

***Jatropha curcas* una Alternativa para la Obtención de Biodiésel sin Afectar al Sector Alimentario**

Rosa Ma. Galaz-Ávalos, Randy Noé Avilez-Montalvo, Celia Maricruz Ucan-Uc, Javier Adolfo Chan-López y *Víctor M. Loyola-Vargas

*Unidad de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas, Centro de Investigación Científica de Yucatán *Correo electrónico vmloyola@cicy.mx*

If biofuels are to help the fight against climate change, they have to be made from more appropriate materials and in better ways¹

RESUMEN

Jatropha curcas L. es una planta multipropósito y de considerable potencial para la producción de biodiésel. El género *Jatropha* es morfológicamente diverso y tradicionalmente se propaga a través de esquejes. En términos agrícolas y beneficios económicos el potencial completo de *Jatropha* está lejos de realizarse. Si este potencial se va a concretar, se requiere de mucha más investigación con la ayuda de herramientas bioquímicas, celulares y moleculares para poder proveer de plantas elite para generar la materia prima para la producción de biodiésel. Las técnicas biotecnológicas pueden ser el pegamento que una todo el conocimiento para introducir las características deseables que son necesarias en *Jatropha* para desarrollar todo su potencial como fuente de biocombustibles.

Palabras clave: biocombustible, *jatropha*, biodiésel,

ABSTRACT

Jatropha curcas L. is a multipurpose plant and considerable potential for biodiesel production. The genus *Jatropha* is morphologically diverse and traditionally propagated through cuttings. In terms of agricultural and economic benefits the full potential of *Jatropha* is far from done. If this potential is to realize, it requires much more research tools with the help of biochemical, cellular and molecular techniques in order to provide the elite raw material for biodiesel production. Biotechnological techniques can be the glue that joins all knowledge to introduce the desirable traits in *Jatropha* that are necessary to realize its full potential as a biofuel source.

Key words: biofuel, *jatropha*, biodiesel.

¹ Tollefson, Nature, 451: 880 – 883, (2008)

INTRODUCCIÓN

El uso de aceites vegetales para mover motores de combustión no es una idea nueva (Songstad *et al.*, 2009). Desde hace más de un siglo se han producido diversos intentos para usarlos como biocombustibles (Knothe, 2005). Rudolf Diesel dedicó los últimos años de su vida a este campo del conocimiento, y en el prólogo del libro que publicó en el año 1913 escribió: "...el uso de aceites vegetales como combustible para motores puede ser insignificante actualmente. Pero dichos aceites pueden llegar a ser, con el curso del tiempo, tan importantes como el petróleo y el carbón lo son hoy en día...." (Diesel, 1913).

En la actualidad, el aceite de semillas de soya, girasol, colza y algodón (Chang *et al.*, 1996; Karmee *et al.*, 2004; Scott *et al.*, 2008), así como de jojaba (*Simmondsia chinensis*), Karanja (*Pongamia pinnata*), Kokum (*Garcinia indica*), Mahua (*Madhuca indica*), Neem (*Azadirachta indica*), Simarouba (*Simarouba glauca*), rábano (*Moringa oleifera*), Tumba (*Citrullus colocynthis*), alcachofa (*Helianthus tuberosus*), higuera (*Ricinus communis*) y *Camelina* spp. está siendo usado para la producción de biodiésel. Sin embargo, *Jatropha curcas* y *Pongamia pinnata* son las plantas con más potencial como materia prima en los países tropicales.

En particular, *Jatropha* y *Pongamia* son plantas que pueden tolerar condiciones medio ambientales que no pueden tolerar los cultivos utilizados para producir

alimentos (Wiebe *et al.*, 2008). Hoy en día existen grandes extensiones de tierra marginal en las que podrían cultivarse estas plantas. Esto permitiría reducir la competencia con cultivos de uso alimentario. Adicionalmente, este tipo de cultivos podrían ayudar con la restauración de vegetación degradada, secuestro de carbono y servicios ambientales locales (Robertson *et al.*, 2008; Tilman *et al.*, 2006; 2009; Wiebe *et al.*, 2008).

JATROPHA

Entre todos los cultivos que producen aceite, *Jatropha curcas* (*Euphorbiaceae*) se ha convertido en una planta con un gran potencial para la industria del biodiésel y en la que se están realizando grandes inversiones para su investigación y para el desarrollo, procesado y conversión en biodiésel (Rajagopal, 2008).

J. curcas (del griego *iatrós* = médico y *trophé* = alimentos) es una planta multipropósitos con muchos atributos y considerable potencial como fuente para la producción de biodiésel (Openshaw, 2000). Sin embargo, se conoce poco para hacerla una planta exitosa. Es un arbusto perenne leñoso (Fig. 1 y 2) cuyo origen se localiza en México y parte de Centroamérica (Deore & Johnson, 2008; Ganesh Ram *et al.*, 2008; Rodríguez-Acosta *et al.*, 2009) y que actualmente se encuentra disperso a través de las regiones tropicales y subtropicales del mundo.

La planta es tolerante a la sequía (Gübitz *et al.*, 1999), está bien adaptada a



Fig. 1. Planta de *J. curcas* en el banco de germoplasma de la UNACH en Villa Flores, Chiapas.

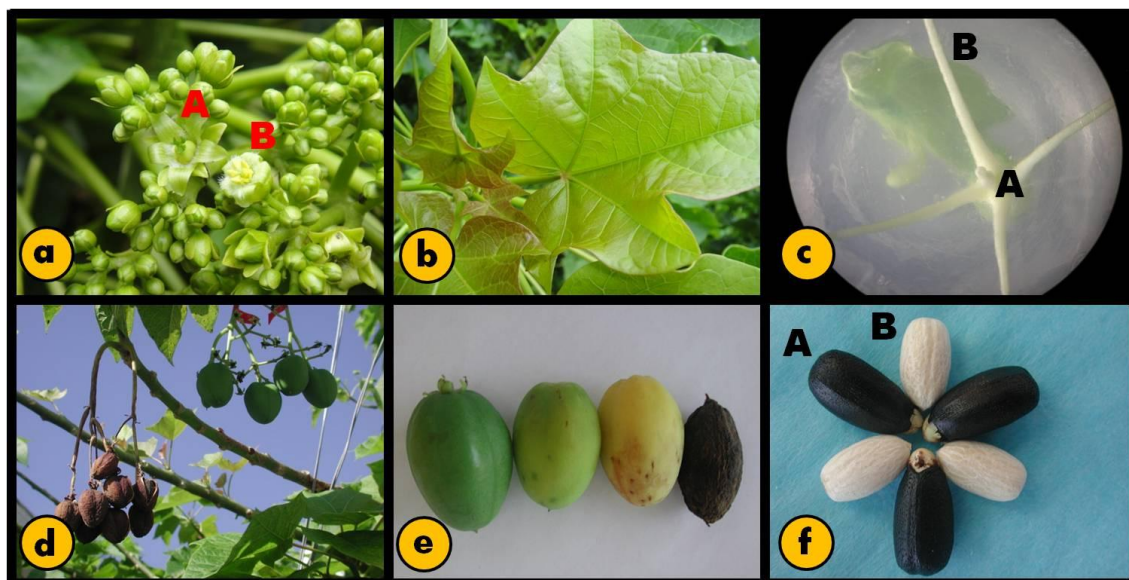


Fig. 2. a) De izquierda a derecha, flores femenina (A) y masculina (B) de *J. curcas*; b) hojas. c) raíz central y raíces periféricas. d) distribución de los frutos. e) cambios de coloración y maduración del fruto. f) semilla con y sin testa.

los suelos semiáridos de las zonas marginales y necesita sólo una lluvia moderada de entre 300 y 1,000 mm por año. Por ejemplo, en estudios realizados en Egipto se ha determinado que sólo necesita de 6 L de agua por semana durante su crecimiento (Abou Kheira & Atta, 2009) y que la composición de los ácidos grasos no cambia con el régimen de irrigación. Gerbens-Leenes *et al.* (2009) han puesto en tela de juicio la viabilidad ecológica de una serie de cultivos que se utilizan para la producción de biocombustibles, *Jatropha* incluida. Sin embargo, Maes *et al.* (2009) han publicado una respuesta en la que se argumenta principalmente que se sobreestimó de manera importante la huella hídrica de *Jatropha*. Por lo tanto, el tema del agua y la producción de biocombustibles es una cuestión abierta a discusión.

Jatropha puede crecer en suelos pedregosos o arenosos con un contenido bajo de nutrimentos y casi sin suministros extras (Li *et al.*, 2008b) y no requiere de un régimen nutricional especial. *J. curcas* prefiere el sol directo y es ligeramente tolerante a la salinidad. Su rendimiento y cultivo está limitado por algunos extremos abióticos, especialmente frío y sequía (Adebawale & Adedire, 2006). La planta se establece fácilmente y crece rápidamente (Wiebe *et al.*, 2008). La planta vive hasta 50 años y fructifica anualmente por más de 30 años (Francis *et al.*, 2005). Jongschaap *et al.* (2007) dicen que en escala modesta el cultivo de *Jatropha* puede ayudar a la conservación del agua, recuperación del

suelo, control de la erosión y emplearse para cercas vivas, leña, fertilizante, combustible para alumbrado, producción de jabón, e insecticidas. Otros usos incluyen, la producción de forraje, cera, cosméticos, pesticidas y fármacos anticancerígenos (Mampane *et al.*, 1987; Openshaw, 2000; Staubmann *et al.*, 1999). Su aceite tiene acción purgativa, en enfermedades de la piel y se usa para disminuir el dolor causado por el reumatismo, en tanto que el látex tiene propiedades antimicrobianas (Jongschaap *et al.*, 2007). El extracto de sus hojas es utilizado como un eficaz pesticida (Heller, 1996), en tanto que la decocción de la corteza del tallo sirve como antidismerorreico y abortivo (Beyra *et al.*, 2005) cicatrizante, antiséptico, diurético, emético y antiinflamatorio. También es útil para cocinar y para generar electricidad (Kalbande *et al.*, 2008; Wiebe *et al.*, 2008). Otras especies de *Jatropha* también poseen diferentes propiedades medicinales (Sánchez-Medina *et al.*, 2001; Schmeda-Hirschmann *et al.*, 1996; Trebien *et al.*, 1988). Las semillas de *Jatropha* pueden ser procesadas fácilmente (Forson *et al.*, 2004). El valor energético de las semillas de *Jatropha* es de 13.647 kcal g⁻¹ (Banerji *et al.*, 1985).

Las semillas de *Jatropha* (Fig. 2) rinden aproximadamente de 6 a 8 TM ha⁻¹ y contienen entre 20 y 40% de aceite con un patrón de ácidos grasos similar al de los aceites comestibles (Annarao *et al.*, 2008; de Oliveira *et al.*, 2009; Gübitz *et al.*, 1999; Hawash *et al.*, 2009; Om Tapanes *et al.*, 2008). Recientemente, en China se obtuvo

un rendimiento de 66.4% de aceite de sus semillas (Chen *et al.*, 2006). El aceite de *Jatropha*, contiene predominantemente ácidos linoleico y oleico, los cuales constituyen del 72 al 80% de los ácidos grasos totales (Banerji *et al.*, 1985; de Oliveira *et al.*, 2009; Gübitz *et al.*, 1999; Hawash *et al.*, 2009; Om Tapanes *et al.*, 2008). Otros ácidos grasos presentes en el aceite incluyen los ácidos palmítico y estéarico (Deore & Johnson, 2008), así como los ácidos caprílico, mirístico, palmitoleico, araquídico, behénico y lignocérico (Ogboke & Akano, 1993).

El estudio del desarrollo de la semilla de *J. curcas* muestra la presencia de ácidos grasos libres, metil ésteres de ácidos grasos y ésteres de triglicérol junto con pequeñas cantidades de esteroides. Las semillas jóvenes sintetizan predominantemente lípidos polares. Se ha determinado que la síntesis de los lípidos inicia alrededor de tres semanas después de la fertilización (Catzín-Yupit y Loyola-Vargas, datos no publicados). A partir de la cuarta semana las semillas sintetizan activamente triacilglicéridos (Annarao *et al.*, 2008).

A pesar de la considerable inversión en proyectos que se están realizando en diferentes países, no hay disponibles datos científicos confiables de la agronomía de *Jatropha*. La información sobre las relaciones entre rendimiento y variables tales como suelo, clima, manejo y material genético en el cual basar las decisiones de inversión están pobremente documentadas. La evidencia actual muestra un amplio

rango de rendimiento que no pueden relacionarse con parámetros tales como la fertilidad del suelo y la disponibilidad del agua (Jongschaap *et al.*, 2007; Wiebe *et al.*, 2008).

Ciertamente, parece ser que las muchas buenas características que se le atribuyen a *Jatropha* no tienen como base experiencias serias.

La planta

La floración de *Jatropha* es monoica, en la misma inflorescencia están presentes flores masculinas y flores femeninas (Fig. 2a). Las flores son pequeñas, de 6 a 8 mm, con pétalos de 6 a 7 mm de largo. La longitud del pecíolo va entre 6 y 23 mm (Toral *et al.*, 2008). Son flores verdosas o blanco-amarillas de 10 a 25 cm de largo y con un pedúnculo de 4 a 10 cm (Fig. 2a). Las flores femeninas presentan brácteas acuminadas y las masculinas presentan brácteas aovadas y pedicelos pubescentes. La inflorescencia se forma terminalmente en el eje axial de la hoja en las ramas que rinde un manojo de aproximadamente entre 5 y 10 frutos ovoides o más. Los frutos son cápsulas drupáceas y ovoides, al inicio son carnosos de 2.5 a 4 cm de largo por 2 cm de ancho, elipsoidales y lisas que cuando maduran van cambiando a amarillas (Fig. 2d, e). Para el desarrollo del fruto se necesita 90 días desde la floración hasta la maduración de la fruta (Toral *et al.*, 2008). El fruto es trilobular (dividido en tres partes) con semillas en cada cavidad, formado por una cáscara dura y leñosa, indehisciente que no se abre para que no salga la

semilla, hasta que llegue la maduración, inicialmente es de color verde, pasando a color amarillo, luego pasa a color café, hasta cambiar un color negro cuando alcanza el estado de maduración (Fig. 2e) (González-Pinacho, 2009). El fruto es grande y produce tres almendras negras cada una llega a medir hasta 2.0 cm de largo por 1.3 de diámetro cuando el fruto está seco. Dentro de la envoltura de la semilla hay una capa cubriendo la almendra; el albumen, blanco oleaginoso, contiene al embrión provisto de dos hojas cotiledonares. La semilla de *Jatropha* pesa de 0.55 a 0.79 pero dependerá de la variedad y los tratamientos que se le dé a la semilla (Fig. 2f). La semilla es cosechada cuando la cápsula está madura y ésta cambia del verde a amarillo, esto ocurre después de dos a cuatro meses desde la fertilización.

Biodiversidad

El género *Jatropha* es morfológicamente diverso y comprende entre 170 y 200 especies, las cuales están distribuidas principalmente en las regiones tropicales secas de América (Deore & Johnson, 2008; Ganesh Ram *et al.*, 2008), 45 de ellas se encuentran en México y el 77% de las especies de *Jatropha* son endémicas de México (Rodríguez-Acosta *et al.*, 2009). En México *J. curcas*, es la especie con distribución más amplia, se le registra en los estados de Yucatán, Tabasco, Chiapas, Oaxaca, Veracruz, Guerrero, Puebla, Morelos, Nayarit, Jalisco, Michoacán y Sinaloa (Rodríguez-Acosta *et*

al., 2009). En México ha sido cultivada desde tiempos precolombinos y era conocida y utilizada por los mayas (Toral *et al.*, 2008).

J. curcas recibe diferentes nombres comunes en los países de América Latina, entre otros, piñoncillo, piñón o pistache mexicano (México), curi-i- vai, piñón de leche o piñón botija (Cuba), Tempate (Costa Rica), Pinhao manso (Brasil), piñol (Perú); cotoncillo (Honduras); piñón y tempate (Guatemala y Nicaragua) (Toral *et al.*, 2008). Otros nombres son: coquito, capate, higo del duende, barbasco, higo de infierno, purga de fraile, tua tua, *pinhao manso* etc. y *physic nut* en países angloparlantes. El nombre "tempate" se deriva de un vocablo náhuatl que significa "medicina de la boca", refiriéndose al uso de la savia para curar erupciones de la boca. En la península de Yucatán se le conoce como Sikil-té, palabra maya y en totonaca como Chu'ta.

La *Jatropha* tiene tres variedades: una de Nicaragua, una mexicana (que se distingue por sus semillas con menos o nula toxicidad) y una de Cabo Verde (Heller, 1996). La *Jatropha* fue introducida después en África y Asia y ahora se cultiva en todo el mundo (Sujatha & Prabakaran, 1997). Las especies de *Jatropha* esencialmente se reproducen por polinización cruzada lo cual produce un alto grado de variación. Esta variación le ha permitido a *Jatropha* adaptarse a un vasto rango de condiciones edáficas y ecológicas (Rao *et al.*, 2008) y ofrece al mejorador un extenso rango de posibilidades para llevar

a cabo una amplia selección de semillas con los atributos deseados (Ginwall *et al.*, 2005). La variabilidad de *Jatropha* también se refleja en la diversidad en el contenido de aceite de las semillas (Kaushik *et al.*, 2007), en el rendimiento; en el tamaño, peso y forma de la semilla (Kaushik *et al.*, 2007; Rao *et al.*, 2008), así como en el tiempo de floración (Sunil *et al.*, 2009) y en la relación del número de flores femeninas y masculinas (Rao *et al.*, 2008).

Extremos ambientales

Los diferentes extremos ambientales son uno de los factores limitantes que afectan adversamente el crecimiento y el desarrollo de las plantas, especialmente a las especies vegetales del trópico y del subtropical. Se sabe que los mecanismos que contienen con los extremos ambientales son complejos y multigénicos (Hughes & Dunn, 1996; Thomashow, 1998; Thomashow, 1999). De los diferentes procesos fisiológicos, la fotosíntesis es usualmente uno de los más sensibles a los extremos ambientales.

Mientras que *J. curcas* puede resistir heladas ligeras (1,700 m de altitud), es relativamente sensible a bajas temperaturas (Heller, 1996; Luo *et al.*, 2006; Wan *et al.*, 2006). El daño debido a bajas temperaturas puede producir una drástica disminución en el contenido de clorofila y de los ácidos grasos insaturados de la membrana de *J. curcas* y en la sobrevivencia de las semillas (Luo *et al.*, 2006; Wan *et al.*, 2006). Las proteínas involucradas en la fotosíntesis y las

funciones del fotosistema II de plántulas de *J. curcas* son relativamente sensibles a las bajas temperaturas, especialmente durante las primeras 12 horas del congelamiento (Liang *et al.*, 2007). La fluorescencia de la clorofila indica la presencia de un mecanismo de protección a la fotoinhibición en estadios tempranos del congelamiento. Se ha determinado que ocho proteínas relacionadas con la fotosíntesis cambian significativamente durante el congelamiento (Liang *et al.*, 2007).

Kumar *et al.*, (2008) han determinado que la exposición a la sal de callos de *J. curcas*, disminuye su contenido de K, Ca y Mg y aumenta el de Na, así como el de algunas enzimas involucradas en el metabolismo de los radicales libres.

BIOTECNOLOGÍA

Varias de las biotecnologías existentes pueden emplearse para mejorar la producción de bioenergía, por ejemplo, en el desarrollo de materia prima para la producción de biomasa y para mejorar la conversión de biomasa en biocombustible (Wiebe *et al.*, 2008). Las variedades de plantas que se usan actualmente para la primera generación de biocombustibles han sido seleccionadas por sus características relevantes para la producción de alimentos y/o alimento para ganado y no por características que favorezcan su uso como materia prima para la producción de biocombustibles.

La biotecnología puede ayudar a acelerar la selección de variedades que sean más apropiadas para la producción de

biocombustibles –con un aumento en la producción de biomasa por hectárea, aumento en el contenido de aceites o de azúcares fermentables, o que mejoren las características de procesamiento que faciliten su conversión a biocombustibles-. Los campos de la genómica, proteómica y metabolómica jugarán una creciente e importante función en ello. La secuencia de genomas de diversas especies que pueden ser utilizadas como materia prima de primera generación, tales como maíz, sorgo y soya, ya han sido terminados o están a punto de ser terminados². Además de las “omics”, se pueden aplicar otras biotecnologías como la selección asistida por marcadores y la modificación genética.

Jatropha se propaga a escala masiva por siembra directa de las semillas o por esquejes (Li *et al.*, 2008b), sin embargo, el bajo rendimiento de semilla y la facilidad con que se sacan las plantas de los suelos pobres y marginales impiden la utilidad práctica de estos métodos de propagación. Además, se requiere del uso de métodos biotecnológicos para introducir rasgos deseables en las diferentes especies de *Jatropha*. Actualmente se han reportado protocolos de cultivo de tejidos para el cultivo de endospermo y la propagación rápida de genotipos selectos de *Jatropha* (Deore & Johnson, 2008; He *et al.*, 2009; Jha *et al.*, 2007; Khurana-Kaul *et al.*, 2010; Kochhar *et al.*, 2008; Kumar *et al.*, 2011; Misra *et al.*, 2010; Purkayastha *et al.*, 2010;

Rajore & Batra, 2005; Sujatha *et al.*, 2000; 2005; Sujatha & Dhingra, 1993; Sujatha & Mukta, 1996; Varshney & Johnson, 2010; Weida *et al.*, 2003).

También se han reportado diversos protocolos para la regeneración de plantas de *J. integerrima* (Sujatha & Dhingra, 1993). Sujatha *et al.* (2005) desarrollaron un método para la diferenciación de brotes adventicios combinados con callos a partir de explantes vegetativos de *J. curcas* no tóxica. Weida *et al.* (2003) reportaron la inducción de brotes a partir de callos de *J. curcas*. A pesar de que se han reportado diferentes sistemas de regeneración a partir de explantes de hoja, la presencia de callos no es deseable para la producción de plantas (Deore & Johnson, 2008). En nuestro laboratorio hemos desarrollado todos los protocolos de cultivo de tejido para *Jatropha*, con el fin de utilizarlos en técnicas de transformación (Fig. 3).

La calidad de las plantas de *J. curcas* obtenidas por técnicas de cultivo de tejidos vegetales no muestra diferencias con plantas obtenidas por técnicas tradicionales (Sujatha & Dhingra, 1993). Sin embargo, en un reporte reciente se demostró que las plantas propagadas clonalmente (cutting-raised) se comportan mejor en el campo que las producidas a partir de semilla (Kochhar *et al.*, 2008).

Ingenierías genética y metabólica

Si bien es posible utilizar técnicas de mejoramiento convencional para

²http://genomeevolution.org/wiki/index.php/Sequenced_plant_genomes

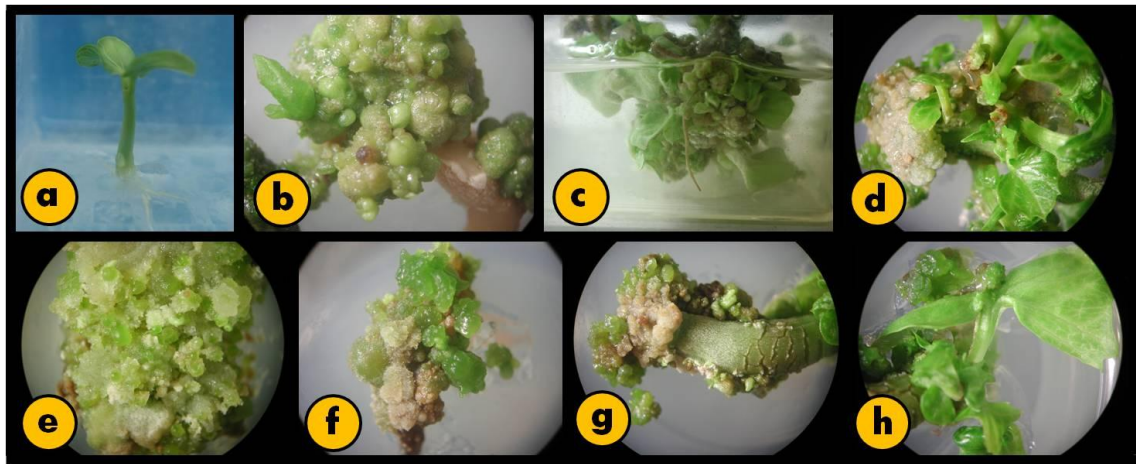


Fig. 3. a) Planta de *J. curcas* de 8 días en cultivo *in vitro*, b) y c) embriones somáticos a partir de raíces de plántulas en hidroponía de 60 días en cultivo; d) brotes a partir de hipocotilo de 90 días en cultivo; e) embriones en estadio globular presentes en callo de hipocotilo de 180 días en cultivo; f) embriones obtenidos a partir de hoja de 60 días en cultivo; g) embriones a partir de hipocotilo después de 120 días en cultivo; h) plantas obtenidas a partir de embriones somáticos. Los cultivos en b, c y f están en medio de Murashige y Skoog (1962) con 13.3 μM de BA + 17.1 μM de AIA, los cultivos d, e, g, f y h están en medio Murashige y Skoog (1962) con 2.22 μM de BA + 0.49 μM de IBA.

seleccionar líneas que podrían tener rasgos agronómicos mejorados, dicho proceso consume tiempo y requiere de una mano de obra intensiva (Murphy, 2006; Scarth & Tang, 2006). El advenimiento de la ingeniería genética trajo consigo nuevas estrategias para el mejoramiento genético de las plantas, permitiendo la introducción directa de genes que codifican para el atributo de interés (Klee *et al.*, 1987). Este hecho no solo permite una incorporación más precisa de la información genética en la planta blanco (comparado con la transferencia variable y sin control que se lleva a cabo durante la recombinación sexual), pero también evade la necesidad de compatibilidad sexual entre las líneas parentales (Murphy, 2006). Así es posible modificar genéticamente a una planta con

genes provenientes de cualquier organismo, no sólo con los genes relacionados a la especie (Klee *et al.*, 1987).

Así, el potencial de introducir rasgos novedosos en cultivos de plantas superiores ha permitido a los investigadores considerar el concepto de semilla de aceite diseñada, a la cual se le han añadido características no presentes en los cultivos actuales (tales como soya, maíz, brásica, etc.) (Murphy, 1994; Thelen & Ohlrogge, 2002). Tales semillas podrían contener ácidos grasos que sean útiles en procesos industriales, ya sea como lubricantes o como materia prima para otros usos (Jaworsky & Cahoon, 2003; Singh *et al.*, 2005). Por ejemplo, LS9, Inc. (Renewable Petroleum Company™), es

una compañía biotecnológica en el sur de San Francisco que ha desarrollado biocombustibles con base en el poder de la biología sintética. Los científicos de esta compañía están trabajando para transformar los ácidos grasos naturales producidos por *E. coli* en combustibles hidrocarbonados específicos.

La transformación mediada por *Agrobacterium tumefaciens* se ha convertido en el método más usado en la investigación de plantas, así como la principal tecnología para la generación de plantas transgénicas (Miki & McHugh, 2004; Von Wettstein, 2007). Para aplicar este método a *J. curcas*, un prerrequisito es el establecimiento de un sistema eficiente de regeneración. Recientemente, se han publicado varios protocolos para la transformación de *J. curcas* (Kumar *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2008b; Li *et al.*, 2006; Purkayastha *et al.*, 2010). Si bien no en todos se han regenerado plantas transgénicas.

La transformación de *J. curcas* se ha llevado a cabo con *A. tumefaciens* (Kumar *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2008b) y con bombardeo con partículas recubiertas con el plásmido pBI426 conteniendo una fusión de GUS-NPT II bajo el control de un promotor doble 35S (Purkayastha *et al.*, 2010). Se han transformado diferentes tejidos como hoja (Kumar *et al.*, 2010), meristemas apicales (Purkayastha *et al.*, 2010) y cotiledones (Li *et al.*, 2008b). Se ha determinado que *J. curcas* es insensible a la cefotaxima, mientras que es sensible a la kanamicina, higromicina y a la

fospinotricina, antibióticos empleados para la eliminación de la bacteria después del evento de transformación. Los tres últimos antibióticos suprimen la morfogénesis (Li *et al.*, 2006). Esta sensibilidad a la higromicina fue utilizada por Kumar *et al.*, (2010) para seleccionar brotes transgénicos a los que se les ha introducido el gene de la higromicina-fosfotransferasa; en este caso la eficiencia de la transformación alcanzó el 29% (Kumar *et al.*, 2010).

Estos esfuerzos han sido llevados a cabo para establecer las condiciones de la transformación y en algunos casos de la regeneración de los brotes regenerados. En ninguno de los casos se han introducidos genes para mejorar a la planta, ya sea en términos fisiológicos o en relación con la biosíntesis de sus triacilglicéridos.

ACEITES VEGETALES COMO FUENTE PARA LA PRODUCCIÓN DE BIODIESEL

Los aceites vegetales están constituidos principalmente por triglicéridos (triésteres), que son moléculas resultantes de la esterificación de la glicerina o glicerol (trialcohol) con tres moléculas de ácido graso (Hildebrand, 2011). En principio, cualquier fuente renovable de triglicéridos es materia prima óptima para la producción de biodiésel. La industria del biodiésel en el ámbito mundial nació con el aceite de colza, posteriormente los aceites de mayor producción y demanda en el mercado alimentario han sido los aceites de girasol, soya y palma aceitera. Sin embargo, para

la producción de biodiésel se requiere que no exista conflicto entre la producción de alimentos y la producción de aceite para la producción de biodiésel.

El biodiesel es el biocombustible de máximo crecimiento en el mercado durante los últimos años (Tao & Aden, 2009). Para su obtención se utilizan semillas de plantas oleaginosas como la soya, el sorgo o el girasol o grasa animal. Posteriormente este aceite se hace reaccionar con un alcohol (generalmente metanol, en un proceso denominado esterificación) en presencia de un catalizador para producir el biodiésel. Este proceso produce metil ésteres y como subproducto glicerina (Gerpen, 2010; Sastre *et al.*, 2008).

Aceite de Jatropha curcas.

Dada las desventajas que presenta el uso de cultivos de uso alimentario para la obtención de biodiésel, una alternativa viable es el cultivo de *J. curcas*, una

oleaginosa que presenta características favorables para la producción de biodiésel entre otras, las características fisicoquímicas del aceite de su semilla y su contenido de aceite, así como algunas características agronómicas de la planta, la hacen una buena fuente alterna para la producción de energía renovable (Heller, 1996; Parawira, 2010).

Jatropha no es la planta con el mayor contenido de aceite en sus semillas, ni tampoco la planta con los mejores rendimientos en la producción de aceite y biodiésel por hectárea (Tabla 1) (Winayanuwattikun *et al.*, 2008). Sin embargo, cuando se toman en cuenta parámetros como la comestibilidad de la planta, sus requerimientos nutricionales para crecer, etc. Al final se tiene una planta con una serie de cualidades que la hace un buen candidato para la producción de aceite para obtener biodiésel.

Tabla 1. Rendimiento promedio en la producción de aceite y biodiésel por hectárea. Recalculado de Winayanuwattikun *et al.* (2008) con permiso.

| Especie | Rendimiento de aceite (% p/p) | Rendimiento de aceite (kg ha ⁻¹) | Rendimiento biodiésel (kg ha ⁻¹) |
|----------------|-------------------------------|--|--|
| Palma aceitera | ND | 10,504 | 13,338 |
| Oliva | ND | 7,039 | 5,631 |
| Piñon | 43.8 | 2,163 | 1,731 |
| Sésamo | 63.8 | 1,606 | 1,285 |
| Almedro | 62.9 | 1,553 | 1,242 |

El género *Jatropha* contiene una amplia gama de compuestos, entre los más importantes se encuentran: los ésteres de forbol, que provocan el efecto purgante (Jongschaap *et al.*, 2007) sapogeninas,

lactonas, triterpenos, taninos, ésteres, toxoalbúminas, compuestos cianogénicos y además, contiene aceites y ácidos grasos como palmítico, oleico, linoleico, esteárico, etc. El aceite de *Jatropha* es de color

amarillo claro, inoloro y con sabor ligero a nuez. La composición del aceite contenido en sus semillas varía entre 20 y 60% dependiendo de la fuente consultada. Es de especial interés el hecho de que el contenido de los ácidos grasos saturados, palmítico y esteárico varía entre 17.8 y 25.1%, en tanto que el contenido de los ácidos grasos insaturados, palmitoleico, oleico y linoleico varía entre 51.8 y 96.7%

(Tabla 2). El contenido de ácidos grasos insaturados es un blanco para el trabajo biotecnológico, ya que a mayor contenido de éstos, menor el valor del índice de cetano, parámetro que mide la capacidad de ignición del biodiésel. Es deseable que los ácidos grasos insaturados sean convertidos en ácidos grasos saturados para mejorar la calidad del biodiésel obtenido.

Tabla 2. Perfil de ácidos grasos en el aceite de las semillas de *Jatropha curcas* reportado por diferentes grupos.

| Ácido graso | ¹ (%) | ² (%) | ³ (%) | ⁴ (%) |
|----------------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| Laúrico (12:0) | 5.9 | | | |
| Mirístico (14:0) | 2.7 | 0.38 | | 0-0.1 |
| Palmítico (16:0) | 13.5 | 16 | 18.22 | 14.1-15.3 |
| Estéarico (18:0) | 6.1 | 6-7 | 5.14 | 3.7-9.8 |
| Oleico (18:1) | 21.8 | 42-43.5 | 28.46 | 34.3-45.8 |
| Linoleico (18:2) | 47.4 | 33-34.4 | 48.18 | 29.0-44.2 |
| Otros | 2.7 | | | |
| Palmitoleico (16:1) | | 1-3.5 | | 0-1.3 |
| Linolénico (18:3) | | >0.8 | | 0-0.3 |
| Araquídico (20:0) | | 0.2 | | 0-0.3 |
| Gadoleico | | 0.12 | | |
| Behenico | | | | 0-0.2 |

¹(de Oliveira *et al.*, 2009); ²(Om Tapanes *et al.*, 2008); ³(Hawash *et al.*, 2009); ⁴(Gübitz *et al.*, 1999).

BIOSÍNTESIS DE LOS ÁCIDOS GRASOS EN *J. curcas*.

La biosíntesis de los ácidos grasos es un proceso complejo, e involucra la participación de diferentes organelos de la

célula. En el caso de *J. curcas* apenas se está iniciando el estudio de esta ruta metabólica. A la fecha se ha aislado el ADNc que codifica para la β -cetoacil-ACP sintasa III (KAS III; EC, 2.3.1.180) (Li *et al.*,

2008a). El ADNc clonado (denominado *JcKAS III*) contiene un marco de lectura que codifica para 400 aminoácidos con una masa molecular predicha de cerca de 42 kDa. La secuencia de aminoácidos deducida comparte 80% de identidad con la *KAS III* de otras especies vegetales y contiene una cisteína conservada en el sitio activo y el motivo G355NTSAAS361, el cual es responsable para la regulación del pegado de los acil-ACPs. Un análisis tipo Southern sugiere que *JcKAS III* se encuentra como copia única en el genoma de *J. curcas*. Un análisis de PCR de *tiempo real* muestra que *JcKAS III* se expresa en todos los tejidos examinados con una mayor expresión en las raíces y su expresión aumenta conforme se desarrolla la semilla (Li *et al.*, 2008a).

Otro de los genes estudiados en *J. curcas* corresponde a la esteroil-acil desaturasa (SAD; EC, 1.14.19.1). Este gen se obtuvo mediante técnicas de RT-PCR y RACE a partir de semillas en desarrollo de *J. curcas*. El alineamiento de la secuencia de aminoácidos deducida muestra que tiene una elevada similitud con otras esteroil-ACP desaturasas. El gen fue clonado y expresado en *Escherichia coli* y la actividad de la proteína recombinante se midió utilizando ferredoxina de espinaca. El análisis tipo Southern muestra que este gen es miembro de una pequeña familia. Los análisis tipo Northern revelaron que este gen se expresa de manera preponderante en frutos en desarrollo de *J. curcas* (Tong *et al.*, 2006).

Usando la misma técnica se clonó un fragmento de un ADNc de 1491 pb de una esteroil-ACP desaturasa a partir de semillas en desarrollo de *J. curcas*. El fragmento contiene un marco de lectura completo de 1191 pb (*JcSAD*). Su análisis muestra que codifica para una proteína con un péptido señal de 33 aminoácidos y un péptido de 363 aminoácidos. El análisis de su secuencia muestra que posee una elevada homología, tanto para la secuencia nucleotídica como para la secuencia de aminoácidos, con otras SADs de plantas. La identidad nucleotídica y peptídica de *JSAD* con las de *Ricinus communis* SAD (*RsAD*) es de 89 y 96.2% respectivamente. El modelaje molecular de *JcSAD* indica que su estructura tridimensional re-ensambla fuertemente la estructura cristalina de la *RsAD* (Luo *et al.*, 2007).

Recientemente Xu *et al.*, (2011) determinaron los perfiles de expresión temporal de 21 genes que participan en la biosíntesis de los triacilglicéridos. De los genes estudiados, 17 de ellos aumentan su expresión en semillas en desarrollo cuando su expresión se compara con la de la hoja.

En suma, se han estudiado algunos de los genes que codifican para las enzimas involucradas en la biosíntesis de los triacilglicéridos en *J. curcas*. Sin embargo, no hay un estudio sistemático de todo el proceso, y que incluya la medida de las actividades enzimáticas. Este es un campo de la investigación en *J. curcas* que requiere de atención inmediata.

CONCLUSIONES

En la actualidad las sociedades alrededor del mundo se encuentran inmersas en el trilema: conservación del medio ambiente, alimentos y biocombustibles (Buyx & Tait, 2011; Rosset, 2009; Tilman *et al.*, 2009). Los biocombustibles deben considerarse dentro del contexto del precio mundial para los alimentos, la crisis alimentaria en la que se encuentran inmersos diversos países y la compatibilidad con la soberanía alimentaria de las naciones (Rosset, 2009). Sin embargo, también es cierto que existen soluciones a la mano para resolverlo.

El mejoramiento genético de *J. curcas* está a la cabeza de estas posibles soluciones. El mejoramiento de la resistencia a enfermedades y extremos ambientales es la principal prioridad para hacer que esta planta un modelo exitoso para la producción de biocombustibles. Otra posibilidad de mejora es la manipulación de la ruta de biosíntesis de los ácidos grasos que forman los triacilglicéridos. Se puede modificar el perfil de los ácidos grasos producidos por las semillas, así como la cantidad que almacenan. También se puede manipular a la planta, mediante técnicas biotecnológicas, para que *J. curcas* pueda ser cultivada en terrenos que no tienen vocación agrícola. De esta forma, grandes áreas de terreno que se encuentran sin utilizar pueden ser utilizadas para su cultivo.

No hay una solución única al problema de la sustitución de combustibles fósiles.

Existe la posibilidad de utilizar otras plantas, como los agaves, para la producción de biocombustibles (Davis *et al.*, 2011). La planta que se escoja dependerá en gran medida de la zona agroecológica de la que se trate, así como de los factores sociales y económicos involucrados.

Algunos sectores están en mejor posición que otros para solucionar su problema energético. Entre los diversos factores que se deben considerar, se encuentran la estructura de los costos del combustible en la cadena productiva, la disminución en las emisiones contaminantes de cada industria en particular, la relación costo-beneficio, entre otros (Whitfield, 2011). Por ejemplo, la industria del transporte aéreo está mejor posesionada que la industria del transporte terrestre. Todos estos factores deberán tomarse en cuenta antes de tomar una decisión sobre el uso de biocombustibles.

AGRADECIMIENTOS

El trabajo del laboratorio de los autores ha tenido el financiamiento parcial de la BioRed (Conacyt).

REFERENCIAS

- Abou Kheira AA & Atta NMM (2009)
Response of *Jatropha curcas* L. to water deficit: yield, water use efficiency and oilseed characteristics. *Biomass Bioenerg.* 33: 1343-1350.
- Adebowale KO & Adedire CO (2006)
Chemical composition and insecticidal properties of the underutilized *Jatropha*

- curcas* seed oil. *Afr. J. Biotechnol.* 5: 901-906.
- Annarao S, Sidhu OP, Roy R, Tuli R & Khetrapal CL (2008) Lipid profiling of developing *Jatropha curcas* L. seeds using ¹H NMR spectroscopy. *Biores. Technol.* 99: 9032-9035.
- Banerji R, Chowdhury AR, Misra G, Sudarsanan G, Verma SC & Srivastava GS (1985) *Jatropha* seed oils for energy. *Biomass.* 8: 277-282.
- Beyra A, Leon MadC, Iglesias E, Ferraándiz D, Herrera R, Volpato G, Godínez D, Álvarez R & Guimaris M (2005) Estudios etnobotánicos sobre plantas medicinales en la provincia de Camaguey (Cuba). *Anal. Jard. Bot. Madrid.* 61: 185-204.
- Buyx A & Tait J (2011) Ethical framework for biofuels. *Science.* 332: 540-541.
- Chang DYZ, Van Gerpen JH, Lee I, Jonson IA, Hammond EG & Marley SJ (1996) Fuel properties and emissions of soybean oil esters as diesel fuel. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 73: 1549-1555.
- Chen Y-X, Mao Z-Q, Wu Z-B, Zhu H-P & Tang Z-Y (2006) Comprehensive exploitation and utilization of *Jatropha* oil plants. *China Oils Fats.* 31: 63-65.
- Davis SC, Dohleman FG & Long SP (2011) The global potential for Agave as a biofuel feedstock. *GCB Bioenergy.* 3: 68-78.
- de Oliveira JS, Leite PM, de Souza LB, Mello VM, Silva EC, Rubim JC, Meneghetti SMP & Suarez PAZ (2009) Characteristics and composition of *Jatropha gossypifolia* and *Jatropha curcas* L. oils and application for biodiesel production. *Biomass Bioenerg.* 33: 449-453.
- Deore A & Johnson T (2008) High-frequency plant regeneration from leaf-disc cultures of *Jatropha curcas* L.: an important biodiesel plant. *Plant Biotechnol. Rep.* 2: 7-11.
- Diesel R, (1913) Die Entstehung des Dieselmotors. Verlag von Julius Springer, Berlin.
- Forson FK, Oduro EK & Hammond-Donkoh E (2004) Performance of *Jatropha* oil blends in a diesel engine. *Renew. Ener.* 29: 1135-1145.
- Francis G, Edinger R & Becker K (2005) A concept for simultaneous wasteland reclamation, fuel production, and socio-economic development in degraded areas in India: Need, potential and perspectives of *Jatropha* plantations. *Nat. Res. Forum.* 29: 12-24.
- Ganesh Ram S, Parthiban K, Senthil Kumar R, Thiruvengadam V & Paramathma M (2008) Genetic diversity among *Jatropha* species as revealed by RAPD markers. *Genet. Resour. Crop Evol.* 55: 803-809.
- Gerbens-Leenes W, Hoekstra AY & van der Meer TH (2009) The water footprint of bioenergy. *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA).* 106: 10219-10223.
- Gerpen JV (2010) Biodiesel: small scale production and quality requirements. *Meth. Mol. Biol.* 581: 281-290.
- Ginwall HS, Phartyal SS, Rawat PS & Srivastava RL (2005) Seed source variation in morphology, germination and seedling growth of *Jatropha curcas*

Artículos

- Linn., in Central India. *Silvae Genet.* 54: 76-80.
- González-Pinacho JA (2009) Determinación de enfermedades fungosas asociadas al piñón (*Jatropha* spp.) en la Depresión Central de Chiapas. UACH, Villaflores, Chiapas.
- Gübitz GM, Mittelbach M & Trabi M (1999) Exploitation of the tropical oil seed plant *Jatropha curcas* L. *Biores. Technol.* 67: 73-82.
- Hawash S, Kamal N, Zaher F, Kenawi O & Diwani GE (2009) Biodiesel fuel from *Jatropha* oil via non-catalytic supercritical methanol transesterification. *Fuel.* 88: 579-582.
- He Y, Guo X, Lu R, Niu B, Pasapula V, Hou P, Cai F, Xu Y & Chen F (2009) Changes in morphology and biochemical indices in browning callus derived from *Jatropha curcas* hypocotyls. *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 98: 11-17.
- Heller J (1996) Physic Nut. *Jatropha curcas* L. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops. 1. Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben, International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Hildebrand D (2011) Lipid biosynthesis. In: Plant metabolism and biochemistry, Ashihara H Crozier A & Komamine A (eds). John Wiley & Sons, Ltd., Great Britain. pp. 27-65.
- Hughes MA & Dunn MA (1996) The molecular biology of plant acclimation to low temperature. *J. Exp. Bot.* 47: 291-305.
- Jaworsky J & Cahoon EB (2003) Industrial oils from transgenic plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6: 178-184.
- Jha T, Mukherjee P & Datta M (2007) Somatic embryogenesis in *Jatropha curcas* Linn., an important biofuel plant. *Plant Biotechnol. Rep.* 1: 135-140.
- Jongschaap REE, Corré WJ, Bindraban PS and Brandenburg WA (2007) Claims and facts on *Jatropha curcas* L.: global *Jatropha curcas* evaluation, breeding and propagation programme. Report 158. Plant Research International, Wageningen, Netherlands.
- Kalbande S, More G & Nadre R (2008) Biodiesel production from non-edible oils of *Jatropha* and *Karanj* for utilization in electrical generator. *Bioener. Res.* 1: 170-178.
- Karmee SK, Mahesh P, Ravi P & Chadha A (2004) Kinetics study of the base catalyzed transesterification of monoglycerides from *pongamia* oil. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 81: 425-430.
- Kaushik N, Kumar K, Kumar S, Kaushik N & Roy S (2007) Genetic variability and divergence studies in seed traits and oil content of *Jatropha* (*Jatropha curcas* L.) accessions. *Biomass Bioenerg.* 31: 497-502.
- Khurana-Kaul V, Kachhwaha S & Kothari S (2010) Direct shoot regeneration from leaf explants of *Jatropha curcas* in response to thidiazuron and high copper contents in the medium. *Biol. Plant.* 54: 369-372.
- Klee H, Horsch R & Rogers S (1987) *Agrobacterium*-mediated plant

- transformation and its further applications to plant biology. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 38: 467-486.
- Knothe G (2005) The history of vegetable oil-based diesel fuels. *In: The biodiesel handbook*, Knothe G van Gerpen J & Krahl J (eds). AOCS Press, Champaign, Illinois. pp. 4-15.
- Kochhar S, Singh SP & Kochhar VK (2008) Effect of auxins and associated biochemical changes during clonal propagation of the biofuel plant-- *Jatropha curcas*. *Biomass Bioenerg.* 32: 1136-1142.
- Kumar N, Pamidimarri S, Kaur M, Boricha G & Reddy M (2008) Effects of NaCl on growth, ion accumulation, protein, proline contents and antioxidant enzymes activity in callus cultures of *Jatropha curcas*. *Biologia.* 63: 378-382.
- Kumar N, Vijay Anand KG, Sudheer Pamidimarri DVN, Sarkar T, Reddy MP, Radhakrishnan T, Kaul T, Reddy MK & Sopori SK (2010) Stable genetic transformation of *Jatropha curcas* via *Agrobacterium tumefaciens*-mediated gene transfer using leaf explants. *Ind. Crop Prod.* 32: 41-47.
- Kumar N, Vijay Anand KG & Reddy MP (2011) *In vitro* regeneration from petiole explants of non-toxic *Jatropha curcas*. *Ind. Crop Prod.* 33: 146-151.
- Li J, Li M-R, Wu P-Z, Tian C-E, Jiang H-W & Wu G-J (2008a) Molecular cloning and expression analysis of a gene encoding a putative β -ketoacyl-acyl carrier protein (ACP) synthase III (KAS III) from *Jatropha curcas*, *Tree Physiol.* 28: 921-927.
- Li M, Li H, Jiang H, Pan X & Wu G (2008b) Establishment of an *Agrobacterium*-mediated cotyledon disc transformation method for *Jatropha curcas*. *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 92: 173-181.
- Li MR, Li HQ & Wu GJ (2006) Study on factors influencing *Agrobacterium*-mediated transformation of *Jatropha curcas*. *J. Mol. Cell Biol.* 39: 83-87.
- Liang Y, Chen H, Tang M-J, Yang P-F & Shen S-H (2007) Responses of *Jatropha curcas* seedlings to cold stress: photosynthesis-related proteins and chlorophyll fluorescence characteristics. *Physiol. Plant.* 131: 508-517.
- Luo T, Deng W-Y & Chen F (2006) Study on cold-resistance ability of *Jatropha curcas* growing in different ecological environments. *Acta Sci. Nat. Univ. Nei Mongol.* 37: 446-449.
- Luo T, Ma Dw, Xu Y, Deng WY, Xiao M, Qing Rw & Chen F (2007) Cloning and characterization of a stearyl-ACP desaturase gene from *Jatropha curcas*. *J. Shanghai Univ. (Eng. Ed.)*. 11: 182-188.
- Maes WH, Achten WMJ & Muys B (2009) Use of inadequate data and methodological errors lead to an overestimation of the water footprint of *Jatropha curcas*. *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*. 106: E91.
- Mampane KJ, Joubert PH & Hay IT (1987) *Jatropha curcas*: use as a traditional Tswana medicine and its role as a cause

- of acute poisoning. *Phytoh. Res.* 1: 50-51.
- Miki B & McHugh S (2004) Selectable marker genes in transgenic plants: applications, alternatives and biosafety. *J. Biotechnol.* 107: 193-232.
- Misra P, Gupta N, Toppo D, Pandey V, Mishra M & Tuli R (2010) Establishment of long-term proliferating shoot cultures of elite *Jatropha curcas* L. by controlling endophytic bacterial contamination. *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 100: 189-197.
- Murashige T & Skoog F (1962) A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.* 15: 473-497.
- Murphy DJ (1994) Manipulation of lipid metabolism in transgenic plants: Biotechnological goals and biochemical realities. *Biochem. Soc. Trans.* 22: 926-931.
- Murphy DJ (2006) Molecular breeding strategies for the modification of lipid composition. *In Vitro Cell. Dev. Biol. - Plant.* 42: 89-99.
- Ogbobe O & Akano V (1993) The physico-chemical properties of the seed and seed oil of *Jatropha gossipifolia*. *Plant Food. Hum. Nutr.* 43: 197-200.
- Om Tapanes NC, Gomes Aranda DA, de Mesquita Carneiro JW & Ceva Antunes OA (2008) Transesterification of *Jatropha curcas* oil glycerides: Theoretical and experimental studies of biodiesel reaction. *Fuel.* 87: 2286-2295.
- Openshaw K (2000) A review of *Jatropha curcas*: an oil plant of unfulfilled promise. *Biomass Bioenerg.* 19: 1-15.
- Parawira W (2010) Biodiesel production from *Jatropha curcas*: A review. *Sci. Res. Essays.* 5: 1796-1808.
- Purkayastha J, Sugla T, Paul A, Solleti S, Mazumdar P, Basu A, Mohommad A, Ahmed Z & Sahoo L (2010) Efficient *in vitro* plant regeneration from shoot apices and gene transfer by particle bombardment in *Jatropha curcas*. *Biol. Plant.* 54: 13-20.
- Rajagopal R (2008) Best practices for long-term *Jatropha* development. KnowGenix, Mumbai, India.
- Rajore S & Batra A (2005) Efficient plant regeneration via shoot tip explant in *Jatropha curcas* L. *J. Plant Biochem. Biot.* 14: 73-75.
- Rao G, Korwar G, Shanker A & Ramakrishna Y (2008) Genetic associations, variability and diversity in seed characters, growth, reproductive phenology and yield in *Jatropha curcas* (L.) accessions. *Tress-Struct. Funct.* 22: 697-709.
- Robertson GP, Dale VH, Doering OC, Hamburg SP, Melillo JM, Wander MM, Parton WJ, Adler PR, Barney JN, Cruse RM, Duke CS, Fearnside PM, Follett RF, Gibbs HK, Goldemberg J, Mladenoff DJ, Ojima D, Palmer MW, Sharpley A, Wallace L, Weathers KC, Wiens JA & Wilhelm WW (2008) Sustainable biofuels redux. *Science.* 322: 49-50.
- Rodríguez-Acosta M, Vega-Flores K, De Gante-Cabrera VH & Jiménez-Ramírez J (2009) Distribución del género *Jatropha* L. (Euphorbiaceae) en el

- estado de Puebla, México. *Polibotánica*. 28: 37-48.
- Rosset P (2009) Agrofuels, food sovereignty, and the contemporary food crisis. *B. Sci. Technol. Soc.* 29: 189-193.
- Sánchez-Medina A, García-Sosa K, May-Pat F & Peña-Rodríguez LM (2001) Evaluation of biological activity of crude extracts from plants used in Yucatecan Traditional Medicine Part I. Antioxidant, antimicrobial and β -glucosidase inhibition activities. *Phytomedicine*. 8: 144-151.
- Sastre S, Peguero G, Lomas P & Di Donato M (2008) Crítica y perspectivas de los AGRO (bio) combustibles: el caso de Cataluña en el contexto español. *In: AGRO (bio) combustible Por qué no nos salvarán*, Di DM (ed). Madrid. pp. 29-46.
- Scarth R & Tang J (2006) Modification of Brassica oil using conventional and transgenic approaches. *Crop Sci.* 46: 1225-1236.
- Schmeda-Hirschmann G, Razmilic I, Sauvain M, Moretti C, Muñoz V, Ruiz E, Balanza E & Fournet A (1996) Antiprotozoal activity of jatrogrossidione from *Jatropha grossidentata* and jatrophone from *Jatropha isabellii*. *Phytoth. Res.* 10: 375-378.
- Scott P, Pregelj L, Chen N, Hadler J, Djordjevic M & Gresshoff P (2008) *Pongamia pinnata*: An untapped resource for the biofuels industry of the future. *Bioener. Res.* 1: 2-11.
- Singh S, Zhou XR, Liu Q, Szymne S & Green AG (2005) Metabolic engineering of new fatty acids in plants. *Curr. Opi. Plant Biol.* 8: 197-203.
- Songstad D, Lakshmanan P, Chen J, Gibbons W, Hughes S & Nelson R (2009) Historical perspective of biofuels: learning from the past to rediscover the future. *In Vitro Cell. Dev. Biol. -Plant.* 45: 189-192.
- Staubmann R, Ncube I, Gübitz GM, Steiner W & Read JS (1999) Esterase and lipase activity in *Jatropha curcas* L. seeds. *J. Biotechnol.* 75: 117-126.
- Sujatha M & Dhingra M (1993) Rapid plant regeneration from various explants of *Jatropha integerrima*. *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 35: 293-296.
- Sujatha M, Makkar HPS & Becker K (2005) Shoot bud proliferation from axillary nodes and leaf sections of non-toxic *Jatropha curcas* L. *Plant Growth Regul.* 47: 83-90.
- Sujatha M & Mukta N (1996) Morphogenesis and plant regeneration from tissue cultures of *Jatropha curcas*. *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 44: 135-141.
- Sujatha M & Prabakaran AJ (1997) Characterization and utilization of Indian *Jatropha*. *Indian J. Plant Genet. Resour.* 10: 123-128.
- Sujatha M, Sivaraj N & Prasad MS (2000) Biochemical and histological changes during *in vitro* organogenesis in *Jatropha Integerrima*. *Biol. Plant.* 43: 167-171.
- Sunil N, Sivaraj N, Anitha K, Abraham B, Kumar V, Sudhir E, Vanaja M & Varaprasad K (2009) Analysis of diversity and distribution of *Jatropha curcas* L. germplasm using Geographic

- Information System (DIVA-GIS). *Genet. Resour. Crop Evol.* 56: 115-119.
- Tao L & Aden A (2009) The economics of current and future biofuels. *In Vitro Cell. Dev. Biol. -Plant.* 45: 199-217.
- Thelen JJ & Ohlrogge J (2002) Metabolic engineering of fatty acid biosynthesis in plants. *Met. Eng.* 4: 12-21.
- Thomashow MF (1998) Role of cold-responsive genes in plant freezing tolerance. *Plant Physiol.* 118: 1-8.
- Thomashow MF (1999) Plant cold acclimation: Freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50: 571-599.
- Tilman D, Hill J & Lehman C (2006) Carbon-negative biofuels from low-input high-diversity grassland biomass. *Science.* 314: 1598-1600.
- Tilman D, Socolow R, Foley JA, Hill J, Larson E, Lynd L, Pacala S, Reilly J, Searchinger T, Somerville C & Williams R (2009) Beneficial biofuels--The food, energy, and environment trilemma. *Science.* 325: 270-271.
- Tong L, Shu-Ming P, Wu-Yuan D, Dan-Wei M, Ying X, Meng X & Fang C (2006) Characterization of a new stearyl-acyl carrier protein desaturase gene from *Jatropha curcas*. *Biotechnol. Lett.* 28: 657-662.
- Toral O, Iglesias JM, Montes de Oca S, Sotolongo JA, García S & and Torsti M (2008) *Jatropha curcas* L., una especie arbórea con potencial energético en Cuba. *Pastos y Forrajes.* 31: 191-207.
- Trebien HA, Neves PCA, Yunes RA & Calixto JB (1988) Evaluation of pharmacological activity of a crude hydroalcoholic extract from *Jatropha elliptica*. *Phytoth. Res.* 2: 115-118.
- Varshney A & Johnson T (2010) Efficient plant regeneration from immature embryo cultures of *Jatropha curcas*, a biodiesel plant. *Plant Biotechnol. Rep.* 4: 139-148.
- Von Wettstein D (2007) From analysis of mutants to genetic engineering. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58: 1-19.
- Wan Q, Huang Y, Xiao X-X, Li Y-S & Ding B (2006) The preliminary report on seed character and seedling growth of *Jatropha curcas* geographical provenances. *J. Fujian For Sci Technol.* 33: 13-16.
- Weida L, Qim W, Lin T, Fang Y & Fang C (2003) Induction of callus from *Jatropha curcas* and its rapid propagation. *Chinese J. Appl. Environ. Biol.* 9: 127-130.
- Whitfield R (2011) The biojetfuel industry: its rapid emergence, future development, and likely profile. *P. I. Mech. Eng. G-J. Aer.* 225: 619-630.
- Wiebe K, Croppenstedt A, Raney T, Skoet J, Zurek M, Tschirley J and Cluff M (2008) The state of food agriculture 2008. Biofuels: prospect, risks and opportunities. FAO, Rome.
- Winayanuwattikun P, Kaewpiboon C, Piriayakananon K, Tantong S, Thakernkarnkit W, Chulalaksananukul W & Yongvanich T (2008) Potential plant oil feedstock for lipase-catalyzed

Artículos

- biodiesel production in Thailand.
Biomass Bioenerg. 32: 1279-1286.
- Xu R, Wang R & Liu A (2011) Expression profiles of genes involved in fatty acid and triacylglycerol synthesis in developing seeds of *Jatropha* (*Jatropha curcas* L.). *Biomass Bioenerg.* 35: 1683-1692.