

**UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA E CIÊNCIAS AMBIENTAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA**

FABÍOLA VANESSA DE FRANÇA SILVA OLINTO

**PROCESSOS FISIOLÓGICOS LIMITANTES À PRECOCIDADE DE
Ricinus communis L.**

Orientador: **Manoel Bandeira de Albuquerque, Dsc.**

Co-orientador: **Liv Soares Severino, Dsc.**

Areia, PB

2017

FABÍOLA VANESSA DE FRANÇA SILVA OLINTO

PROCESSOS FISIOLÓGICOS LIMITANTES À PRECOCIDADE DE
***Ricinus communis* L.**

Trabalho de tese apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia, da Universidade Federal da Paraíba – UFPB, como parte das exigências para a obtenção do grau de Doutor em Agronomia, área de concentração: Agricultura Tropical.

Orientador: **Manoel Bandeira de Albuquerque, Dsc.**

Co-orientador: **Liv Soares Severino, Dsc.**

Areia, PB

2017

Ficha Catalográfica Elaborada na Seção de Processos Técnicos da
Biblioteca Setorial do CCA, UFPB, Campus II, Areia – PB.

S586p Silva-Olinto, Fabíola Vanessa de França.
Processos fisiológicos limitantes à precocidade de *Ricinus communis* L. / Fabíola
Vanessa de França Silva Olinto. - Areia: UFPB/CCA, 2017.
ix, 57 f. : il.

Tese (Doutorado em Agronomia) - Centro de Ciências Agrárias. Universidade
Federal da Paraíba, Areia, 2017.

Bibliografia.
Orientador: Manoel Bandeira de Albuquerque.

1. Folha de mamoneira – Taxa de fotossíntese 2. *Ricinus communis* L. –
Oleaginosa 3. Mamona – Acúmulo de carboidratos I. Albuquerque, Manoel Bandeira de
(Orientador) II.Título.

UFPB/CCA

CDU: 633.85(043.2)

FABÍOLA VANESSA DE FRANÇA SILVA OLINTO

**PROCESSOS FISIOLÓGICOS LIMITANTES À PRECOCIDADE DE
Ricinus communis L.**

Aprovada em _____ de _____ de _____

Banca Examinadora

Profº Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque
Orientador – CCA / UFPB

Liv Soares Severino, DSc.
Co-orientador – EMBRAPA Algodão

Profº Dr. Hugo Henrique Costa do Nascimento,
DSc.
Examinador – UFAL

Profº Dr. Fabio Mielezrski
Examinador – UFPB

Profº Dr. Bruno de Oliveira Dias
Examinador – UFPB

Areia, PB

2017

*Àqueles que jamais mediram esforços para
me dar do melhor: material, moral,
acadêmica e espiritualmente, MEU PAI (in
memorian) e MINHA MÃE. Esse título não
poderia ser apenas meu, é também vosso...*

Dedico

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, Maria Goretti, cuja sintonia com o Eterno proporcionou esta caminhada.

Ao Prof^o Ademar Pereira, cujo profissionalismo, ética, sensatez e humanidade me permitiram iniciar a jornada do doutorado.

Ao meu marido, Sidney Olinto, cujo apoio foi imprescindível ao longo desse caminho.

Às colegas Patrícia Gondin e Magnólia Martins Alves, que iniciaram essa jornada comigo.

Ao Prof^o Napoleão Beltrão pela orientação tão repentinamente interrompida com seu falecimento precoce.

Ao Prof^o Manoel Bandeira pela acolhida na orientação, amizade e visão holística da fisiologia vegetal.

Ao Dr. Liv Soares Severino pela co-orientação, pela oportunidade de execução da pesquisa na Embrapa Algodão e demais colaborações à formação do meu conhecimento sobre fisiologia vegetal.

À Bruna, Josa e S. Carlos, funcionários do Laboratório de Fisiologia Vegetal da Embrapa Algodão, pela ajuda diária com o experimento.

À minha Tia Marisa, pelo apoio essencial nas últimas semanas que antecederam a conclusão deste curso.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro na concessão bolsa de pesquisa.

À Eliane Araújo, secretária do programa sempre disponível.

À Prof^a Luciana Cordeiro, coordenadora do programa, cujo profissionalismo, ética e sensatez me proporcionaram concluir essa jornada.

Aos colegas Nicholas Lucena e Leandro Firmino, companheiros de grupo de estudo.

À Universidade Federal da Paraíba, ao corpo docente do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, e demais colegas que fiz ao cursar as disciplinas, pelas inúmeras contribuições para o alcance deste título acadêmico.

SILVA-OLINTO, Fabíola Vanessa de França, Dsc. Universidade Federal da Paraíba. Abril/2017. **Processos fisiológicos limitantes à precocidade de *Ricinus communis* L.: tempo de vida da folha, taxa de fotossíntese e acúmulo de fotoassimilados.** Orientador: Profº Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque, Co-orientador: Dr. Liv Soares Severino.

RESUMO

A mamoneira é uma oleaginosa tropical cuja produtividade é impactada por fatores edafoclimáticos. O estudo da fisiologia foliar, órgão que desempenha importantes papéis metabólicos na cultura, além da fotossíntese, pode fornecer subsídios para melhores práticas de manejo. O objetivo deste trabalho foi examinar o tempo de vida da folha de mamoneira, sua relação com a taxa fotossintética e o impacto no acúmulo de carboidratos. O experimento foi conduzido em Casa de Vegetação, na Embrapa Algodão, com semeadura de 12 vasos da cultivar BRS Energia em delineamento inteiramente casualizado. À medida que cada folha foi emitida e alcançou 5cm de expansão na nervura principal, a mesma foi identificada e nela realizada leituras diárias de área foliar (até área constante), altura de inserção no caule (no primeiro dia da expansão) e, diariamente, índice SPAD, trocas gasosas e idade da folha, até a senescência. O surgimento do primeiro racemo foi identificado. Para coleta destrutiva, foi montado um segundo experimento com as mesmas descrições para o primeiro, coletando-se toda a planta e separando-a em raiz, caule e folhas a cada cinco dias, de 10 a 120 dias após a emergência. Cada vaso foi utilizado para dois ciclos de cultivo, semeando-se o segundo logo após a coleta do primeiro. O material foi seco em estufa a 80 °C por 72 horas, pesado e moído, a fim de obterem-se os dados de açúcares solúveis, teor de amido e carboidratos totais, pelo método do ácido perclórico. A folha de mamoneira apresentou 53 dias de vida, em média, com longevidade bastante variável, de 5-88, dias em todo o ciclo da cultura. Para a taxa fotossintética, foram identificadas as seguintes variáveis,, por ordem de importância: a temperatura, cujo melhor desempenho foi aos 28°C, sendo possível incrementá-la até os 30°C; idade da folha, dos 6-14 dias; hora do dia, até às 15h; índice SPAD, acima de 44. Foram identificados picos de açúcares solúveis, amido e carboidratos totais no caule, particularmente entre o período de floração e completa emissão do primeiro cacho, e final do ciclo de 120 dias.

Palavras-chave: tempo de vida da folha; taxa de fotossíntese; acúmulo de fotoassimilados

SILVA-OLINTO, Fabíola Vanessa de França, Dsc. Universidade Federal da Paraíba. Abril, 2017. **Physiological processes limiting the precocity of *Ricinus communis* L.: leaf life time, photosynthesis rate and accumulation of photoassimilates.** Advisor: Prof^o Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque, Co-advisor: Dr. Liv Soares Severino.

ABSTRACT

The castor bean is a tropical oleaginosa whose productivity is impacted by edaphoclimatic factors. The study of foliar physiology, an organ that make important metabolic roles in the crop, besides photosynthesis, can provide subsidies for better management practices. The objective of this research was to examine the time of life of the castor leaf, its relation with the photosynthetic rate and the impact of this on the accumulation of carbohydrates in the seed. The experiment was conducted in a Vegetation House at Embrapa Algodão, with cultivated of 12 vase of cultivate BRS Energia in a completely randomized design. As each leaf was emitted and reached 5 cm of expansion in the main vein, it was identified and it was collected out daily readings of leaf area (up to constant area), insertion height in the stem (on the first day of the expansion) and daily, SPAD index, gas exchange and leaf age until senescence. The emission of the first racemus was identified. For destructive collection, a second experiment was set up with the same descriptions for the first, collecting the entire plant and separating it in root, stem and leaves every five days, from 10 to 120 days after emergence. Each vase was used for two crop cycles, the second being cultivated after the first one. The material was oven dried at 80°C for 72 hours, weighed and ground, to obtain the data of soluble sugars, starch content and total carbohydrates by the perchloric acid method. The castor leaf presented 53 days of life, on average, with very variable longevity, from 5-88 days, in the entire crop cycle. For the photosynthetic rate, the following variables were identified, in order of importance: the temperature, whose best performance was at 28°C, being possible to increase it to 30°C; Leaf age, from 6-14 days, corresponding to the period of leaf expansion; time of day until 3:00 p.m.; SPAD index, above 44. Peaks of soluble sugars, starch and total carbohydrates were identified in the stem, particularly between the flowering period and complete emission of the first bunch, and the end of the 120 days cycle.

Keywords: Leaf live time; Photosynthesis rate; Accumulation of photosassimilates

SUMÁRIO

Lista de Ilustrações	viii
1.0. INTRODUÇÃO	10
2.0. REFERENCIAL TEÓRICO	12
2.1. Caracterização da Cultura: Mamona	12
2.1.1. BRS Energia	13
2.2. Fisiologia da folha	14
2.3. Fotossíntese	17
2.4. Carboidratos e a Relação Fonte e Dreno	18
2.5. Fisiologia Vegetal e Produtividade de Culturas	20
3.0. MATERIAL E MÉTODOS	23
3.1. Caracterização do experimento	23
3.2. Trocas gasosas e demais co-variáveis	24
3.3. Experimento com coleta destrutiva: análise de carboidratos	25
3.4. Análise estatística	25
4.0. RESULTADOS E DISCUSSÃO	26
4.1. Caracterização do tempo de vida da folha de mamoneira	26
4.1.1. Média de vida da folha de mamoneira, cv. BRS Energia	26
4.1.2. Período de expansão da folha de mamoneira, cv. BRS Energia	29
4.1.3. Período entre a expansão e a senescência da folha de mamoneira, cv. BRS Energia	30
4.2. Fatores que interferiram na fotossíntese	31
4.2.1. Temperatura	31
4.2.2. Idade da Folha	33
4.2.3. Hora	36
4.2.4. Clorofila	37
4.3. Dinâmica de assimilação e translocação de fotoassimilados em mamoneira (<i>Ricinus communis</i> L.), cv. BRS Energia	38
4.3.1. Teor de açúcares solúveis	41
4.3.2. Teor de amido	43
4.3.3. Carboidratos totais	44
5.0. CONCLUSÕES	46
6.0. CONSIDERAÇÕES FINAIS	47
7.0. REFERÊNCIAS	48

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Longevidade da folha de mamoneira (<i>Ricinus communis</i> L.), cv. BRS Energia. Campina Grande –PB, 2014. _____	26
Figura 2. Distribuição das folhas de mamoneira (<i>Ricinus communis</i> L.) cv. BRS Energia, ao longo do caule em relação à idade da folha. Campina Grande – PB, 2014. _____	27
Figura 3. Distribuição das diferentes idades das folhas ao longo do desenvolvimento da planta de mamoneira (<i>Ricinus communis</i> L.), cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. _____	28
Figura 4. Relação da idade da folha (dias) com a área foliar (cm ²) da folha de mamoneira (<i>Ricinus communis</i> L.), cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. _____	28
Figura 5. Período de tempo que as folhas de mamoneira (<i>Ricinus communis</i> L.), cv. BRS Energia, permanecem em expansão. Campina Grande – PB, 2014. _____	29
Figura 6. Período da expansão à senescência (vida útil) de folhas de mamoneira (<i>Ricinus communis</i> L.), cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. _____	30
Figura 7. Árvore de Regressão para taxa de fotossíntese em folhas de mamoneira (<i>Ricinus communis</i> L.), BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. _____	32
Figura 8. Inserção das folhas no caule de mamoneira (<i>Ricinus communis</i> L.), cv. BRS Energia, por idade, que fotossintetizaram abaixo de 28°C. Campina Grande – PB, 2014. _____	34
Figura 9. Atividade fotossintética de folhas de mamoneira (<i>Ricinus communis</i> L.), cv BRS Energia, entre 28 e 30°C e sua posição no caule da planta. Campina Grande – PB, 2014. _____	35

Figura 10. Atividade fotossintética de folhas de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia, com temperaturas entre 28 e 30°C em relação à idade da planta. Campina Grande – PB, 2014. _____ 36

Figura 11. Distribuição da atividade fotossintética de folhas com temperatura acima de 30°C ao longo do ciclo de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. _____ 37

Figura 12. Relação da taxa fotossintética total e idade da planta de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. _____ 39

Figura 13. Dinâmica da fotossíntese com o avanço da idade foliar de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. _____ 40

Figura 14. Conteúdo de açúcares solúveis (g) em folha, caule e raiz de *Ricinus communis* L., cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. A seta assinala o surgimento do primeiro cacho entre 60 e 90 dias, nas dez plantas. _____ 41

Figura 15. Conteúdo de amido (mg) em folha, caule e raiz de *Ricinus communis* L., cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. A seta assinala o surgimento do primeiro cacho, que foi aproximadamente aos 60 DAE. _____ 43

Figura 16. Conteúdo de carboidratos totais (mg) em folha, caule e raiz de *Ricinus communis* L., cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. A seta assinala o surgimento do primeiro cacho, que foi aproximadamente aos 60 DAE. _____ 45

1.0. INTRODUÇÃO

Cada vez mais as pesquisas no âmbito das grandes culturas visam o aumento da precocidade do ciclo, buscando uma combinação adequada entre redução dos custos e maximização da produtividade (ANJANI, 2010; SEVERINO & AULD, 2013).

No âmbito do melhoramento genético muito já foi alcançado. No último século, conseguiu-se dobrar a produtividade de culturas importantes como trigo, arroz e milho, sem que para isto tenha havido aumento na taxa fotossintética por unidade de área foliar (EVANS 1993).

O desempenho agrônomo das culturas, além de influência genética, sofre interferência das variações ambientais, podendo até mesmo refletir em diferenças de rendimento entre safras e locais de cultivo de uma mesma cultivar. Dessa maneira, a interação genótipo, ambiente e manejo da cultura precisam ser considerados (FLOSS, 2004; AIRES, *et al.*, 2011) quando se pensa em aumento da precocidade.

Assim, muitas das características ganhas com os programas de melhoramento genético tem sido potencializadas com adequadas práticas de manejo, tais como: melhor uso da água com irrigação adequada e específica para a cultura; uso de fertilizantes inorgânicos, suprindo adequadamente a demanda por nutrientes, com conseqüente aumento na área foliar, maior interceptação da radiação solar e ganhos na taxa fotossintética por área de solo (Richards, 2000).

O tempo de vida da folha também é outro aspecto que tem ganho destaque nas pesquisas recentes de aumento da precocidade. Mais especificamente, o tempo de vida útil da folha parece ter impacto na fisiologia da planta como um todo e, conseqüentemente, no enchimento da semente (SEVERINO & AULD, 2013). Em condições restritivas de recursos, os vegetais já utilizam a estratégia de aumentar a vida útil da folha a fim de compensar a baixa taxa fotossintética inicial (MILLARD & PROE, 1991; REICH *et al.*, 1992; KITAJIMA *et al.*, 1997). Agora, pesquisas tem sido direcionadas no sentido de averiguar de que forma o melhor manejo pode proporcionar essa resposta fisiológica, impactando a produtividade de sementes (LIM *et al.*, 2007;

SEVERINO & AULD, 2013), uma vez que a longevidade da folha e a capacidade fotossintética determinam o total de assimilação de carbono e seu fluxo por toda a copa da planta (CHABOT & HICKS, 1982; KITAJIMA *et al.*, 1997; DUNGAN *et al.*, 2003).

Referente ao período de vida de uma folha de mamoneira, quanto ela é capaz de fotossintetizar, quanto ela exporta de fotoassimilados para a semente; se há pico na taxa de fotossíntese durante a vida foliar, e em qual fase do desenvolvimento, tanto da folha quanto da planta, ele ocorre; onde estão localizadas as folhas com maior taxa fotossintética, são parâmetros com escassos dados quantitativos em *Ricinus communis*, e mesmo dentro de muitas espécies.

Também é necessário expandir informações sobre quais os impactos fisiológicos do aumento o tempo de vida útil da folha, qual o custo benefício fisiológico do aumento da longevidade foliar e de que forma isso reflete em aumento no acúmulo de carboidratos na semente, objetivo de culturas comerciais.

Dessa maneira, o objetivo deste trabalho foi examinar o tempo de vida da folha de mamoneira (*Ricinus communis* L.), sua relação com a taxa fotossintética e o impacto no acúmulo de carboidratos.

2.0. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Caracterização da Cultura: Mamona

A mamoneira (*Ricinus communis* L.) é uma planta arbustiva da família *Euphorbiaceae*, cujo centro de origem é a Etiópia, leste da África, sendo que existem centros secundários de diversidade. Espécie de clima tropical, rústica, heliófila e de elevada plasticidade fenotípica. Cultivada desde as primeiras civilizações, disseminou-se pelas mais diversas regiões do globo terrestre. (WEISS, 2000; BELTRÃO *et al.*, 2006; PACHECO, 2008). É perene em clima tropical, subtropical e temperado (TAGHI GHARIBZAHEDI *et al.*, 2011) e, apesar dessa fácil adaptação à diferentes condições de clima e solo, as condições ambientais influenciam o desempenho agrônomo da cultura (DRUMOND *et al.*, 2006; AIRES, 2011). Condições edafoclimáticas como disponibilidade hídrica, temperatura, fotoperíodo e umidade relativa do ar interferem diretamente na produtividade desta cultura (MOSHKIN, 1986; KUMAR, 1997).

Mesmo sendo uma cultura tolerante à seca, a mamoneira necessita de chuvas regulares no início do crescimento, e de período seco para a maturação dos frutos (BELTRÃO e SILVA, 1999; WEISS, 2000; DRUMOND *et al.*, 2006; PACHECO, 2008). A época de plantio adequada é aquela onde o período chuvoso é maximamente aproveitado (entre junho e julho na Índia e no Brasil) (DAMODARAM & HEGDE, 2007).

O estresse por umidade é o maior fator limitante da produtividade, (ANJANI, 2010), a qual geralmente ocorre entre 60 e 65 dias após a emergência (DAE), mesmo período em que começa a floração e estágio de formação das cápsulas.

A faixa ideal de temperatura para o desenvolvimento da cultura situa-se no intervalo de 20 a 30°C, com temperatura ótima 28°C. Temperaturas maiores que 35°C reduzem o teor de óleo e proteína nas sementes. Temperaturas abaixo de 15°C reduzem o teor de óleo e alteram suas características; abaixo de 16°C reduzem significativamente seu metabolismo, podendo paralisar seu crescimento. Entre 10° e 22 °C, inviabilizam o pólen, inibindo a produção de

sementes. Acima de 40°C, pode haver senescência das flores (MOSHKIN, 1986; WEISS, 2000; BELTRÃO *et al.*, 2007; PACHECO, 2008).

O principal produto da cultura é o óleo de rícino, ímpar na natureza devido à presença do ácido graxo ricinoléico, que possui uma hidroxila ligada diretamente à cadeia de carbono ($C_{17}H_{32}OH.COOH$), o que lhe permite solubilidade em álcool (WEISS, 2000; AZEVEDO e LIMA, 2001; DA SILVA *et al.*, 2006; SEVERINO *et al.*, 2012) e propriedades tecnológicas únicas (ALAM *et al.*, 2010), permitindo seu uso como plataforma química para a fabricação de couro sintético, fios para confecção de tecido, fio de nylon 11, produção de vidro à prova de bala, próteses ósseas, lentes de contato, plásticos de elevada resistência, lubrificante na aeronáutica, fabricação de tintas e isolantes, base na indústria de cosméticos, drogas e farmacêuticos, produção de poliuretano, além do biodiesel (COSTA NETO *et al.*, 2000; AZEVEDO e LIMA, 2001; SANTOS e KOURI, 2006; BELTRÃO *et al.*, 2007; MELO *et al.*, 2008; MUTLU & MEIER 2010; OPREA, 2010).

Os principais produtores mundiais são Índia (1,6 mil ton.ano⁻¹), China (60 mil ton.ano⁻¹), Brasil (ANJANI, 2010) e Moçambique (SEVERINO & AULD, 2013), sendo tradicionalmente uma cultura de pequenas e médias propriedades (DRUMOND *et al.*, 2006; SEVERINO & AULD, 2013).

No Brasil, os principais Estados produtores são Bahia (95 mil toneladas), Ceará (1,1 mil toneladas) e Minas Gerais (0,5 mil toneladas), apresentando 125 mil hectares de área plantada e uma produção de 97,2 mil toneladas com produtividade média 777 kg.ha⁻¹, na safra 2015/2016. Esses dados representam uma forte recuperação na produtividade da cultura em relação aos anos 2013 e 2014, que foram de seca e baixa demanda pelo óleo de rícino, levando o país a produzir apenas 20 mil ton.ano⁻¹. Mesmo assim, o Brasil se manteve como terceiro produtor mundial naqueles anos (CONAB, 2016).

2.1.1. BRS Energia

A mamoneira é uma cultura arbustiva anual, essencialmente perene e com hábito de frutificação indeterminado. Com sistema radicular superficial, requer solo leve e aerado. Exigente em nutrientes, tem potencial para alcançar

6000 kg.ha⁻¹, porém a média da produtividade no nordeste brasileiro, região que se destaca no cultivo da mamona no país, gira em torno de 600-900 kg.ha⁻¹. Essa relativa baixa produtividade é atribuída a problemas de manejo: irrigação, consócio, época de plantio, variedade, espaçamento, etc. (FERREIRA, 2014).

Baseada na duração do dia do plantio à maturação do primeiro racemo, as cultivares são classificadas em precoce (120-140 dias), média (140-160 dias) e tardias (>160 dias) (ATSMAN, 1989; WEISS, 2000). As principais cultivares brasileiras, lançadas pela Embrapa, são a BRS-Paraguaçu e BRS-Nordestina, de ciclo médio de 250 dias, consideradas semi perenes; BRS-Gabriela, de ciclo médio de 150 dias; e a BRS-Energia, a mais precoce, com 120 dias de ciclo.

A BRS-Energia, lançada em 2007 pela Embrapa, apresenta porte baixo (1,40m de altura), ciclo médio de 120 dias, o qual pode variar de 90 a 150 dias, dependendo da temperatura. É diferenciada por possuir um alto teor de óleo e permitir a colheita mecânica ou manual de uma única vez, porém o descascamento só é possível mecanicamente (MILANI, 2010; BELTRÃO, 2010). O lançamento do primeiro cacho ocorre 30 dias após a germinação, mas esse período pode ser alterado com a temperatura (MILANI, 2010).

2.2. Fisiologia da folha

No órgão vegetal denominado folha, ocorrem muitos outros processos fisiológicos além da fotossíntese, tais como o metabolismo do nitrogênio, síntese de hormônios, transpiração, além de ser um órgão sensível às condições ambientais (SEVERINO & AULD, 2013).

Os cotilédones, apesar de não serem consideradas folhas verdadeiras, desempenham um papel importante no estabelecimento da planta durante os estágios iniciais de desenvolvimento da mesma, principalmente devido ao seu papel fotossintético (KITAJIMA, 2003; HANLEY & MAY, 2006; ZHANG *et al.*, 2008). São eles que provêem a maior parte dos assimilados necessários para o crescimento inicial da planta até que a primeira folha assuma esse papel; e essa fonte de carbono é a fotossíntese, não as reservas da semente (ZHANG

et al., 2008; SEVERINO & AULD, 2013). Em mamoneira verificou-se rápida expansão cotiledonar nos quatro primeiros dias após a emergência da plântula, tornando o cotilédone o órgão com mais alta proporção de superfície fotossintética durante esse período. Assim, na espécie, ele é quem provê a maior parte dos assimilados necessários para o estabelecimento inicial da planta até que a primeira folha verdadeira torne-se uma exportadora significativa de fotossintatos (ZHENG *et al.*, 2011).

Um outro aspecto importante dos diversos papéis desempenhados pela folha vegetal, pouco estudado, é o impacto de sua vida útil na fisiologia da planta como um todo, especialmente no enchimento da semente, finalidade de muitas culturas comerciais. A vida útil da folha é considerada como o período entre a total expansão da folha até a senescência. Em mamoneira, a vida útil das folhas varia largamente em uma mesma planta e sofre influencia ambiental frequentemente (SEVERINO & AULD, 2013).

Na verdade, o aumento da vida útil da folha é uma estratégia evolucionária para espécies crescidas sob condições restritivas de recursos. Comparadas com as crescidas em ambiente mais favorável, a taxa fotossintética inicial daquelas é compensada pelo o aumento da vida útil (MILLARD & PROE, 1991; REICH *et al.*, 1992; KITAJIMA *et al.*, 1997). Assim, uma vez que a planta regula sua vida útil baseada na resposta evolucionária, há uma linha de pesquisadores que afirmam que esse processo poderia sofrer melhor manejo no sistema de cultivo, a fim de aumentar a produtividade de sementes (LIM *et al.*, 2007; SEVERINO & AULD, 2013).

O tempo de vida útil da folha também está relacionado com o nitrogênio, seja disponível no solo ou na composição do vegetal. Folhas com menor tempo de vida útil foram relacionadas ao baixo conteúdo de nitrogênio no solo (PORNON *et al.*, 2011), enquanto que solos ricos em nitrogênio promoveram um excessivo crescimento foliar, com conseqüente aumento da senescência devido ao baixo custo de absorção do nutriente e sombreamento foliar (SUAREZ, 2010). Baixo teor de nitrogênio no solo também provoca redução na área foliar (ROGGATZ *et al.*, 1999). Um pool de emissão de novas folhas fornece uma rápida capacidade de crescimento, porém o aumento da vida útil da folha provê armazenamento de reservas para o enchimento das sementes (SEVERINO & AULD, 2013). Em mamoneira, resposta a doses de 20 kg.ha⁻¹ a

80 kg.ha⁻¹ de N, P₂O₅ e K₂O são mais comuns na literatura (Azevedo *et al.*, 2001). A adubação nitrogenada deve ser fornecida no plantio, como adubação de cobertura, e no florescimento (FERREIRA, 2014).

Além disso, o nitrogênio é um componente importante da clorofila, molécula imprescindível para o processo fotossintético, responsável pela captação de luz. Portanto, nos estudos com taxa fotossintética, a determinação dos teores de clorofila da folha é importante (SALLA, *et al.*, 2007), tanto em folhas jovens, por influenciar na taxa fotossintética, quanto em folhas maduras, devido à mobilidade do nitrogênio durante a senescência.

Sob o aspecto da senescência, em muitas espécies anuais, a desfolha é incrementada durante a floração e desenvolvimento da semente, o que permite a translocação dos recém-assimilados (carbono e nutrientes) para o enchimento do fruto (GAN & AMASINO, 1997; PORNON *et al.*, 2011). A senescência é caracterizada pela quebra de clorofila e macromoléculas, como proteínas, lipídios de membrana e RNA, as quais serão recicladas, no processo translocação, no enchimento das sementes (GAN & AMASINO, 1997; LIM *et al.*, 2007). Entretanto, sabe-se que a mamoneira prioriza o uso das reservas de folhas velhas para a formação de folhas novas em detrimento do enchimento de sementes, como em caso de drástica desfolha, por exemplo (KITTOCK & WILLIAMS, 1967; GRIMMER & KOMOR, 1999; LAKSHMAMMA *et al.*, 2009; SEVERINO *et al.*, 2010).

Assim, há um debate quanto às vantagens reais do melhoramento genético, em mamoneira, em aumentar a produtividade de sementes por meio da extensão da vida útil da folha, uma vez que a espécie reduz a senescência quanto mais longa a vida útil foliar, impactando, assim, a assimilação de carbono e nutrientes, especialmente aqueles que não podem ser translocados, e visto que a folha diminui sua capacidade fotossintética com a idade (MEDIAVILLA & ESCUDERO, 2003; STÖCKLE & KEMANIAN, 2009; PORNON *et al.*, 2011; SEVERINO & AULD, 2013).

2.3. Fotossíntese

Diversos estudos mostraram que o crescimento da planta responde diretamente à fotossíntese foliar (HOGAN, 1988; MAKINO *et al.*, 1997; ZHENG *et al.*, 2011).

Sendo a mamoneira uma planta tropical de metabolismo C_3 , é considerada ineficiente do ponto de vista energético (BELTRÃO *et al.*, 2007), porém com boa assimilação de carbono (BELTRÃO *et al.*, 2003a). A taxa assimilatória líquida é baixa (de 6,5 a 6,9 g m^{-2} dia⁻¹), a taxa de respiração é elevada e a taxa fotossintética varia de 18 a 27 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ em atmosfera de 300 μ mol.m⁻² s⁻¹ de CO₂ (AZEVEDO & LIMA, 2001). Porém, em condições de alta umidade do ar associada ao alto teor de clorofila, de proteínas solúveis e RUBISCO na folha, a capacidade fotossintética se eleva, comparando-se à do milho (DAI *et al.*, 1992). A capacidade fotossintética é incrementada mais ainda se, a estas condições, forem acrescentadas a alta temperatura, alta energia radiante e alta concentração de CO₂ (DAI *et al.*, 1992; SILVA, 2011). Em atmosfera com elevado CO₂, foi verificado aumento na taxa de assimilação, mas não na taxa de acúmulo de carbono nas folhas (GRIMMER & KOMOR, 1999).

A capacidade fotossintética na cultura também sofre mudanças à medida que a folha avança em idade (STÖCKLE & KEMANIAN, 2009; SEVERINO & AULD, 2013; AIRES *et al.*, 2011; PORNON *et al.*, 2011). Nos primeiros dias após a emissão da folha, a fotossíntese começa lenta, aumentando linearmente durante todo o período de expansão foliar (ZHENG *et al.*, 2011). Após este pico, a fotossíntese apresenta um comportamento linear até aproximar-se da senescência, onde ocorre o declínio (LARCHER, 2006; KOIKE, 1988; ZOTZ & WINTER, 1994; ACKERLY & BAZZAZ, 1995; KITAJIMA *et al.*, 1997).

A longevidade da folha e a capacidade fotossintética determinam o total de assimilação de carbono e seu fluxo por toda a copa da planta (CHABOT & HICKS, 1982; KITAJIMA *et al.*, 1997; DUNGAN *et al.*, 2003). Assim, conhecer a longevidade da folha, os efeitos da idade da folha na capacidade fotossintética, permite estimar o máximo de CO₂ assimilado durante o período de vida da folha, bem como o ganho de carbono, a longo prazo, em toda a planta (NILSEN

et al., 1987; KITAJIMA *et al.*, 1997, 2002). Conhecer a distribuição das diferentes idades foliares na planta também permite conhecer a performance fotossintética entre espécies ou em toda uma planta (KITAJIMA *et al.*, 1997; Dungan *et al.*, 2003).

Dessa forma, o efeito da idade da folha na capacidade fotossintética é também crítica na teoria do custo benefício para longevidade ótima da folha (KIKUZAWA, 1991).

2.4. Carboidratos e a Relação Fonte e Dreno

Uma outra importante função da folha é o armazenamento de reservas, como carbono assimilado e nutrientes, a fim de remobilizá-los na fase de enchimento da semente. Dessa maneira, entende-se que os frutos vegetais não são enchidos apenas com carbono recém-assimilado ou nutrientes recém-absorvidos, mas também pelas reservas armazenadas nas folhas, além daquelas presentes nos caules e raízes. Em mamoneira, apesar desse aspecto oferecer impactos diretos na produtividade, há escassa informação referente à função de armazenamento da folha (SEVERINO & AULD, 2013).

Sabe-se que há um padrão de translocação de carbono no sentido fonte-dreno, definido pela proximidade, pela fase do desenvolvimento, pelas conexões vasculares e até mesmo por injúrias na planta, quando podas ou ferimentos podem provocar mudança na rota de translocação, criando interconexões (anastomoses) que formarão uma via alternativa para o transporte do carbono fixado (TAIZ & ZEIGER, 2009). Na mamoneira, há uma capacidade de ajuste do dreno: a espécie apresenta crescimento indeterminado e, sob condições normais de crescimento, pode aumentar a força do dreno; isso pode ocorrer também em condições de elevado nível de CO₂, onde a taxa de exportação dos fotoassimilados é menor do que a taxa de assimilação de carbono. Folhas jovens são drenos, e passam a ser fonte no período de vida útil, que corresponde ao fim do período de expansão foliar até o início da senescência (SEVERINO & AULD, 2013).

A taxa fotossintética também atua como um dos reguladores da alocação assim, a concentração de açúcares transportados influencia na

partição. Folhas jovens trazem para si os açúcares mais rapidamente, e podem competir pelos fotossintatos com as raízes, onde a posição do dreno em relação à fonte é um fator importante (TAIZ & ZEIGER, 2009). Há também uma relação positiva entre a demanda de açúcar no dreno e a taxa fotossintética: quando a primeira é alta, a segunda aumenta muitas vezes por vários dias e vice-versa. Assim, um baixo status de carboidratos melhora a fotossíntese, a mobilização de reservas e a exportação, enquanto que açúcar em abundância promove o crescimento e a estocagem (TAIZ & ZEIGER, 2009).

O aumento da demanda por carboidratos no dreno aumenta a taxa fotossintética, relação que foi observada em trigo (APEL *et al.*, 1973, AUSTIN & EDRICH, 1975), soja (HEITHOLT & EGLI, 1985), milho (BARNETT & PEARCE, 1983, CRAFTS-BRANDNER & PONELEIT, 1987 a, b; CONNELL *et al.*, 1987), algodão (NAGARAJAH, 1975), *Capsicum* (HALL & MILTHORPE, 1978). Em *Amaranthus* a relação apenas foi atribuída aos níveis de sacarose e não de amido (BLECHSHMIDT-SHEIDER *et al.*, 1989), apesar de sabermos que os mecanismos envolvidos na regulação fotossintética são diversos e incluem mudanças na condutância estomática, intensidade da luz, concentração de CO₂, temperatura e mesmo as diferenças entre cultivares (EVANS, 1993).

Responsável por 90-95% da matéria seca em plantas, o conteúdo de carboidratos pode ser indefinidamente transformado e reusado pelos vegetais (LUO & HUANG, 2011). Folhas jovens retêm grande parte do carbono recém assimilado para seu crescimento e armazenamento na forma de grãos de amido, reserva que é exportada para outros órgãos quando as folhas se tornam maduras. Nesta fase, o metabolismo da folha altera de síntese para exportação de sacarose, a partir da degradação do amido estocado (Su, 2000).

Su (2000) identificou que em arroz (*Oriza sativa* L.) há um aumento no acúmulo de amido no caule pouco antes da polinização, o qual tem caráter temporário e é direcionado para as futuras sementes na forma de sacarose. Na fase de enchimento do grão, as sementes em formação são os drenos mais fortes (BORISJUK *et al.*, 2003), pois há prioridade para a formação das estruturas reprodutivas em detrimento à demanda por crescimento. Nesta fase, quando a produção de sacarose pelas folhas excede a capacidade assimilatória das sementes, também ocorre o aumento do teor de amido no caule, devido ao redirecionamento de carboidrato. O acúmulo e degradação de

amido no caule em arroz parece exercer um importante papel regulador no enchimento dos grãos da cultura. Finalmente, o carboidrato, produto final da fotossíntese, é armazenado no grão na forma de amido sintetizado na semente a partir da sacarose translocada das células foliares, sendo a produtividade da cultura a soma de todo o amido armazenado no grão.

No último século, o melhoramento genético conseguiu dobrar a produtividade em culturas importantes como trigo, arroz e milho, sem que para isto tenha havido aumento na taxa fotossintética por unidade de área foliar (EVANS, 1993). Na verdade, os aumentos de produtividade foram alcançados com melhores práticas de manejo das cultivares melhoradas geneticamente, tais como: melhoria na irrigação, promovendo melhor uso da água; uso de fertilizantes inorgânicos, que suprem adequadamente a demanda por nutrientes e permitem aumentar a área foliar e a fotossíntese por área de solo. O aumento da área foliar também permite maior interceptação da radiação solar (RICHARDS, 2000). Todos esses resultados permitem aumento na duração da fotossíntese, mesmo após a antese e, mais especificamente, durante o enchimento dos grãos, com consequente retardo da senescência (MOLL *et al*, 1994; RAJCAN & TOLLENAAR, 1999 a, b). Assim, os ganhos genéticos obtidos em culturas comerciais podem, e precisam, ser potencializados com melhores práticas de manejo.

Assim, quanto mais se compreender o processo de partição, melhores ferramentas se terá para o melhoramento e gestão de culturas, uma vez que o investimento em estruturas reprodutivas pode entrar outros importantes processos, enquanto o excessivo investimento na fase vegetativa tem impacto negativo no rendimento das sementes (SEVERINO & AULD, 2013)

2.5. Fisiologia Vegetal

Além da contribuição genética, o desempenho agrônômico é também influenciado pelas variações ambientais e mesmo diferenças de rendimento entre safras e locais de cultivo podem ser atribuídos à interação genótipo, ambiente e manejo da cultura (FLOSS, 2004; AIRES, *et al.*, 2011).

Em mamoneira, a produtividade está diretamente relacionada com a disponibilidade hídrica, temperatura, fotoperíodo e umidade relativa do ar (MOSHKIN, 1986; KUMAR *et al.*, 1997). É uma cultura exigente em nutrientes: a aplicação de adubação 70-80-50 kg.ha⁻¹ de N-P₂O₅-K₂O, e 2 t.ha⁻¹ de calcário dolomítico em um solo ácido de São Paulo, promoveu um aumento da produtividade de 70 kg.h⁻¹ para 1.256 kg.ha⁻¹ de sementes de mamona (FERREIRA, 2014). O solo precisa apresentar fertilidade de média a alta, preferindo solos com pH entre 5 e 6,5, mas também produzindo em solos de pH até 8,0 (BRITO NETO *et al.*, 2014). Essas variações nas condições ambientais, aliadas à época de semeadura e às características de cada cultivar, impacta significativamente a produtividade (AIRES, *et al.*, 2011).

A umidade é um fator importante que interfere na fisiologia, e produtividade, da mamoneira. Trata-se de uma oleaginosa muito exigente em calor e sensível ao excesso de umidade no solo (SILVA, 1981; MAZZANI, 1883; WEISS, 2000), exigindo água, ou chuvas regulares, no início da fase vegetativa (TÁVORA, 1982; BAHIA, 1995), cerca de 500mm (BRITO NETO *et al.*, 2014) e períodos secos (UR<80%) na fase de maturação dos frutos (SEARA, 1989; BRITO NETO *et al.*, 2014). O estresse por umidade em torno dos 60-65 dias após o plantio coincide com a floração e estágio da formação das cápsulas (ANJANI, 2010). O excesso de água no ambiente edáfico reduz significativamente o teor de açúcar solúvel e amido nas raízes (BELTRÃO *et al.*, 2003b)

Estudos a nível de mecanismos endógenos tem sido muito bem sucedidos na elucidação da fisiologia do desenvolvimento. Entretanto, o conhecimento sobre o desenvolvimento vegetal no ambiente ainda é complexo devido à escassez de informações da relação entre os estímulos e às múltiplas variações de reação das plantas, o que dificulta uma análise rigorosa das causas, limitando os estudos à análises quantitativas. Porém, é inegável que mesmo nesse nível, muito foi esclarecido sobre os efeitos dos fatores externos no crescimento e desenvolvimento vegetal, particularmente nas espécies de interesse agrícola, refletindo em importantes resultados práticos a nível de melhoramento genético (LARCHER, 2006).

Em mamoneira, por exemplo, os programas de melhoramento focaram inicialmente em desenvolver cultivares de alto rendimento, de duração média

(140-160 dias). Hoje já foram desenvolvidas cultivares precoces, como a BRS Energia. Porém, associar a extra-precocidade (< 100 dias) à alta produtividade é um desafio, uma vez que um curto período de tempo para a floração geralmente está associado ao baixo rendimento, como consequência de pouco acúmulo de carboidratos na semente (ANJANI, 2010).

Assim, aprofundar as pesquisas referente à interação desses três aspectos – genótipo, ambiente e manejo – permitirá elucidar os processos de crescimento, desenvolvimento e produtividade vegetal, avançando em informações além de produção final (LEOPOLD, 1975; AIRES, *et al.*, 2011).

3.0. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Caracterização do experimento

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, na Embrapa Algodão, em Campina Grande – PB, entre 4 de junho de 2014 e 3 de janeiro de 2015.

Sementes de mamona, da cultivar BRS Energia, foram semeadas em 10 vasos de 60 L contendo areia e turfa na proporção 1:1, em delineamento inteiramente casualizado. Baseado na composição da turfa, informada na embalagem do produto, foi realizada a fertilização do substrato, em cada vaso, com 0,3 g de sulfato de amônio, 1,7g de MAP e 1,3g de cloreto de potássio. Foram semeadas três sementes por vaso. Dez dias após a emergência (DAE) foi realizado o desbaste, mantendo-se apenas uma planta por vaso. Os vasos foram irrigados diariamente até a drenagem.

Registrou-se diariamente a data em que cada folha ou cacho surgiu, sendo cada estrutura identificada com uma plaqueta de papel amarrada frouxamente por um fio ao pedúnculo. As folhas foram registradas quando atingiram 5 cm de comprimento na nervura principal, tamanho a partir do qual foi possível a leitura das variáveis estudadas. Foram avaliadas 191 folhas, distribuídas em dez plantas, dando uma média de 19 folhas por planta.

Os dados primários para a área foliar, como comprimento da nervura principal e comprimento médio das nervuras laterais, foram inseridos na equação sugerida por Severino *et al.* (2005) a fim de obter a área foliar. Essas médias foram tomadas diariamente desde o primeiro dia de expansão da folha até o início do período de vida útil, quando a folha parou de expandir e as medidas de área foliar se tornaram constantes.

O índice SPAD foi obtido, também diariamente, desde o primeiro dia da expansão até a folha senescer, utilizando-se um medidor eletrônico de teor de clorofila, clorofilog Falker®, em três regiões da folha: basal, mediana e apical, obtendo-se uma média dos dados recolhidos.

3.2. Trocas Gasosas e demais co-variáveis

Medições da fotossíntese, abertura estomática, concentração interna de carbono, temperatura, transpiração, umidade e luminosidade foram feitas em luz saturada, utilizando Analisador Infravermelho de Gás (IRGA - *Infra Red Gas Analyzer*) (LI-6400; LICOR®, Inc., Lincoln, NE, USA). A luz com fluxo de densidade de prótons (PFD) foi de $1500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ a concentração de referência de CO_2 foi ajustada para $350 \mu\text{mol.m}^{-2} \text{s}^{-1}$, concentração média do ar ambiente local. Os dados foram coletados entre 8h da manhã e 17h da tarde.

A coleta dos dados foi diária, abrangendo o maior número de folhas operacionalmente possível, que consistiu em, aproximadamente, 20 folhas/dia, seguindo-se à leitura da próxima folha sequencialmente numerada no dia seguinte. Tomou-se o cuidado para que as folhas de uma mesma planta fossem avaliadas no mesmo dia. Apenas uma leitura foi feita por vez em cada folha, tomando um ponto aleatório na área da mesma. As medições foram feitas aleatoriamente ao longo do dia, registrando-se a hora do dia, luminosidade e temperatura do ar como co-variáveis com efeito sobre a fotossíntese.

As medições foram feitas desde quando a folha atingiu 5 cm até sua senescência, sendo a idade mais uma co-variável.

Cada dado de taxa fotossintética foi multiplicado pela área da mesma folha para estimar a fotossíntese da folha e a soma da fotossíntese de todas as folhas resultou na taxa de fotossíntese total da planta naquele dia.

$$A_{F(n)} = A_n * S_n \quad \text{onde,}$$

$A_{F(n)}$ = fotossíntese total estimada

A_n = fotossíntese da folha dia 1

S_n = área da folha dia 1

$$A_{P(n)} = (A_1 * S_1) + (A_2 * S_2) + \dots (A_n * S_n) \quad \text{onde,}$$

$A_{P(n)}$ = fotossíntese da planta

A_n = fotossíntese da folha

S_n = área da folha

3.3. Experimento com coleta destrutiva: análise de carboidratos

Paralelamente, um outro experimento foi montado com os mesmos protocolos descritos anteriormente utilizando, porém, 12 vasos para coleta destrutiva das plantas a cada cinco dias, entre 10 e 120 DAE.

Neste experimento, os vasos foram utilizados para dois ciclos de cultivo, semeando-se o segundo logo após a coleta do primeiro, repetindo a adubação no novo ciclo.

As plantas colhidas foram separadas em raiz, caule e folhas (com pedúnculos), seca em estufa a 65 °C por 72 horas, pesada e moída (YEMN, 1954; BEZERRA NETO, 2004).

Mediu-se nessas amostras o teor de açúcares solúveis e amido em todas as amostras secas pelo método do ácido perclórico, descrito por Morris (1948), McReady (1950), Yemn (1954) e Bezerra Neto (2004), com adaptações. Na etapa de maceração com álcool, para extração dos açúcares solúveis, foram adicionadas inicialmente somente algumas gotas de etanol 80%, completando em seguida com os 10 mL descritos na metodologia.

Na etapa de extração do amido, realizamos a suspensão do precipitado com etanol a 80% apenas uma vez e não três vezes como sugerido pela metodologia, pois como o objetivo principal era a obtenção do total de carboidratos, não haveria problema se pequenos resíduos de açúcar solúvel fossem detectados como amido.

O teor de amido e açúcares solúveis em cada amostra foi multiplicado pela massa seca total daquele órgão para obter a quantidade de carboidratos não-estruturais, que corresponde à soma de açúcares solúveis e amido.

3.4. Análise estatística

Os dados relativos à caracterização da vida da folha e teor de carboidratos foram submetidos à análise descritiva, utilizando o software Assistat[®].

As variáveis de trocas gasosas e demais co-variáveis foram submetidas à análise de árvore de regressão (Regression Tree – CART), utilizando SPSS Modeler.

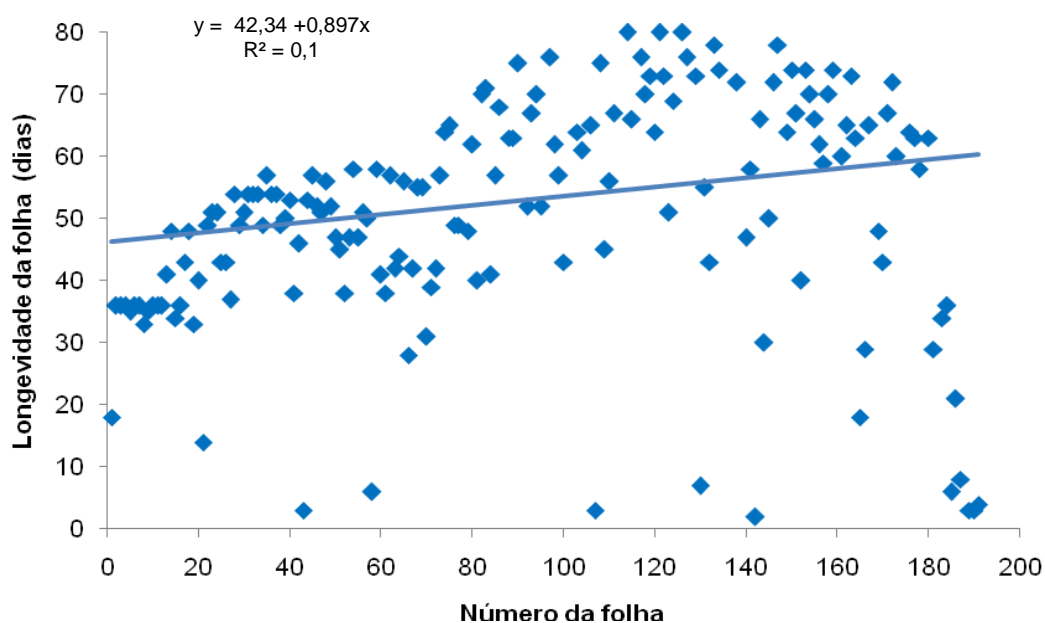
4.0. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Caracterização do tempo de vida da folha de mamoneira

4.1.1. Média de vida da folha de mamoneira, cv. BRS Energia

Em nosso experimento, a folha de mamoneira apresentou uma média de 53 dias de vida (Figura 1). Para espécies tropicais, considera-se folhas de vida curta, as menores de 50 dias, longas entre 174 e 315 dias (EVANS, 1993). As de ciclo médio estão no intervalo de 50-173 dias.

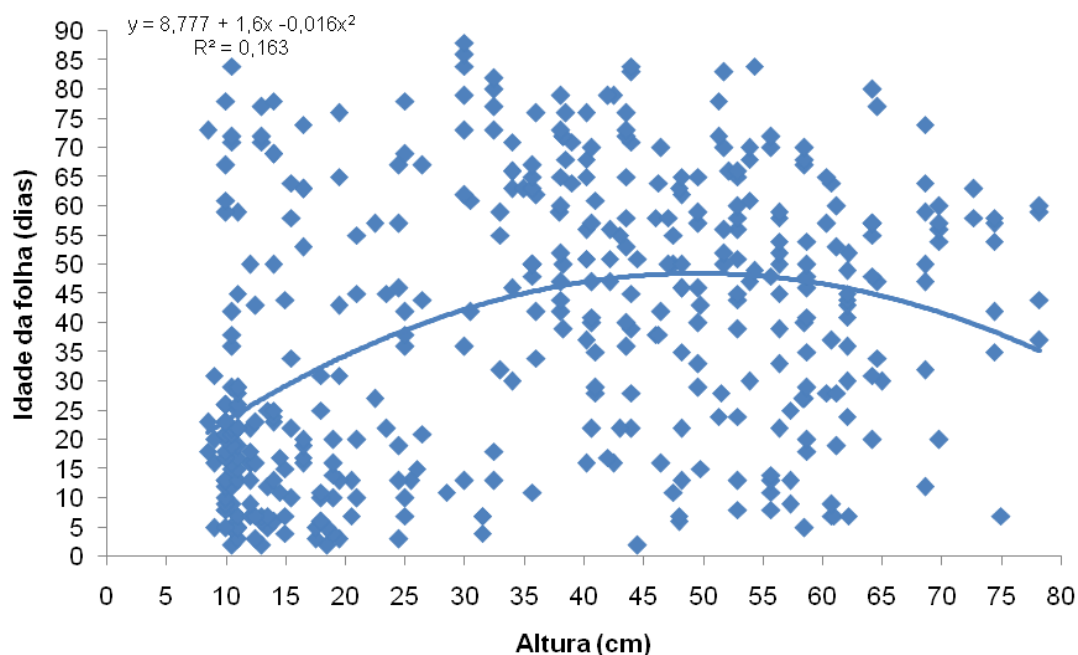
Figura 1. Longevidade da folha de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia. Campina Grande –PB, 2014.



Porém, verificamos que a longevidade das folhas na planta de *Ricinus* é bastante variável, indo de 5 a 88 dias. Isto ocorre porque na mamoneira há um complexo equilíbrio fonte-dreno, as folhas em expansão e maduras ocorrem ao mesmo tempo (Figura 2), e mesmo o limbo foliar apresenta um gradiente distinto de taxa de assimilação durante a transição da folha de fonte para dreno, ocorrendo mais intensamente na borda, durante os primeiros dias de expansão, prosseguindo, em seguida, para a base, à medida que a folha aumenta de tamanho (SHURR *et al.*, 2000; SEVERINO & AULD, 2013).

Fatores ambientais, alta população de plantas e redução dos drenos também são fatores que contribuem pra essa heterogeneidade no tempo de vida da folha de mamoneira (LIM *et al.*, 2007).

Figura 2. Distribuição das folhas de mamoneira (*Ricinus communis* L.) cv. BRS Energia, ao longo do caule em relação à idade da folha. Campina Grande – PB, 2014.



Percebe-se na figura 3 que folhas de longevidade curta (até 50 dias) surgem ao longo de todo o desenvolvimento da planta, sendo mais presentes no início do desenvolvimento até o surgimento do primeiro cacho, que ocorreu entre 60 e 90 dias após a emergência (DAE).

As mais longevas surgiram, aproximadamente, duas semanas antes do surgimento do primeiro cacho, durando até quando este alcançou maturidade fisiológica. Isto pode ter ocorrido porque a mamoneira é uma planta que, em resposta a fatores ambientais, investe no aumento da área foliar mais do que no aumento do número de folhas (Figura 4).

Em experimento com mudas de mamona em recipientes de diferentes volumes, Lima *et al.* (2006a), verificaram variação na área foliar de 2,8 vezes, enquanto que a variação no número de folhas foi 1,4 vezes. Em outro experimento com diferentes substratos, a mesma equipe de autores, encontraram variação 5,9 vezes no tamanho das folhas e 1,7 no número de

folhas (LIMA *et al.*, 2006b). Vincent (2006) identificou aumento na longevidade foliar da *Euforbiaceae* seringueira (*Hevea brasiliensis*), como resposta à redução da intensidade de luz ofertada à espécie. O autor atribui este resultado ao metabolismo fotossintético mais lento.

Figura 3. Distribuição das diferentes idades das folhas ao longo do desenvolvimento da planta de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014.

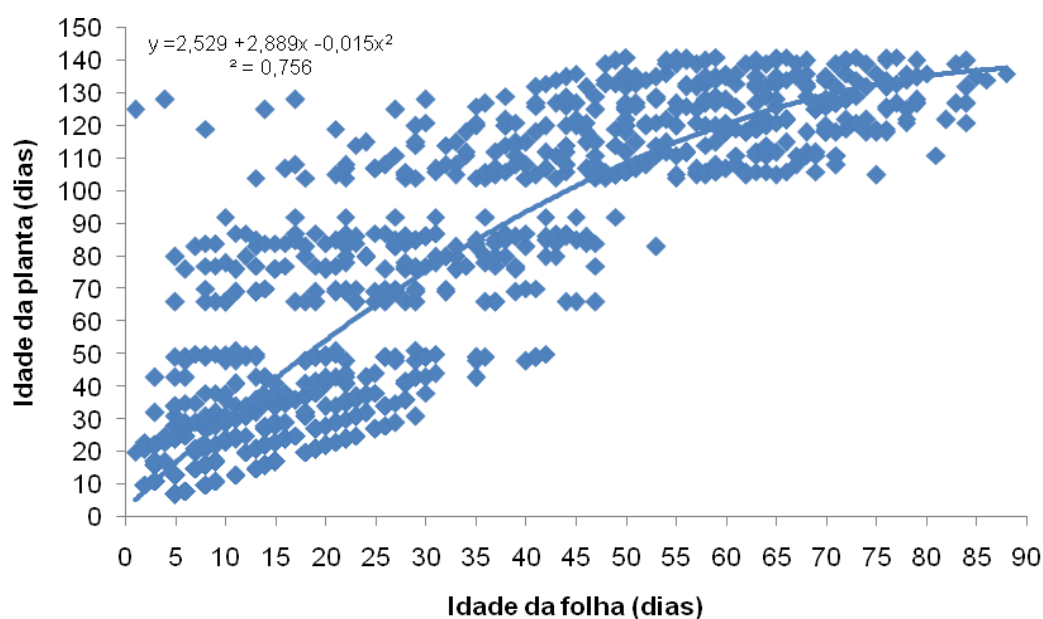
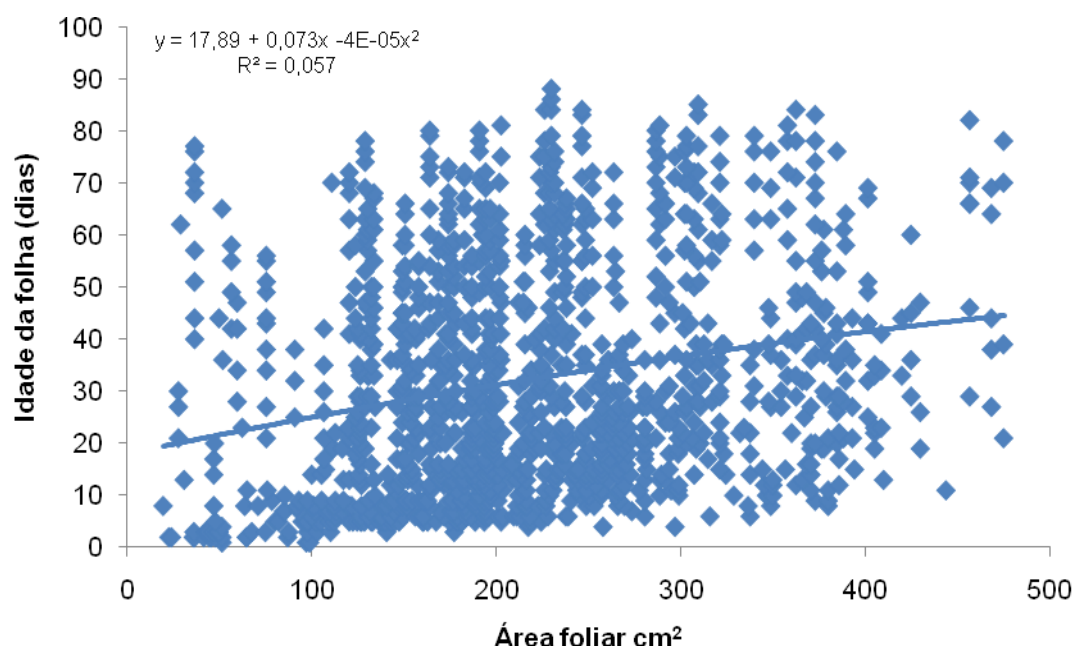


Figura 4. Relação da idade da folha (dias) com a área foliar (cm^2) da folha de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014.



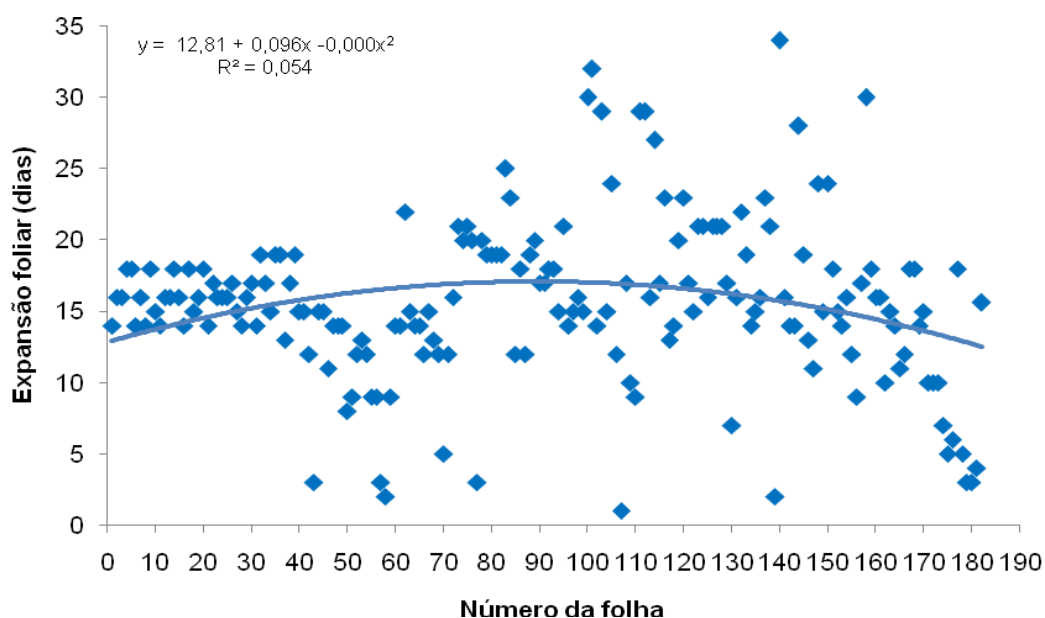
4.1.2. Período de expansão da folha de mamoneira, cv. BRS Energia

O período de tempo que a folha de mamoneira ficou em expansão, depois de seu surgimento na planta, foi de aproximadamente 15 dias, variando entre 14 e 20 dias na maioria das leituras (Figura 5).

Estudando a emergência e estabelecimento da cultura da mamona sob salinidade, Zhou *et al.* (2010) observaram que a primeira folha verdadeira expandiu entre 5 e 18 dias e os cotilédones, até 5 dias, com conteúdo de clorofila e capacidade fotossintética aumentados até os 13 dias.

Folhas em expansão são drenos de nutrientes e carboidratos, porém quando sua capacidade fotossintética torna-se maior do que seu crescimento e manutenção da respiração, elas passam a ser fontes (SEVERINO & AULD, 2013).

Figura 5. Período de tempo que as folhas de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia, permanecem em expansão. Campina Grande – PB, 2014.



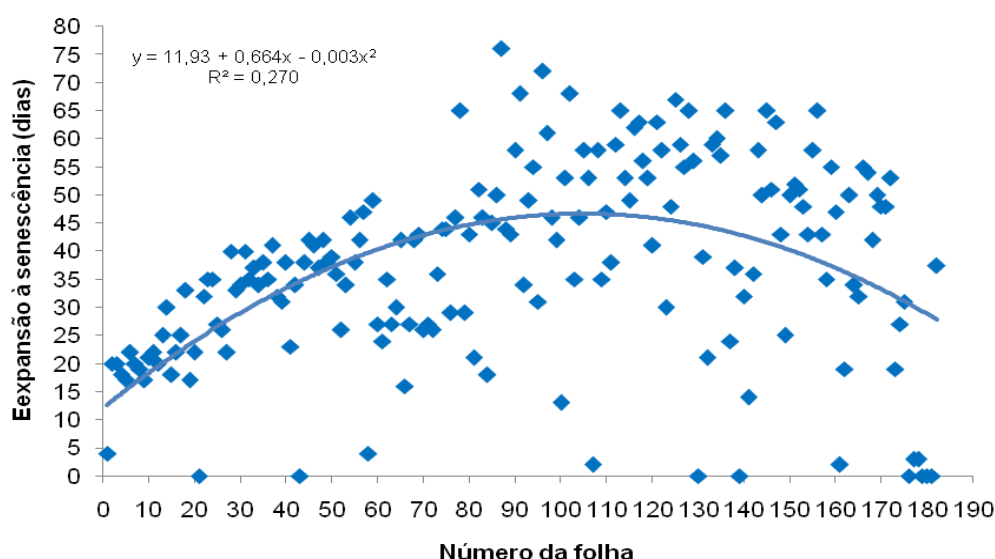
4.1.3. Período entre a expansão e a senescência da folha de mamoneira, cv. BRS Energia

O período médio em que as folhas permaneceram na planta entre a parada da expansão até a abscisão foi de, aproximadamente, 37 dias (Figura 6). Porém, observa-se que houveram folhas que chegaram a quase 80 dias, até finalmente senescer. A causa deste fenômeno pode ser explicado por Lim *et al.* (2007), que afirmam que a redução dos drenos e a baixa temperatura aumentam a variabilidade do tempo de vida útil da folha nos vegetais.

Este período é considerado como a vida útil da folha propriamente dito, quando ela se torna uma fonte. É também o período em que a folha atinge a plena capacidade fotossintetizante em cenários ideais (SEVERINO & AULD, 2013). Dessa maneira, considerando que o primeiro cacho emergiu a partir dos 60 DAE (dados discutidos mais adiante), a redução dos drenos pode ser explicada pela idade das folhas, as quais, aos 37 dias, já deixaram de ser drenos e são fontes.

Com relação à temperatura, a árvore de regressão mostrada mais adiante (Figura 7), mostra que metade das observações obtidas foram em folhas com temperatura abaixo de 28°C, a qual correspondeu ao mês de agosto, período mais frio na região em que foi realizado o experimento.

Figura 6. Período da expansão à senescência (vida útil) de folhas de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014.



4.2. Fatores que interferiram na fotossíntese

A Figura 7 mostra uma árvore de regressão com destaque para as variáveis que interferiram na taxa fotossintética: temperatura da folha, idade da folha, hora do dia, índice SPAD.

No nó zero, temos o número de total de leituras (1063) e a média de fotossíntese para o experimento: $15,81 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

4.2.1. Temperatura

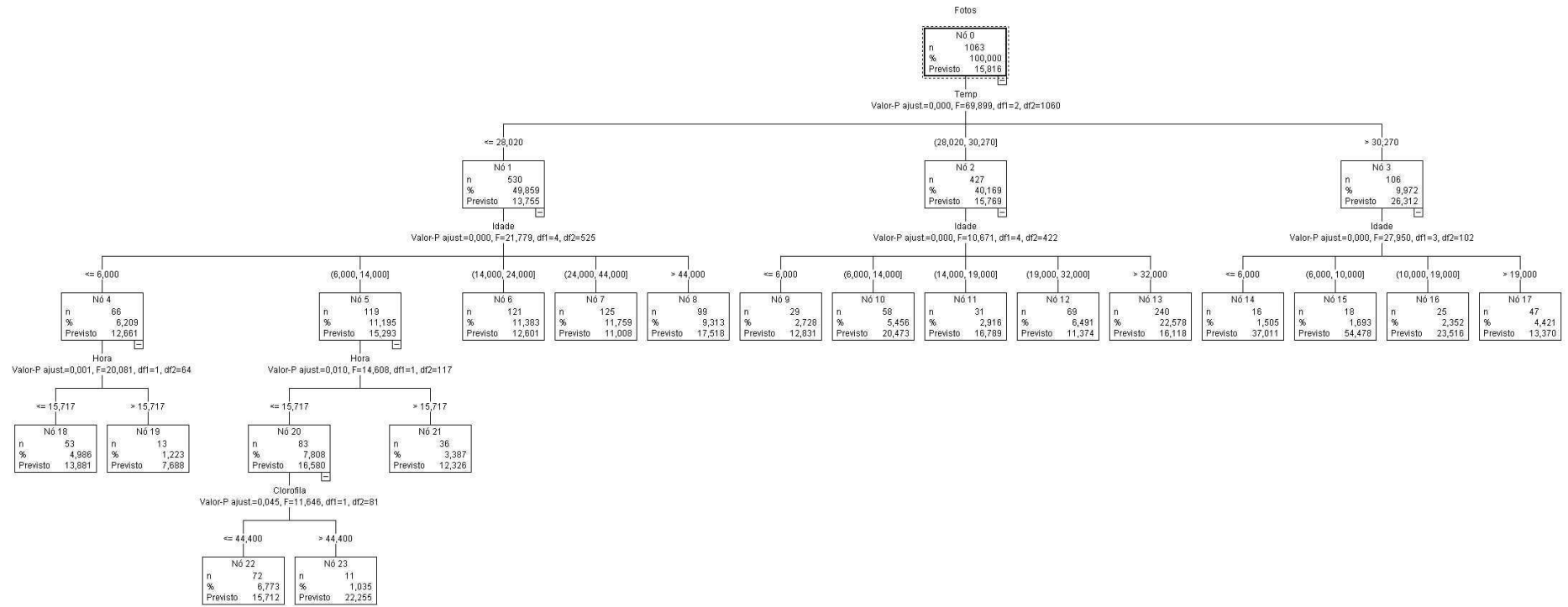
Seguindo pelo primeiro ramo da árvore de regressão, verifica-se que a temperatura foi a variável que mais interferiu na taxa fotossintética. A frequência de temperatura para quase metade das leituras amostradas foi menor ou igual a 28°C (nó 1). A fotossíntese prevista pra essa temperatura caiu para $13,76 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Neste nó foram agrupadas 530 folhas, sendo 80 delas cotilédones, cerca de 15%.

No nó dois, com a temperatura entre 28 e 30°C , 427 folhas (40% do total), apresentaram fotossíntese na média geral de $15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Destas, 47 eram cotilédones (11%).

No nó três, com a temperatura acima de 30°C , a fotossíntese aumentou para $26,31 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, porém em apenas 9,97% das folhas analisadas, 106 leituras, 21 delas cotilédones (19%).

Sabendo-se que os cotilédones são importantes para o estabelecimento da cultura da mamoneira por favorecerem a fotossíntese e que as reservas da semente supre, na verdade, o crescimento da raiz, enlogação do hipocórito e expansão cotiledonar (SEVERINO & AULD, 2013), não é de surpreender sua influência na taxa fotossintética total nos primeiros estádios do ciclo da cultura em estudo. Os cotilédones expandem rapidamente nos primeiros quatro DAE, alcançando o máximo aos sete dias, e diminuindo o ritmo após isso; enquanto que a primeira folha inicia a expansão lentamente, incrementando-a linearmente entre o 4º e 18º dia de vida; assim, a fotossíntese do cotilédone provê carboidrato e energia suficiente para que a primeira folha apareça e mantem o crescimento da plântula até a expansão da primeira folha (Zheng *et al.*, 2011).

Figura 7. Árvore de Regressão para taxa de fotossíntese em folhas de mamoneira (*Ricinus communis* L.), BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014.



4.2.2. Idade da Folha

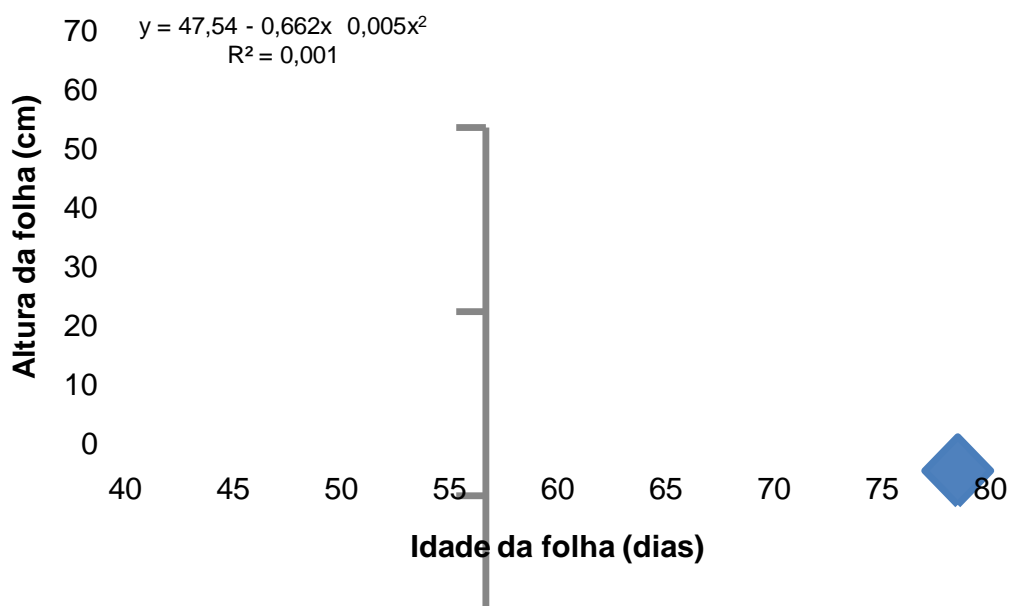
No segundo ramo da árvore de regressão (Figura 7), observa-se que, na temperatura menor ou igual a 28°C, a idade foi o segundo fator de influência para a taxa fotossintética.

Nos nós de número quatro a oito, quando a folha ainda é jovem, até seis dias de vida, a fotossíntese se mostrou baixa, em torno de $12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Entre 6 e 14 dias, a taxa de fotossíntese aumentou para $15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a média geral para o experimento, decaindo entre 14-24 dias para $12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e entre 24 e 44 dias para $11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Aumentando para $17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ acima de 44 dias de vida. Como já citado na caracterização do tempo de vida da folha, a folha de mamoneira levou, em média, 15 dias em período de expansão, sendo importante, portanto, o agrupamento na idade de 6 a 14 dias.

Após grande período de expansão foliar a fotossíntese sofre um decréscimo, depois uma linearidade, chamada na literatura de “monotonia” (KOIKE, 1988; ZOTZ & WINTER, 1994; ACKERLY & BAZZAZ, 1995; KITAJIMA *et al.*, 1997). Isso se deve não à deterioração fisiológica, mas sim à redistribuição de recursos, especialmente nitrogênio, a fim de otimizar o rendimento da fotossíntese (FIELD & MOONEY, 1983; HIKOSAKA, *et al.*, 1994; ACKERLY, 1996). Em nosso estudo, quando as folhas atingiram a idade de 44 dias, ocorreu um aumento da fotossíntese, mesmo acima da média. Como as plantas começaram a apresentar o primeiro cacho a partir de 60 DAE, esse aumento fotossintético a partir dos 44 dias pode ser devido ao aumento da demanda por assimilados a fim de produzir o cacho que seria desenvolvido em breve.

De acordo a Figura 8, observa-se que essas folhas estão distribuídas por toda a altura da planta, indo de encontro com a ideia de que apenas as do terço médio são representativas, ou apenas as mais próximas à emissão do primeiro cacho aumentam a atividade fotossintética. Isto pode significar que, na mamoneira, em temperatura amena (<28°C), todas as folhas contribuem para o enchimento da semente quando chega o momento, que a planta trabalha sua fisiologia como um todo a fim de suprir esse processo.

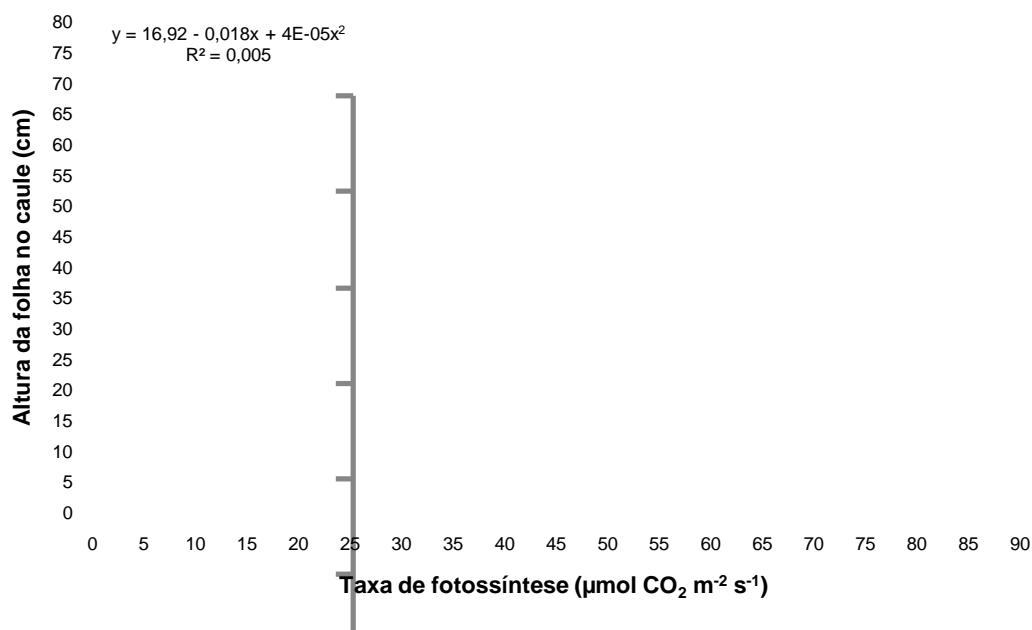
Figura 8. Inserção das folhas no caule de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia, por idade, que fotossintetizaram abaixo de 28°C. Campina Grande – PB, 2014.



No nó 2, na temperatura entre 28 e 30°C, em relação à idade, as folhas apresentaram relativa baixa taxa de fotossíntese ($12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) também até os seis dias de vida. Alcançando o pico de $20 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ entre 6 e 14 dias, correspondente ao período de expansão foliar. O decréscimo após a expansão foliar também foi verificado, baixando para $16 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, dos 14 aos 19 dias, e para $11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ dos 19 aos 32 dias. Acima de 32 dias de vida, a fotossíntese subiu para $16 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, sendo ainda próximo à média de declínio após a expansão.

A figura 9 mostra a atividade fotossintética dessas folhas em relação à sua posição na planta. Observa-se que a maioria estava localizada no terço inferior do caule, ou seja, a maior atividade da média fotossintética ocorreu nesta região da planta, com pico acima da média dos 6 aos 14 dias de vida, isto é, durante o período de expansão foliar, chegando próximo à média geral após o período de expansão (14-19 dias).

Figura 9. Atividade fotossintética de folhas de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv BRS Energia, entre 28 e 30°C e sua posição no caule da planta. Campina Grande – PB, 2014.



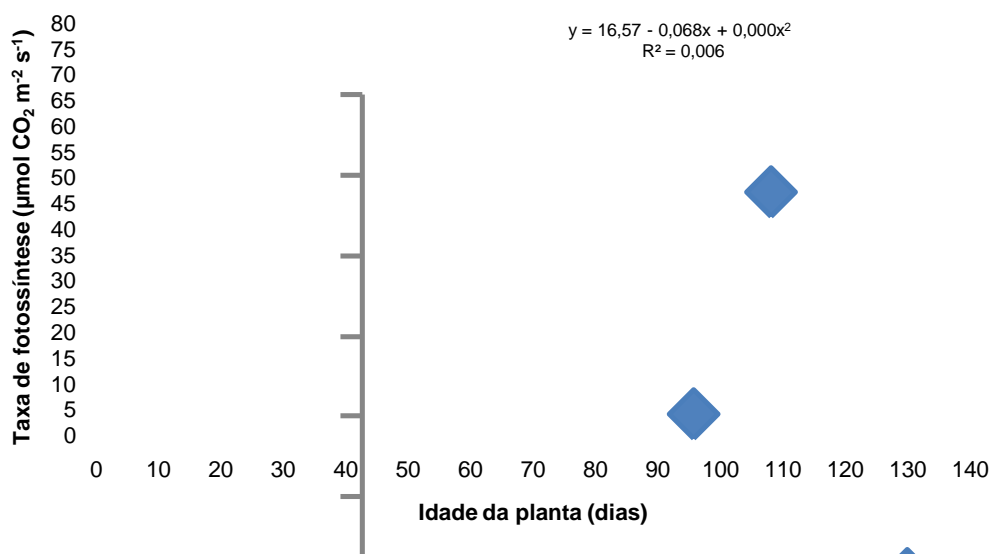
Uma observação importante é que, neste grupo de folhas que realizou fotossíntese entre 28-30°C, 22% tinha idade acima de 32 dias, ou seja, são consideradas folhas maduras, demonstrando esta alta atividade fotossintética após o período de expansão, que durou, de maneira geral, para a espécie, 37 dias.

Isto quer dizer que folhas em expansão, localizadas no terço inferior da mamoneira, em temperatura de 28 a 30 °C, foram responsáveis pela maior taxa fotossintética observada ao longo do ciclo da espécie, não interferindo nesse processo fatores como sombreamento, por exemplo.

Em relação à idade da planta (Figura 10), esse grupo de folhas apresentou duas “pausas” na atividade fotossintética: uma entre 50-60 DAE e outra entre 90-100 DAE. No período de 60-90 DAE ocorreu o surgimento dos primeiros cachos nas 10 plantas, correspondendo, assim, às fases de floração e enchimento das sementes. Esse intervalo também é percebido na figura 3.

Seguindo para o nó 3, a partir de 30°C, a taxa fotossintética permaneceu acima da média de $15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Até seis dias de vida foliar, foi de $37 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, alcançando um pico de $54 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de 6 a 10 dias, declinando para $23 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de dez à 19 dias, e caindo para $13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (abaixo da média geral) a partir dos 19 dias.

Figura 10. Atividade fotossintética de folhas de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia, com temperaturas entre 28 e 30°C em relação à idade da planta. Campina Grande – PB, 2014.



O aumento da temperatura aumenta a taxa fotossintética, porém até certo ponto (Figura 11), o que também foi verificado por Silva (2011) ao estudar a fotossíntese de mamoneira sob elevada temperatura, em fitotron. Segundo a autora, na condição de 30°C, a cultivar BRS Energia apresentou melhor taxa fotossintética do que aos 37°C. Ela observou também que, aos 40 dias após o plantio, houve uma queda de 51,63% na taxa fotossintética com o aumento da temperatura de 30° para 37°C.

4.2.3. Hora

Seguindo pelo terceiro ramo da árvore de regressão, nos nós de 18 à 21, observa-se que a hora de avaliação só teve influência em temperatura abaixo de 28°C, e em folhas até 14 dias de idade. Com folhas de até seis dias de idade, a fotossíntese foi de $13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ até às 15h, decaindo para $7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ após esse horário. As folhas de 6 à 14 dias, apresentaram taxa fotossintética próxima à média até às 15h, decaindo para $12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ após esse horário. Ou seja, em ambos os intervalos de idade, a fotossíntese é ativa até às 15h, não distinguindo picos ao longo do dia, decaindo após esse horário.

em níveis normais de teor de nitrogênio, sem tratamento adicional à cultura da mamoneira, o índice SPAD gira em torno de 44 e mantém a taxa fotossintética na média ($15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Sendo aplicado um manejo na cultura em relação ao nitrogênio, a fotossíntese pode aumentar proporcionalmente, após considerar, claro, fatores como temperatura, idade da folha e hora do dia.

Sabe-se que a mamoneira é uma cultura exigente em nutrientes, tolerando bem o estresse hídrico, mas não o nutricional. Assim é necessária a devida atenção a correção do solo com calcário e gesso, e adubação com NPK a fim de garantir uma boa produtividade (FERREIRA, 2014). Resposta a doses de 20 kg/ha a 80 kg/ha de N, P_2O_5 e K_2O são mais comuns na literatura (Azevedo *et al.*, 1997).

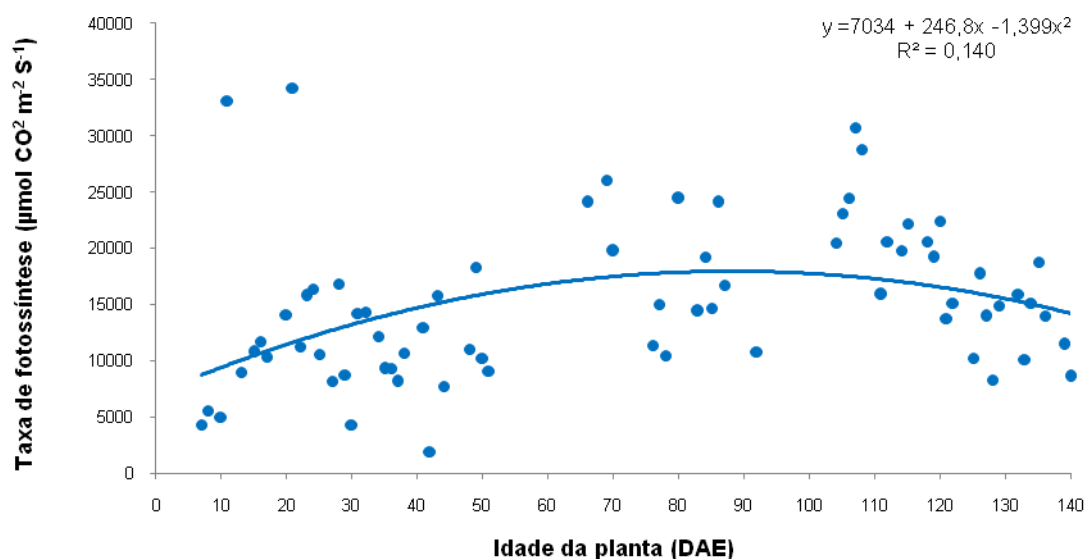
Zheng *et al* (2011) afirmam ainda que o acúmulo do conteúdo de clorofila e carotenóides está associado com a taxa de expansão dos cotilédones e da primeira folha verdadeira.

4.3. Dinâmica de assimilação e translocação de fotoassimilados em mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia

A fim de melhor compreender a dinâmica dos fotoassimilados ao longo do ciclo da mamoneira, construímos uma figura a partir de dados de área foliar e fotossíntese da amostra analisada, relacionando-a com a idade da planta (Figura 12).

A taxa fotossintética, na planta como um todo, começou em torno de $4260,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ limitada aos cotilédones, incrementando-se à medida que houve formação e aumento da área foliar. Após os 35 DAE, final da fase vegetativa, observa-se uma queda de aproximadamente 55% na taxa fotossintética, após o quê a mesma tornou a incrementar até a floração, pouco antes dos 60 DAE. A adubação aos 40 DAE ajuda a preparar a planta para a fase de floração e enchimento das sementes, ao fornecer suplemento de nitrogênio e demais nutrientes essenciais que promovem o aumento da taxa fotossintética e conseqüente acúmulo de fotoassimilados.

Figura 12. Relação da taxa fotossintética total e idade da planta de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014.



Os mesmos intervalos de atividade fotossintética observados nas figuras 3 e 10 estão presentes na figura 12, períodos que consistiram no surgimento do primeiro cacho (60 DAE) e enchimento das sementes (95 DAE).

Entre os períodos 60 e 90 DAE, intervalo de tempo em que os primeiros cachos surgiram ao longo das 10 plantas, verifica-se que a taxa fotossintética aumentou, em torno de 68%, em relação ao pico apresentado na fase vegetativa, o que pode representar correspondência ao aumento da demanda pelo enchimento de grãos ou à formação de novas folhas próximas ao dreno (primeiro cacho). Em milho, a duração fotossintética tem sido associada à uma longa duração do enchimento de grãos e maiores rendimentos (RUSSELL, 1991).

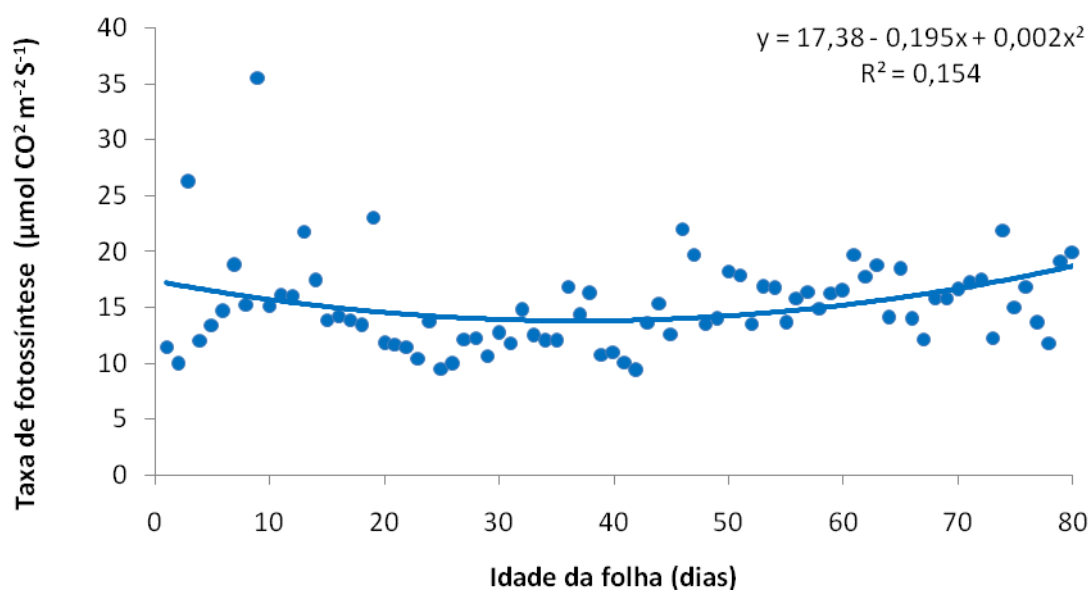
Destaca-se que a taxa fotossintética somente decaiu completamente após 110 DAE, aproximadamente, período em que iniciou-se a senescência foliar e amadurecimento do primeiro cacho.

Richards (2000) propõe que uma alternativa para aumento da produtividade seria aumentar a duração da fotossíntese, mesmo durante o enchimento das sementes e amadurecimento do fruto. Os alcances genéticos para resistência à doenças foliares pode proporcionar isto, além de permitir aumento do período de interceptação da radiação solar. No caso da

mamoneira, BRS Energia, que é uma cultivar melhorada para precocidade e alta produtividade, o prolongamento da taxa fotossintética relativamente elevada até o completo amadurecimento do primeiro cacho e completa senescência foliar pode ser uma evidência da proposta de Richards (2000). Também pode evidenciar a relação fonte-dreno, onde o aumento da demanda do dreno aumenta a taxa fotossintética (APEL *et al.*, 1973; AUSTIN & EDRICH, 1975; NAGARAJAH, 1975; HALL & MILTHORPE, 1978; BARNETT & PEARCE, 1983; HEITHOLT & EGLI, 1985; CRAFTS-BRANDNER & PONELEIT, 1987 a, b; CONNELL *et al.*, 1987; RICHARDS, 2000; TAIZ & ZEIGER, 2009).

Richards (2000) afirma, ainda, que até a entrada na fase reprodutiva, não há limitação para a produção de assimilados; no período reprodutivo, a síntese de assimilados é limitada pela força do dreno, pois há redução na área foliar. Assim, como já proposto anteriormente, se a folha for capaz de manter uma alta atividade fotossintética (Figura 13) à medida que a idade avançar, seria vantajoso investir num longo período de vida entre a total expansão foliar e a senescência (SEVERINO & AULD, 2013).

Figura 13. Dinâmica da fotossíntese com o avanço da idade foliar de mamoneira (*Ricinus communis* L.), cv BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014.

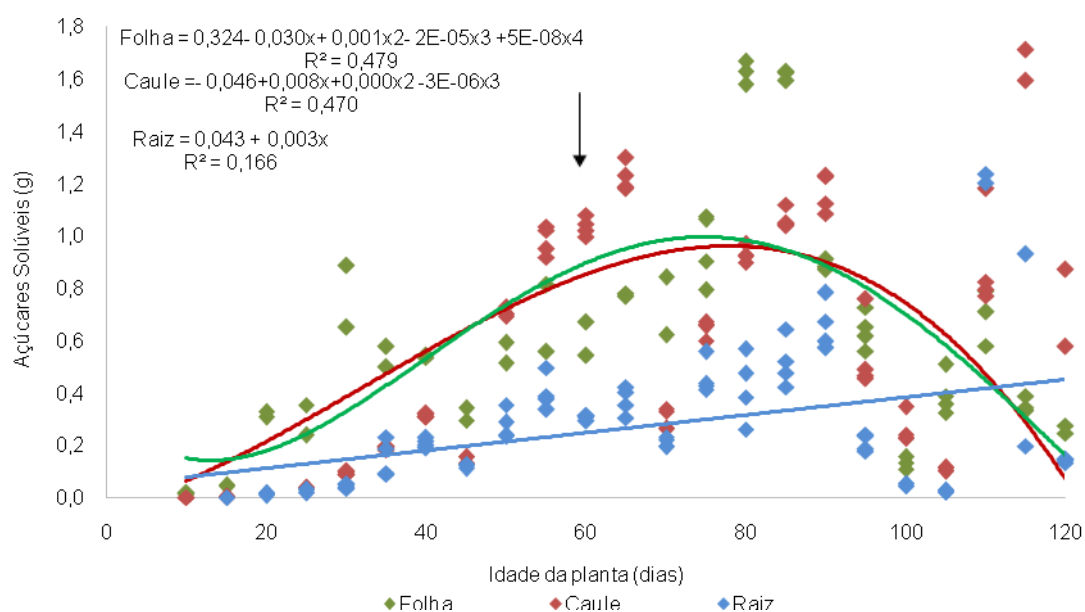


4.3.1. Teor de açúcares solúveis

Em relação ao conteúdo de açúcares solúveis, observando a Figura 14 verifica-se que o mesmo foi basal nas folhas, caule e raízes até os vinte primeiros dias após a emergência (DAE). A partir desse período, houve um aumento desse conteúdo nas folhas, resultado da intensa atividade fotossintética no período vegetativo (Figura 10), demonstrando um padrão similar ao encontrando por outros pesquisadores (AIRES *et al.*, 2011; SEVERINO & AULD, 2013).

Em torno dos 50 dias, observa-se uma maior concentração de açúcares solúveis no caule do que nas folhas, que varia de 0,7 a 1,4 g, explicado pela alta partição de fotoassimilados acumulada durante o intenso período vegetativo, que corresponde à alocação para o metabolismo e ainda não para armazenamento (SMITH & STITT, 2007). Essa concentração no caule aumenta durante todo o período de surgimento e formação do primeiro cacho, que foi de 60 a 90 DAE, nas dez plantas estudadas.

Figura 14. Conteúdo de açúcares solúveis (g) em folha, caule e raiz de *Ricinus communis* L., cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. A seta assinala o surgimento do primeiro cacho entre 60 e 90 dias, nas dez plantas.



Aos 70 DAE percebe-se uma queda de 75% (de 1,2g para 0,3g) no conteúdo de açúcares solúveis no caule, e de 43% (de 0,37g para 0,21g, aproximadamente) na raiz, enquanto que durante todo o período de formação do primeiro cacho, há um aumento dessa concentração nas folhas de 65% (de 0,56g para 1,63g). Isto pode ser explicado porque, nesse período reprodutivo, há aumento de translocação dos açúcares solúveis do caule e raiz para a formação do primeiro cacho, aumentando a taxa de produção de açúcares na folha devido ao aumento da demanda pelo cacho em formação (TAIZ & ZEIGER, 2009). Observa-se que no período em questão houve um pico fotossintético (Figura 12), o que explica a estabilidade no conteúdo de açúcares solúveis (carbono recém assimilado) nas folhas.

Na fase de enchimento de sementes, entre 70 e 100 DAE, observa-se o pico no teor de açúcares solúveis nas folhas, resultado de alta atividade fotossintética (Figura 12), cujo carbono recém-assimilado, bem como o armazenado, são usados para promover o crescimento de flores e sementes (SMITH & STITT, 2007; SEVERINO & AULD, 2013), como também pode ser explicada pelo aumento da demanda por carboidratos (EVANS, 1993). Folhas mais próximas dos frutos apresentaram maior atividade fotossintética do que aquelas mais distantes (TAIZ & ZEIGER, 2009). Outros estudos que foram feitos com trigo, algodão, gergelim e soja confirmam tal afirmação (APEL *et al*, 1973; AUSTIN & EDRICH, 1975; NAGARAJAH, 1975; HALL & MILTHORPE, 1978; HEITHOLT & EGLI, 1985).

A concentração de açúcares solúveis nas folhas após os 100 DAE foi reduzida em 91,8%, aproximadamente, fase de enchimento das sementes, amadurecimento do fruto e senescência foliar. No mesmo período houve um aumento médio de 93,4% dos mesmos nas raízes no final do ciclo de 120 dias, dado que pode ser explicado pela estratégia de sobrevivência da mamoneira, a qual acumula reservas para o período de descanso fisiológico a fim de dispor de energia para crescer na fase úmida seguinte.

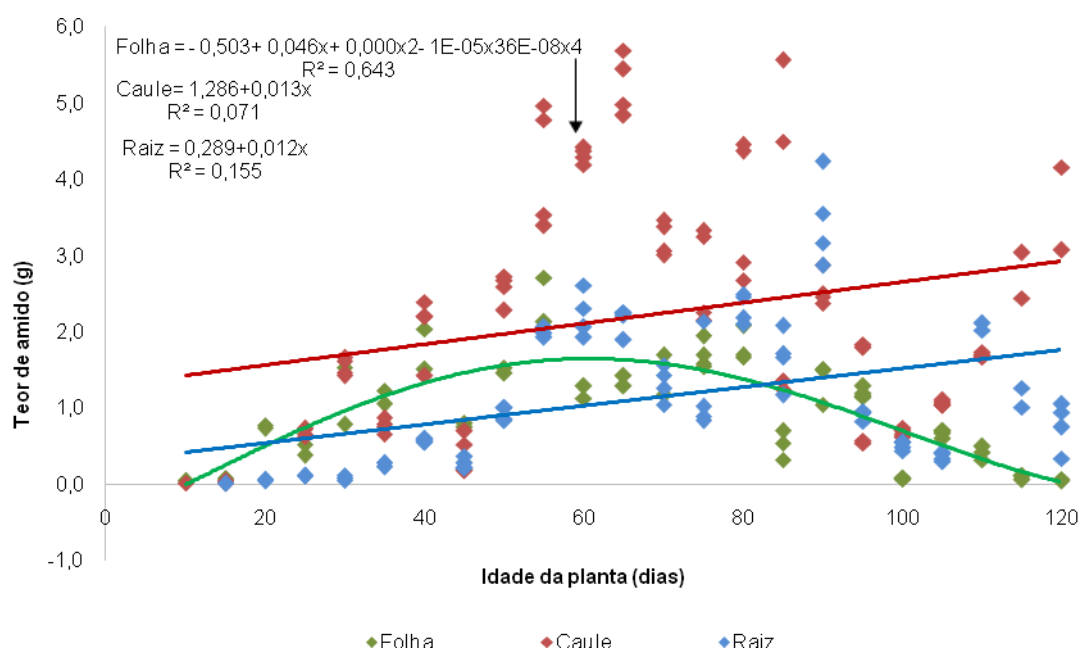
O destaque nos dados obtidos na figura 14 é para a alta concentração de açúcares solúveis no caule mesmo depois dos 100 DAE. A fotossíntese prolongada após os 120 DAE explicaria a origem desse carboidrato na raiz e no caule (Figura 12).

4.3.2. Teor de amido

Em relação ao conteúdo de amido, em torno dos 15 DAE já foi possível detectá-lo nas raízes em concentrações mínimas – cerca de 0,02g (Figura 15). Seu conteúdo neste órgão vegetal aumentou à medida que ele progrediu em seu desenvolvimento, chegando ao pico em torno dos 90 DAE (fase reprodutiva).

Nas folhas, local de síntese do amido, aparentemente este carboidrato não ficou nesta parte do vegetal por muito tempo, sendo rapidamente particionado, o que elevou a concentração do mesmo no caule, onde os picos ocorreram a partir dos 55 DAE, próximo ao final do período vegetativo, significando que o vegetal estava se preparando para o enchimento das sementes; e aos 85, período de enchimento das sementes, que durou até aproximadamente os 100 DAE.

Figura 15. Conteúdo de amido (mg) em folha, caule e raiz de *Ricinus communis* L., cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. A seta assinala o surgimento do primeiro cacho, que foi aproximadamente aos 60 DAE.



Estudos com arroz (*Oriza sativa* L.) afirmam que o acúmulo de grãos de amido na folha e no caule é transitório, servindo o caule de “ponte” entre o

amido da folha-fonte e sua respectiva semente-dreno. No caso da mamoneira seria o cacho-dreno respectivo. Ele afirma ainda que o teor de amido no caule aumenta um pouco antes da polinização, sendo dirigido, a seguir, às sementes em desenvolvimento. O armazenamento de amido no caule também ocorre quando, durante o enchimento dos grãos, a capacidade de fornecimento de fotossintatos na folha é maior que a capacidade de assimilação no dreno. Assim, o caule assume um papel regulador do enchimento das sementes ao acumular e degradar amido (SU, 2000).

Verifica-se, também, que o pico de concentração de amido na raiz é precedido pelo pico de concentração de amido no caule, órgão de armazenamento transitório e de transporte de carboidratos (Figura 15). Parte do conteúdo de amido do caule seguiu, como vemos na figura 15, para as raízes e, podemos afirmar que, outra proporção provavelmente foi direcionada para o enchimento dos grãos.

O destaque, como em açúcares solúveis, é para o aumento de 532%, aproximadamente, no conteúdo de amido no caule entre 100 e 120 DAE. Verifica-se que, aos 115 DAE (Figura 13) ocorreu o pico de concentração de açúcares solúveis no caule. No mesmo período, o conteúdo de amido foi relativamente menor (Figura 14), seguido de aumento aos 120 DAE, podendo significar que os açúcares solúveis ainda estavam, aos 115 DAE, sendo convertidos em amido no caule, para armazenamento.

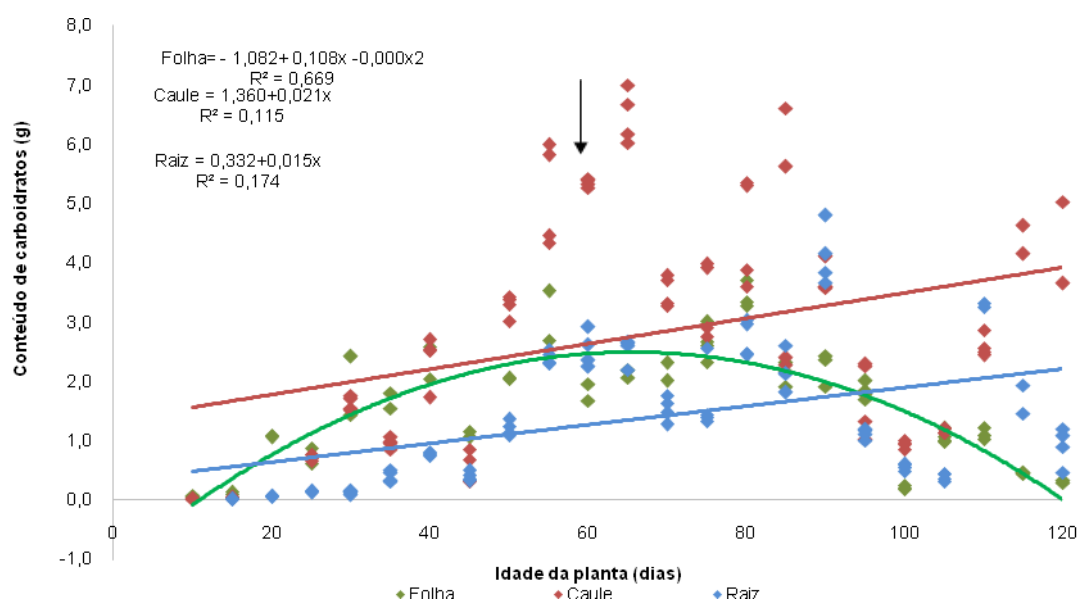
4.3.3. Carboidratos totais

Comparando o comportamento fotossintético (Figura 12) com o conteúdo total de carboidratos (Figura 16), parece haver um comportamento de feed-back, pois a fotossíntese acompanha o conteúdo de carboidratos durante todo o ciclo da mamoneira, mesmo após os 120 DAE, como já explicado nas Figuras 14 e 15.

Percebe-se um pico de fotossíntese, como descrito por Evans (1993), que acompanha a taxa de crescimento do fruto, especialmente quando drenos alternativos estão inativos, pois corresponde ao enchimento das sementes do primeiro cacho, que o torna um dreno forte. O mesmo autor afirma que esse

feed-back para a taxa fotossintética em relação à demanda por carboidratos varia de acordo com as condições e cultivares, e envolve um loop de transbordamento, não apenas um loop simples de feed-back.

Figura 16. Conteúdo de carboidratos totais (mg) em folha, caule e raiz de *Ricinus communis* L., cv. BRS Energia. Campina Grande – PB, 2014. A seta assinala o surgimento do primeiro cacho, que foi aproximadamente aos 60 DAE.



Em milho (BARNETT & PEARCE, 1983, CRAFTS-BRANDNER & PONELEIT, 1987 a, b; CONNELL *et al.*, 1987), verificou-se que não apenas a demanda por carboidratos interfere na taxa fotossintética, mas também a remoção de espigas e a taxa de mobilização de nitrogênio nas folhas tem papel nesse sentido. Por isso o retardo da senescência aumenta a demanda por carboidratos e/ou nitrogênio, aumentando a taxa fotossintética quando há demanda pelo primeiro, e reduzindo, quando do segundo (SINCLAIR & DE WIT, 1975). Richards (2000) afirma que o retardo da senescência é uma outra estratégia benéfica para aumentar a duração da fotossíntese, principalmente após a antese.

5.0. CONCLUSÕES

- O tempo médio de vida da folha em mamoneira é curto, o que permite o manejo para aumento da precocidade a nível de irrigação, adubação e época de plantio;
- Não houve relação da idade da folha com sua posição no caule, particularmente em relação à proximidade com o racemo, sendo encontradas folhas jovens e maduras por toda a altura da planta e próximas ao fruto em desenvolvimento;
- As folhas localizadas no terço inferior do caule foram as responsáveis pela maior taxa fotossintética do ciclo, não interferindo nesse processo o sombreamento das folhas superiores, nem a área foliar, nem a proximidade com o racemo;
- A temperatura foi o principal fator de interferência na taxa fotossintética, seguida pela idade da folha, hora do dia e índice SPAD;
- Apesar do aumento da demanda por carbono, não houve aumento da taxa fotossintética no início do período de floração e final do enchimento das sementes, apenas durante esse intervalo;
- Folhas no período de vida útil foram as responsáveis por suprir a demanda por carbono durante a fase de enchimento do primeiro racemo;
- A maior proporção do carbono recém-assimilado na forma de açúcares solúveis é direcionada para o consumo imediato, e em menor proporção para a síntese e acúmulo de amido.

6.0. CONSIDERAÇÕES FINAIS

À luz de tudo o que foi demonstrado e discutido, considerando que uma das exigências para o melhoramento da precocidade é que a folha mantenha a dinâmica fotossintética após a total expansão e, observando que as folhas de mamoneira, cultivar BRS Energia, não demonstraram drásticas mudanças na fotossíntese à medida que envelheceram, podemos recomendar sim o investimento na precocidade de mamoneira, tanto em termos genéticos quanto a nível de manejo da cultura, especialmente da temperatura, afirmando que não haverá danos significativos na partição de assimilados e, conseqüentemente, na produtividade, visto que é no período vegetativo, especialmente no estabelecimento da cultura, onde encontramos maior atividade das variáveis que contribuirão significativamente para a produtividade.

Apesar de plástica, a fim de aumentar a produtividade, recomenda-se o cultivo da mamoneira em regiões, ou época do ano, que não alcancem picos de temperatura que ultrapassem os 30°C, pelos menos nos primeiros 30 dias do plantio.

Também propõe-se que o incremento da disponibilidade de nitrogênio seja feito durante o estabelecimento da cultura, pois assim alcançará a maior parte das folhas em idade de expansão (de 6 a 14 dias), e localizadas no terço inferior do caule. Isto possibilitaria a redução do período de expansão foliar em até 4 dias e promoveria o aumento do período de vida útil da folha, fase de maior taxa fotossintética, a qual, na cultura, está positivamente relacionada ao incremento de fotossintatos, os quais poderiam seguir para o enchimento de grãos.

Sugere-se que esses mesmos objetivos também poderiam ser alcançados a nível de melhoramento genético, onde futuros trabalhos focariam na redução do período da expansão foliar e aumento da vida útil das folhas.

7.0. REFERENCIAS

ACKERLY, D. D. BAZZAZ, F. A. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. **Ecologia**, v. 101, n. 3, p. 289-298, 1995.

ACKERLY, D. D. Light, leaf age, and leaf nitrogen concentration in a tropical vine. **Oecologia**, v. 89, n. 4, p. 596-600, 1992.

AIRES, Rogério Ferreira. **Avaliação ecofisiológica da mamona nas condições ambientais do sul do Rio Grande do Sul**. 2011. 59f. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Pelotas. Pelotas, 2011.

ALAM, I. SHARMIN, S. A. MONDAL, S. C. ALAM, M. J. KHALEKUZZAMAN, M. ANISUZZAMAN, M. ALAM, M. F. In vitro micropropagation through cotyledonary node culture of castor bean (*Ricinus communis* L.). **Australian Journal of Crop Science**, v. 4, n. 2, p. 81, 2010.

ANJANI, K. Extra-early maturing germplasm for utilization in castor improvement. **Ind. Crops Prod.** 31, 139–144, 2010.

APEL, P. TSCHAPE, M. SCHALLDACH, I. AURICH, O. Bedeutung der Karyopsen für die Photosynthese und Trockensubstanzproduktion bei Weizen. **Photosynthetica**, 1973.

ATSMAN, D. Castor. In: ROBBELEN, G., DOWNEY, R.K., ASHRI, A. (Eds.), Oil Crops of the World. **McGraw-Hill Publishing Company**, USA, pp. 438–447, 1989.

AUSTIN, R. B. EDRICH, J.. Effects of ear removal on photosynthesis, carbohydrate accumulation and on the distribution of assimilated ¹⁴C in wheat. **Annals of Botany**, v. 39, n. 2, p. 141-152, 1975.

AZEVEDO, D. M. P. LIMA, E. F. **O Agronegócio da Mamona no Brasil**. Embrapa Algodão (Campina Grande - PB), 2. ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2001, 350p.

BAHIA. Secretaria da Indústria, Comércio e Mineração. **Diagnósticos e oportunidades de investimento à mamona**. Salvador: CICM/ SEBRAE, [s.d.].

BARNETT, K. H. PEARCE, R. B. Source-sink ratio alteration and its effect on physiological parameters in maize. **Crop Science**, v. 23, n. 2, p. 294-299, 1983.

BELTRÃO, N. D. M. DE SOUZA, J. G. DOS SANTOS, J. W. COSTA, F. X. AMADOR, A. M. . Modificações na bioquímica da planta da mamoneira, cultivar BRS 188 Paraguaçu, submetida ao estresse hídrico (deficiência e excesso). **Revista Brasileira de Oleaginosas e Fibrosas**, v. 7, n. 01, p. 653-658, 2003a.

BELTRÃO, N. E. de. M. MELO, F. B. CARDOSO, G. D. SEVERINO, L. S.

Mamona: árvore do conhecimento e sistemas de produção para o semiárido brasileiro. Campina Grande - PB: EMBRAPA ALGODÃO, 2003b. (Circular Técnica 70).

BELTRÃO, N. E. de M. AZEVEDO, D. M. P. de. COSTA, F. X. Fisiologia da Mamoneira. In: AZEVEDO, D. M. P. de. BELTRÃO, N. E. de M. **O agronegócio da mamona no Brasil.** Embrapa Algodão (Campina Grande - PB). 2. ed. Brasília – DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2007.

BELTRÃO, N. E. de M. CARTAXO, W. V. PEREIRA, S. R. de P. SOARES, J. J. SILVA, O. R. R. **O Cultivo Sustentável da Mamona no Semiárido Brasileiro.** Cartilha 1. EMBRAPA Algodão: Campina Grande, 2006. 62p

BELTRÃO, N. E. de M. SOUZA, J. G. De. SANTOS, J. W. dos. JERÔNIMO, J. F. COSTA, F. X. LUCENA, A. M. A. de. QUEIROZ, U. C. de. Fisiologia da mamoneira, cultivar BRS 149 Nordestina, na fase inicial de crescimento, submetida a estresse hídrico. **Revista Brasileira de Oleaginosas e Fibrosas.** Campina Grande – PB, v.7. n.1, p. 659-664, 2003a.

BELTRÃO, N. E. de M.; SILVA, L. C. Os múltiplos uso do óleo da mamoneira (*Ricinus communis* L.) e a importância do seu cultivo no Brasil. **Fibras e Óleos**, n. 31, p. 7, 1999.

BELTRÃO, N. E. M. BRS Energia: mamona com alto teor de óleo. Jornal Dia de Campo. Entrevista por Aline Jesus. Disponível em < <http://www.diadecampo.com.br/zpublisher/materias/Materia.asp?id=20374&sec=Em%20Pesquisa>> Acesso em 07 abr. 2017

BEZERRA NETO, E. BARRETO, L. P. **Métodos de análises químicas em plantas.** Recife: UFRPE, 148p., 2004.

BLECHSCHMIDT-SCHNEIDER, S. FERRAR, P. OSMOND, C. B. Control of photosynthesis by the carbohydrate level in leaves of the C4 plant *Amaranthus edulis* L. **Planta**, v. 177, n. 4, p. 515-525, 1989.

BORISJUK, L. ROLLETSCHEK, H. WOBUS, U. WEBER, H. Differentiation of legume cotyledons as related to metabolic gradients and assimilate transport into seeds. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, n. 382, p. 503-512, 2003.

BRITO NETO, J. F. SEVERINO, L. S. BELTRÃO, N. E. M. Cultivo da mamona: clima e solo. IN: MILANI, M. **Sistemas de produção 4.** 3ª Edição. ISSN 1678-8710. Embrapa Algodão (Campina Grande - PB). Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2014.

BRUM, B. LOPES, S.J. STORCK, L. LÚCIO, A.D. OLIVEIRA, P.H. MILANI, M., Canonical correlation between variables seed, seedling, plant and grain yield in castor bean. **Ciência Rural**, v. 41, n. 3, p. 404-411, 2011.

CAN, S. AMASINO, R. M. Making sense of senescence. **Plant Physiol**, v. 113, p. 313-319, 1997.

CHABOT, B. F. HICKS, D. J. The ecology of leaf life spans. **Annual review of ecology and systematics**, v. 13, n. 1, p. 229-259, 1982.

CONAB, Conjuntura Mensal – Mamona – Período janeiro de 2017. Disponível em <
http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/16_02_19_14_21_38_ma_monajaneiro2016.pdf>. Acesso em 07 abr. 2017.

CONNELL, T. R. BELOW, F. E. HAGEMAN, R. H. WILLMAN, M. R. Photosynthetic components associated with differential senescence of maize hybrids following ear removal. **Field Crops Research**, v. 17, n. 1, p. 55-62, 1987.

COSTA NETO, P. R. ROSSI, L. F. S. ZAGONEL, G. F. RAMOS, L. P. Produção de biocombustível alternativo ao óleo diesel através da transesterificação de óleo de soja usado em frituras. **Química Nova**, São Paulo - SP, v. 23, n. 4, p. 531-537, 2000.

CRAFTS-BRANDNER, S.J. PONELEIT, C. G. Carbon dioxide exchange rates, ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase and phosphoenolpyruvate carboxylase activities, and kernel growth characteristics of maize. **Plant physiology**, v. 84, n. 2, p. 255-260, 1987a.

CRAFTS-BRANDNER, S.J. PONELEIT, C. G. Effect of ear removal on CO₂ exchange and activities of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase and phosphoenolpyruvate carboxylase of maize hybrids and inbred lines. **Plant physiology**, v. 84, n. 2, p. 261-265, 1987b.

DA SILVA, N. L. MACIEL, M. R. W. BATISTELLA, C. B. FILHO, R. M. Optimization of biodiesel production from castor oil. **Applied biochemistry and Biotechnology**, v. 130, n. 1-3, p. 405-414, 2006.

DAI, Z. EDWARDS, G. E. KU, MAURICE. S. Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L.(castor bean) by leaf to air vapor pressure deficit. **Plant Physiology**, v. 99, n. 4, p. 1426-1434, 1992.

DAMODARAM, T. HEGDE, D.M. Oilseeds Situation: A Statistical Compendium. **Directorate of Oilseeds Research**, Hyderabad, India, p. 434, 2007.

DRUMOND, Marcos Antônio *et al.* Comportamento de diferentes genótipos de mamoneira irrigados por gotejamento em Juazeiro-BA. In: **Congresso Brasileiro de Mamona**. 2006.

DUNGAN, R. J. DUNCAN, R. P. WHITEHEAD, D. Investigating leaf lifespans with interval-censored failure time analysis. **New Phytologist**, v. 158, n. 3, p. 593-600, 2003.

EVANS, L. T. **Crop evolution, adaptation and yield**. Cambridge university press, 1993.

FERREIRA, G.B. Cultivo da Mamona: adubação. IN: MILANI, M. **Sistemas de produção 4**. 3ª Edição. ISSN 1678-8710. Embrapa Algodão (Campina Grande - PB). Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2014.

FIELD, C. MOONEY, H. A. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. **Ecologia**, v. 56, n. 2, p. 348-355, 1983.

FLOSS, E. L. Fisiologia das plantas cultivadas: o estudo que está por trás do que se vê. Passo Fundo: UPF, 2004. 536p.

GRIMMER, C. KOMOR, E. Assimilate export by leaves of *Ricinus communis* L. growing under normal and elevated carbon dioxide concentrations: the same rate during the day, a different rate at night. **Planta**, v. 209, n. 3, p. 275-281, 1999.

HALL, A. J. MILTHORPE, F. L. Assimilate source-sink relationships in *Capsicum annuum* L. III. The effects of fruit excision on photosynthesis and leaf and stem carbohydrates. **Functional Plant Biology**, v. 5, n. 1, p. 1-13, 1978.

HANLEY, M. E.; MAY, O. C. Cotyledon damage at the seedling stage affects growth and flowering potential in mature plants. **New Phytologist**, v. 169, n. 2, p. 243-250, 2006.

HEITHOLT, J. J. EGLI, D. B. Influence of deflowering on dry matter production of soybeans. **Field Crops Research**, v. 12, p. 163-173, 1985.

HIKOSAKA, K. TERASHIMA, I. KATOH, S. Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the distribution of nitrogen among leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. **Oecologia**, v. 97, n. 4, p. 451-457, 1994.

HOGAN, K. P. Photosynthesis in two neotropical palm species. **Functional Ecology**, p. 371-377, 1988.

KIKUZAWA, K. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. **The American Naturalist**, v. 138, n. 5, p. 1250-1263, 1991.

KITAJIMA, K. Impact of Cotyledon and Leaf Removal on Seedling Survival in Three Tree Species with Contrasting Cotyledon Functions 1. **Biotropica**, v. 35, n. 3, p. 429-434, 2003.

KITAJIMA, K. MULKEY, S. S. SAMANIEGO, M. WRIGHT, S. J. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 12, p. 1925-1932, 2002.

- KITAJIMA, K. MULKEY, S. S. SAMANIEGO, M. WRIGHT, S. J. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 12, p. 1925-1932, 2002.
- KITAJIMA, K. MULKEY, S. WRIGHT, S. Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. **American Journal of Botany**, v. 84, n. 5, p. 702-702, 1997.
- KITTOCK, D. L. WILLIAMS, J. H. Castorbean Production as Related to Length of Growing Season I. Effect of Date of Plant Desiccation. **Agronomy Journal**, v. 59, n. 5, p. 438-440, 1967.
- KOIKE, T. Leaf Structure and Photosynthetic Performance as Related to the Forest Succession of Deciduous Broad-Leaved Trees1. **Plant Species Biology**, v. 3, n. 2, p. 77-87, 1988.
- KUMAR, P. Vijaya *et al.* Influence of moisture, thermal and photoperiodic regimes on the productivity of castor beans (*Ricinus communis* L.). **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 88, n. 1, p. 279-289, 1997.
- LAKSHMAMMA, P. LAKSHMINARAYANA, M. PRAYAGA, L. ALIVELU, K. LAVANYA, C. Effect of defoliation on seed yield of castor (*Ricinus communis*). **Indian journal of agricultural science**, v. 79, n. 8, p. 620-623, 2009.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos - SP: RiMa, 2006. 550p.
- LEOPOLD, A. C.; KRIEDEMANN, P. E. **Plant Growth and Development**. New York: McGraw-Hill, 1975. 587p.
- LIM, P. O. KIM, H. J. GIL NAM, H. Leaf senescence. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 58, p. 115-136, 2007.
- LIMA, R. L. S. SEVERINO, L. S. SILVA, M. I. L. JERÔNIMO, J.F., VALE, L.S., BELTRÃO, N. E. M. Substrates for castor seedlings production composed by blends of five organic materials. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 30, n. 3, p. 474-479, 2006b.
- LIMA, R. L. S. SEVERINO, L. S. SILVA, M. I. L. VALE, L. S. BELTRÃO, N.E.M., Recipients volume and substrate composition for castor seedlings production. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 30, n. 3, p. 480-486, 2006a.
- LUO, X. HUANG, Q. Relationships between leaf and stem soluble sugar content and tuberous root starch accumulation in cassava. **Journal of Agricultural Science**, v. 3, n. 2, p. 64, 2011.
- MAKINO, A. SATO, T. NAKANO, H. MAE, T. Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances. **Planta**, v. 203, n. 3, p. 390-398, 1997.

MAZZANI, B. Euforbiaceas oleaginosas. Tártago. In: MAZZANI, B. Cultivo y mejoramiento de plantas oleaginosas. Caracas, Venezuela: Fondo Nacional de **Investigaciones Agropecuárias**, 1983. p. 277-360.

MCCREADY, R. M. GUGGOLZ, J. SILVIERA, V. OWENS H. S. Determination of starch and amylose in vegetables. **Analytical chemistry**, v. 22, n. 9, p. 1156-1158, 1950.

MELO, W. C. SANTOS, A. S. D. SANTA ANNA, L. M. M. PEREIRA JR, N. Acid and enzymatic hydrolysis of the residue from Castor Bean (*Ricinus communis* L.) oil extraction for ethanol production: detoxification and biodiesel process integration. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, v. 19, n. 3, p. 418-425, 2008.

MILANI, M. **BRS Energia**. 3ª ed. Campina Grande – PB: Embrapa Algodão, 2010. (Folder).

MILLARD, P.; PROE, M. F. Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings in relation to nitrogen supply. **New Phytologist**, v. 117, n. 4, p. 587-596, 1991.

MOLL, R. H. JACKSON, W. A. MIKKELSEN, R. L. Recurrent selection for maize grain yield: dry matter and nitrogen accumulation and partitioning changes. **Crop science**, v. 34, n. 4, p. 874-881, 1994.

MORRIS, D. L. Quantitative Determination of Carbohydrates With Dreywood's Anthrone Reagent. **American Association for the Advancement of Science. Science**, v. 107, p. 254-255, 1948.

MOSHKIN, V. A. **Castor**. Moskow: Kolos Publisher, 1986. 315 p.

MUTLU, H. MEIER, M. AR. Castor oil as a renewable resource for the chemical industry. **European Journal of Lipid Science and Technology**, v. 112, n. 1, p. 10-30, 2010.

NAGARAJAH, S. Effect of debudding on photosynthesis in leaves of cotton. **Physiologia Plantarum**, v. 33, n. 1, p. 28-31, 1975.

NILSEN, E. T. SHARIFI, M. R. RUNDEL, P. W. Leaf dynamics in an evergreen and a deciduous species with even-aged leaf cohorts, from different environments. **American Midland Naturalist**, p. 46-55, 1987.

OPREA, S. Synthesis and properties of polyurethane elastomers with castor oil as crosslinker. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, v. 87, n. 3, p. 313-320, 2010.

PACHECO, A.C. Mamoneira (*Ricinus communis*). In: CASTRO, P. R. C. KLUGE, R. A. SESTARI, I. (Org.). **Manual de Fisiologia Vegetal: Fisiologia de Cultivos**. 1 ed. Piracicaba - SP: Editora Agronômica Ceres, 2008, p. 315-335.

PORNON, A. MARTY, C. WINTERTON, P. LAMAZE, T. The intriguing paradox of leaf lifespan responses to nitrogen availability. **Functional Ecology**, v. 25, n. 4, p. 796-801, 2011.

RAJCAN, I. TOLLENAAR, M. Source: sink ratio and leaf senescence in maize:: I. Dry matter accumulation and partitioning during grain filling. **Field Crops Research**, v. 60, n. 3, p. 245-253, 1999a.

RAJCAN, I. TOLLENAAR, M. Source: sink ratio and leaf senescence in maize:: II. Nitrogen metabolism during grain filling. **Field Crops Research**, v. 60, n. 3, p. 255-265, 1999b.

REICH, P. B. WALTERS, M. B. ELLSWORTH, D. S. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological monographs**, v. 62, n. 3, p. 365-392, 1992.

RICHARDS, R. A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. suppl 1, p. 447-458, 2000.

ROGGATZ, U. MCDONALD, A. J. S. STADENBERG, I. SCHURR, U. Effects of nitrogen deprivation on cell division and expansion in leaves of *Ricinus communis* L. **Plant, Cell & Environment**, v. 22, n. 1, p. 81-89, 1999.

SALLA, L. RODRIGUES, J. C. MARENCO, R. A. Teores de clorofila em árvores tropicais determinados com o SPAD-502. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. suppl 2, p. 159-161, 2007.

SANTOS, R. F. dos. KOURI, J. Aspectos econômicos do agronegócio da mamona no Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE MAMONA, 2., 2006, Aracajú. **Anais...** Campina Grande - PB: Embrapa Algodão, 2006. 1 CD-ROM.

SCHURR, U., HECKENBERGER, U., HERDEL, K., FEIL, R. Leaf development in *Ricinus communis* during drought stress: dynamics of growth processes, of cellular structure and of sink–source transition. **Journal of experimental Botany**, v. 51, n. 350, p. 1515-1529, 2000.

SEARA (Fortaleza, CE). **Projeto recuperação da cotonicultura estadual**. Fortaleza: 1989. p.32- 39.

SEVERINO, L. S. AULD, D. L. A framework for the study of the growth and development of castor plant. **Industrial Crops and Products**, v. 46, p. 25-38, 2013.

SEVERINO, L. S. AULD, D.L., BALDANZI, M., CÂNDIDO, M.J.D., CHEN, G., CROSBY, W. A review on the challenges for increased production of castor. **Agronomy journal**, v. 104, n. 4, p. 853-880, 2012.

SEVERINO, L. S. FREIRE, M. A. LUCENA, A. M. VALE, L. S. Sequential defoliations influencing the development and yield components of castor plants

(*Ricinus communis* L.). **Industrial Crops and Products**, v. 32, n. 3, p. 400-404, 2010.

SEVERINO, L. S. CARDOSO, G. D. VALE, L. S. SANTOS, J. W. **Método para Determinação da Área Foliar da Mamoneira**. Campina Grande - PB: EMBRAPA Algodão, 2005. 20p. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 55).

SILVA, F. V. F. S. **Metabolismo e crescimento de *Ricinus Communis* L. sob temperatura supraótima e elevado nível de CO₂**. 2011. 79f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal da Paraíba, Areia, 2011.

SILVA, S. D. **Efeito do uso de torta de mamona do processo de produção de biodiesel direto da semente em solo da Chapada do Apodi – RN**. 2010. 142Ff. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2010.

SILVA, W. J. da. Aptidões climáticas para as culturas do girassol, damamona e do amendoim. Informe Agropecuário, Belo Horizonte, MG, v.7. n. 82, p. 24-28, 1981.

SINCLAIR, T. R. DE WIT, C. T. Analysis of the carbon and nitrogen limitations to soybean yield. **Agronomy Journal**, v. 68, n. 2, p. 319-324, 1976.

SMITH, A.M. STITT, M. Coordination of carbon supply and plant growth. **Plant, cell & Environment**, v. 30, n. 9, p. 1126-1149, 2007.

STÖCKLE, C. O.; KEMANIAN, A. R. Crop radiation capture and use efficiency: a framework for crop growth analysis. In: **Crop physiology: applications for genetic improvement and agronomy**. Academic Press San Diego, 2009. p. 145-170.

SU, Jong-Ching. Starch synthesis and grain filling in rice. **Developments in crop science**, v. 26, p. 107-124, 2000.

SUÁREZ, N. Leaf lifetime photosynthetic rate and leaf demography in whole plants of *Ipomoea pes-caprae* growing with a low supply of calcium, a 'non-mobile' nutrient. **Journal of experimental botany**, p. erp351, 2010.

TAGHI GHARIBZAHEDI, Seyed Mohammad *et al.* A survey on moisture-dependent physical properties of castor seed (*Ricinus communis* L.). **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, n. 1, p. 1, 2011.

TAIZ, L. ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 4ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.

TÁVORA, F. J. A. **A cultura da mamona**. Fortaleza: EPACE, 1982. 111p.
VINCENT, Grégoire. Leaf life span plasticity in tropical seedlings grown under contrasting light regimes. **Annals of Botany**, v. 97, n. 2, p. 245-255, 2006.

WEISS, E. A. **Oilseed crops**. 2.ed. Oxford: Blackwell Science, 2000. 364p.

YEMM, E. W. WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochemical journal**, v. 57, n. 3, p. 508-14, 1954.

ZHANG, H. ZHOU, D. MATTHEW, C. WANG, P. ZHENG, W. Photosynthetic contribution of cotyledons to early seedling development in *Cynoglossum divaricatum* and *Amaranthus retroflexus*. **New Zealand Journal of Botany**, v. 46, n. 1, p. 39-48, 2008.

ZHENG, W. WANG, P. ZHANG, H. ZHOU, D. Photosynthetic characteristics of the cotyledon and first true leaf of castor (*Ricinus communis* L.). **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, n. 6, p. 702, 2011.

ZHOU, G. MA, B. L. LI, J. FENG, C. LU, J. QIN, P. Determining salinity threshold level for castor bean emergence and stand establishment. **Crop science**, v. 50, n. 5, p. 2030-2036, 2010.

ZOTZ, G. WINTER, K. Photosynthesis of a tropical canopy tree, *Ceiba pentandra*, in a lowland forest in Panama. **Tree Physiology**, v. 14, n. 11, p. 1291-1301, 1994.