “**Cultura do pinhão manso**”. Belo Horizonte: EPAMIG. 99 p.
- Égua, M.T.J. (2006) Pinhão Manso e Biodiesel. In: **Seminário Potencial do Pinhão Manso para Programa Nacional do Biodiesel**. Disponível em: www.fepad.org.br. Acesso em: maio de 2006.
- Ensminger, I.; Busch, F.; Huner, N.P.A. (2006) Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis. *Plant Physiology* 126: 28-44.

- Fairless, D. (2007) Biofuel: the little shrub that could maybe. *Nature* 449:652–655.
- Furlan, J.; Kaltner, F.J.; Azevedo, G.F.P.; Campos, I.A. (2006) *Cultivo do pinhão manso*. In: Biodiesel, 1ª Ed, Belém, p. 134-150.
- Gratani, L.; Covone, F.; Larcher, W. (2006) Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees* 20: 549–558.
- Gregersen, P.L.; Holm, P.B.; Krupinska, K. (2008) Leaf senescence and nutrient remobilisation in barley and wheat. *Plant Biology* 1: 37–49.
- Guarente, L.; Ruvkun, G.; Amasino, R. (1998) Aging, life span, and senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 11034–11036.
- Haslam, R.; Borland, A.; Maxwell, K.; Griffiths, H. (2003) Physiological responses of the CAM epiphyte *illandsia usneoides* L. (Bromeliaceae) to variations in light and water supply. *Journal Plant Physiology* 160: 627–634.
- Holanda, A. (2004) *Biodiesel e inclusão social*. Brasília: Câmara dos Deputados, 189p. (Cadernos de Altos Estudos).
- Heller, J. (1996) *Physic nut (Jatropha curcas L.)*. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops 1. Roma: IBPGR, 66p. (IBPGR, 161).
- Henning, R.K. (2008) The *Jatropha* system in Zambia- Evaluation of the existing *Jatropha* activities and proposals for an implementation strategy in Southern province of Zambia. Disponível em: [http:// eee.jatropha.de/Zimbabwe](http://eee.jatropha.de/Zimbabwe)>. Acesso em: 22 janeiro 2008.
- Herrera, A. (2009) Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for? *Annals of Botany* 103: 645-653.
- Himmelblau, E.; Amasino, R.M. (2001) Nutrients mobilized from leaves of *Arabidopsis thaliana* during leaf senescence. *Journal of Plant Physiology* 158: 1317–1323.
- Hortensteiner, S. (2009) Stay-green regulates chlorophyll and chlorophyll-binding protein degradation during senescence. *Trends in Plant Science* 14: No.3.

Hortensteiner, S.; Feller, U. (2002) Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *Journal of Experimental Botany* 53: 927–937.

Jongschaap, R.E.E.; Corré, W.J.; Bindraban, P.S.; Brandenburg, W.A. (2007) *Claims and facts on Jatropha curcas L.: global Jatropha curcas evaluation, breeding and propagation programme*. Wageningen: Plant Research International B. V., 66p. (Report 158).

Kaushik, N.; Kumar, K.; Kumar, S.; Kaushikb, N.; Royb, S. (2007) Genetic variability and divergence studies in seed traits and oil content of *Jatropha (Jatropha curcas L.)* accessions. *Biomass and Bioenergy* 31: 497-502.

Kramer, K.; Leinonen, I.; Loustau, D. (2000) The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology* 44: 67–75

Krupinska, K.; Humbeck, K. (2008) Senescence processes and their regulation. *Plant Biology* 10: 1-3.

Laviola, B.G.; Dias, L.A.S. (2008) Teor e acúmulo de nutrientes em folhas e frutos de pinhão-manso. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 32:1969-1975.

Liang, Y.; Chen, H.; Tang, M. J.; Yang, P.F.; Shen, S.H. (2007) Responses of *Jatropha curcas* seedlings to cold stress: photosynthesis-related proteins and chlorophyll fluorescence characteristics. *Plant Physiology* 131: 508-517.

Lim, P.O.; Kim, H.J.; Nam, H.G. (2007) Leaf senescence. *Annual Review Plant Biology* 58: 115-136.

Lima, R.L.S.; Severino, L.S.; Sampaio, L.R.; Freire, M.A.O.; Beltrão, N.E.M.; Arriel, N.H.C. (2009) crescimento e teor foliar de nutrientes em mudas de pinhão manso (*Jatropha Curcas L.*) em substratos contendo cinco materiais orgânicos e fertilizante mineral. *Revista Brasileira de Oleaginosas e Fibrosas* 13: 29-36.

- Lu, Q.; Lu, C.; Zhang, J.; Kuang, T. (2002) Photosynthesis and chlorophylla fluorescence during flag leaf senescence of field-grown wheat plants. *Journal of Plant Physiol* 159: 1173-1178.
- Luo, T.; Deng, W.Y.; Chen, F. (2006) Study on cold-resistance ability of *Jatropha curcas* growing in different ecological environments. *Acta Sci Nat Univ NeiMongol*, 37: 446-449.
- Luttge, U. (2008) Stem Cam in arborescent succulents. *Trees - Structure and Function* 22: 139-148.
- Maes, W.H.; Achten, W.M.J.; Reubens, B.; Raes, D.; Samson, R.B. (2009) MuysPlant–water relationships and growth strategies of *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. *Journal of Arid Environments* 73: 877-884.
- Maes, W.H.; Trabucco, A.; Achten, W.M.J.; Muys, B. (2009) Climatic growing conditions of *Jatropha curcas* L. *Biomass and bioenergy* 33: 1481-1485.
- Majerowicz, N (2004) Fotossíntese. In: Kerbauy, G.B. (Ed.) *Fisiologia Vegetal*. Rio de Janeiro: p. 114-178.
- Martinez, D.E.; Costa, M.L.; Guiamet, J.J. (2008) Senescence-associated degradation of chloroplast proteins inside and outside the organelle. *Plant Biology* 1: 15–22.
- Masclaux, C.; Valadier, M.H.; Brugiere, N.; Morot-Gaudry, J.F.; Hirel, B. (2000) Characterization of the sink-source transition in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) shoots in relation to nitrogen management and leaf senescence. *Planta* 211: 510–518.
- Masclaux-Daubresse, C.; Purdy, S.; Lemaitre, T.; Pourtau, N.; Taconnat, L.; Renou, J.P.; Wingler, A. (2007) Genetic variation suggests interaction between cold acclimation and metabolic regulation of leaf senescence. *Plant Physiology* 143: 434–446.
- Ono, K.; Ishimaru, K.; Aoki, N.; Ohsugi, R. (1999) Transgenic rice with low sucrose-phosphate synthase activities retain more soluble protein and chlorophyll during flag leaf senescence. *Plant Physiology and Biochemistry* 37: 949–953.
- Ono, K.; Terashima, I.; Watanabe, A. (1996) Interaction between nitrogen deficit of a plant and nitrogen content in the old leaves. *Plant and Cell Physiology* 37: 1083–1089.

- Peixoto, A.R. (1973) *Plantas oleaginosas arbóreas*. São Paulo: Nobel, 284p.
- PNPB (2010) *Programa nacional de produção e uso do biodiesel*. Disponível em <http://www.biodiesel.gov.br/>. Acesso em 30/03/2010.
- Pourtau, N.; Mares, M.; Purdy, S.; Quenti, N.; Ruel, A.; Wingler, A. (2004) Interactions of abscisic acid and sugar signalling in the regulation of leaf senescence. *Planta* 219: 765–772.
- Rao, G.R.; Korwar, G.R.; Shanker, A.K.; Ramakrishna, Y.S. (2008) Genetic associations, variability and diversity in seed characters, growth, reproductive phenology and yield in *Jatropha curcas* L. accessions. *Trees* 22: 697-709.
- Reis, A.R.; Favarin, J. L.; Gallo, L.A.; Malavolta, E.; Moraes, M.F (2009) Nitrate reductase and glutamine synthetase activity in coffee leaves during fruit development. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 33: 315-324.
- Reis, A.R.; Furlani Júnior, E.; Haga, K.I. (2007) Atividade da redutase do nitrato em folhas de cafeeiro em função da adubação nitrogenada. *Acta Sci Agron* 29: 269-276.
- Saturnino, H.M. (2005) Cultura do pinhão manso (*Jatropha curcas* L.). *Informe Agropecuário* 26: 44-78.
- Severino, L.S. (2006) *Viagem à Índia para prospecção de tecnologias sobre mamona e pinhão manso*. Campina Grande: Embrapa do algodão, 56p. (Documento, 153)
- Sun, Q.B.; Li, L.F.; Li, Y.; Wu, G.J.; Ge, X.J. (2008) SSR and AFLP markers reveal low genetic diversity in the biofuel plant *Jatropha curcas* in China. *Crop Science* 48: 1865-1871.
- Tateno, R.; Aikawa, T.; Takeda, H. (2005) Leaf-fall phenology along a topography-mediated environmental gradient in a cool-temperate deciduous broad-leaved forest in Japan. *J For Res* 10: 269-274.
- Tominaga, N.; Kakida, J.; Yasuda, E. K.; Sousa, L.A.S.; Resende, P.L.; Silva, N.D. (2007) Cultivo do pinhão-manso para produção de biodiesel. Viçosa: Centro de Produções Técnicas, 220p.

- Trabucco, A.; Achten, W.M.J.; Bowe, C.; Aerts, R.; Orshoven, J.V.; Norgrove, L.; Muys, B. (2010) Global mapping of *Jatropha curcas* yield based on response of fitness to present and future climate. ***Global Change Biology Bioenergy*** 2: 139-151.
- Trebest, A.; Depka, B.; Holländer-Czytko, H. (2002) A specific role for tocopherol and of chemical singlet oxygen quenchers in the maintenance of photosystem II structure and function in *Chlamydomonas reinhardtii*. ***FEBS Letters*** 516: 156-160.
- Valladares, F.; Sanchez-Gomez, D.; Zavala, M.A. (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. ***Journal of Ecology*** 94: 1103-1116.
- Van Doorn, W.G.; Woltering, E.J. (2004) Senescence and programmed cell death: substance or semantics? ***Journal Experimental Botany*** 55: 2147–2153.
- Zapata, J.M.; Guera, A.; Esteban-Carrasco, A.; Martin, M.; Sabater, B. (2005) Chloroplasts regulate leaf senescence: delayed senescence in transgenic ndhF-defective tobacco. ***Cell Death Differ*** 12: 1277–1284.
- Zheng, Y.L.; Feng, Y.L.; Lei, Y.B.; Yang, C.Y. (2009) Different photosynthetic responses to night chilling among twelve populations of *Jatropha curcas*. ***Photosynthetica*** 47: 559-566.
- Wan, Q.; Huang, Y.; Xiao, X.X.; Li, Y.S.; Ding, B. (2006) The preliminary report on seed character and seedling growth of *Jatropha curcas* geographical provenances. ***J Fujian For Sci Technol*** 33: 13–16.
- Warren, C.R.; Adams, M.A. (2004) Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. ***Trends in Plant Science*** 9: No.6.
- Welch, R.M. (1999) Importance of seed mineral nutrient reserves in crop growth and development. In: Rengel, Z. (ed.) ***Mineral nutrition of crops: fundamental mechanisms and implications***. New York: Food Products, p.205-226.
- Wellburn, A.R. (1994) The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. ***J Plant Physiol*** 144: 307-313.

Wingler, A.; Purdy, S.; MacLean, J.A.; Pourtau, N. (2006) The role of sugars in integrating environmental signals during the regulation of leaf senescence. *Journal Experimental Botany* 57: 391–399.

Wingler, A.; Maxclaux-Daubresse, C.; Fischer, A.M. (2009) Sugars, senescence, and ageing in plants and heterotrophic organisms. *Journal Experimental Botany* 60: 1063–1066.

Wingler, A.; Roitsch, T. (2008) Metabolic regulation of leaf senescence: interactions of sugar signalling with biotic and abiotic stress response. *Plant Biology* 10: 50–62.

Wingler, A.; von Schaewen, A.; Leegood, R.C.; Lea, P.J.; Quick, W.P. (1998) Regulation of leaf senescence by cytokinin, sugars, and light. Effect on NADH-dependent hydroxypyruvate reductase. *Plant Physiology* 116: 329–335.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)