

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS EMPREGADAS POR PLANTAS DE GIRASSOL A DIFERENTES INTENSIDADES DE DÉFICIT HÍDRICO SEGUIDO DE UM PERÍODO DE RECUPERAÇÃO

Gerleny Alves Pereira¹, Evandro Nascimento da Silva²

¹ Universidade Estadual do Ceará (UECE), Faculdade de Educação, Ciências e Letras do Sertão Central – FECLESC, Rua José de Queiroz Pessoa, 2554 – Planalto Universitário, 63902-580, Quixadá, CE, Brasil. (gerleny.alves@aluno.uece.br)

² Universidade Estadual do Ceará (UECE), Av. Dr. Silas Munguba, 1700 – Itaperi Campus, 60714-903, Fortaleza, CE, Brasil.

Resumo: O estudo avaliou as respostas fisiológicas do girassol sob déficit hídrico seguido de recuperação. As plantas foram estressadas por 20 dias. O déficit hídrico reduziu significativamente o crescimento tanto em folhas quanto em raízes e afetou o aparato fotossintético. Contudo as plantas de girassol (*Helianthus annuus* L.) mantiveram seus tecidos hidratados e apresentaram mecanismos para dissipar excesso de energia. Estas respostas sugerem que o girassol apresenta um mecanismo de plasticidade fisiológica sob seca.

Palavras-chave: Atividade fotoquímica; Déficit hídrico; Fotossíntese; Girassol;

INTRODUÇÃO

O déficit hídrico é um dos principais fatores abióticos que limitam o crescimento e a produtividade das plantas em regiões semiáridas, pois interferem em processos fisiológicos essenciais (Makholwa et al., 2023). Entre as alterações fisiológicas, destaca-se o fechamento estomático, que reduz a perda de água por transpiração, mas compromete a assimilação de CO₂ e, conseqüentemente, a fotossíntese (Alves et al., 2025). A queda na atividade fotossintética resulta em menor produção de fotoassimilados e limita o crescimento. Além disso, o déficit hídrico afeta o transporte de água e nutrientes, prejudicando o desenvolvimento de folhas e raízes (Kaur et al., 2021)

A fotossíntese é particularmente sensível à escassez de água, sendo determinante para a tolerância das plantas à seca (Sapeta et al., 2023). A limitação hídrica compromete etapas como a fixação de CO₂, o transporte de elétrons e a eficiência fotoquímica do fotossistema II (PSII), restringindo a produção de biomassa (Makholwa et al., 2023). Em plantas C₃, como o girassol, o estresse hídrico reduz a atividade carboxilase da Rubisco e favorece sua função oxigenase, aumentando a fotorrespiração e diminuindo a eficiência no uso do carbono (Bush et al., 2018). O fechamento estomático, por sua vez, restringe a difusão de CO₂ para o mesófilo,

intensificando a queda da taxa fotossintética, efeito amplamente relatado em culturas submetidas à seca (Haworth et al., 2021; Momayyezi et al., 2022).

Embora a resposta estomática seja provavelmente o fator mais importante no controle da fixação do carbono, o decréscimo na fotossíntese em condições de déficit hídrico pode também ocorrer por limitações não estomáticas ou bioquímicas (Silva et al., 2019). Alguns estudos mostram que a limitação da atividade fotossintética é mais um efeito metabólico, pois a concentração interna de CO₂ na folha (C_i) se mantém alta ou mesmo aumenta com a seca (Haworth et al. 2021; Momayyezi et al. 2022; Lysenko et al. 2022). No entanto, Silva et al. (2015) afirmam que a limitação da fotossíntese é devida principalmente à menor difusão de CO₂ para o interior da folha (menor C_i) e conseqüente menor disponibilidade deste para a enzima Rubisco. Ainda segundo tais autores, a limitação metabólica só ocorreria em condições de estresse severo.

O girassol (*Helianthus annuus* L.) é uma oleaginosa de grande interesse econômico devido às suas características de adaptabilidade a condições edafoclimatológicas diversas e agronômicas (Lustri et al., 2017; Dalchiavon et al., 2016). Atualmente é considerada uma das mais importantes culturas de sementes oleaginosas com tolerância moderada à alta à seca e diferentes níveis de salinidade (Mila et al., 2017).



Em estudo anterior Amaral et al. (2021), trabalhando com girassol sob deficiência hídrica, constataram redução significativa na taxa fotossintética em paralelo à condutância estomática, sugerindo que os declínios na taxa fotossintética foram relacionados com o fechamento estomático parcial refletido pelas reduções na condutância estomática. Além disso, a degradação do aparelho fotossintético em resposta a senescência de folhas em virtude de déficits hídricos severos também compromete os processos fotossintéticos das plantas.

Dutra et al. (2018) demonstrou que o déficit hídrico afetou a fotossíntese de plantas de girassol, especialmente devido a limitações estomáticas e em menor extensão a limitações não estomáticas. Além disso, a atividade fotoquímica também foi afetada, indicando possíveis danos a nível do fotossistema II. Por outro lado, a espécie apresentou uma possível ocorrência de vias alternativas de dissipação do excesso de elétrons evitando assim fotoinibição, e conseguiu manter um bom grau de hidratação foliar, mesmo sob baixa disponibilidade hídrica.

Embora o girassol apresente rendimento satisfatório sob condições contrastantes da região semiárida, como o déficit hídrico, as principais respostas fisiológicas empregadas pela espécie ainda são pouco conclusivas, especialmente em estudos envolvendo uma análise conjunta de variáveis de crescimento, status hídrico, danos a nível de membranas e fotossíntese (trocas gasosas e atividade fotoquímica) em diferentes intensidades de seca (leve, moderada e severa) seguido de recuperação. A compreensão dessas respostas é fundamental para subsidiar estratégias de manejo e programas de melhoramento genético voltado à seleção de genótipos tolerantes à seca, capazes de manter a produtividade em ambientes semiáridos.

Nesse contexto, esse trabalho teve como objetivo investigar as respostas fisiológicas desta espécie sob diferentes intensidades de déficit hídrico seguido de um período de recuperação.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Caracterização do local e obtenção das plantas

O experimento foi conduzido em casa de vegetação pertencente ao Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular, na Universidade Federal do Ceará (UFC) em Fortaleza, Ceará, Brasil (latitude 3°44'S, longitude 38°33'W), onde as condições ambientais foram as seguintes: temperatura do ar média de 24° C mínima e 36° C máxima, umidade relativa do ar média de 65% e densidade fotossintética ativa máxima de aproximadamente 700 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Sementes de girassol (*Helianthus annuus* L.) foram fornecidas pelo Departamento de Fitotecnia pertencente à Universidade Federal do Ceará (UFC),

Fortaleza, Ceará (CE). As sementes foram desinfetadas em hipoclorito de sódio 2,5% (v/v) durante 5 minutos, lavadas com água destilada e germinadas em bandejas com areia lavada de rio, sob condições de casa de vegetação. Após a emissão do primeiro par de folhas cotiledonares, as plântulas foram transplantadas para vasos de 2L contendo vermiculita onde permaneceram por 30 dias sendo irrigadas alternadamente com água destilada e solução nutritiva (Hoagland e Arnon, 1950) diluída $\frac{1}{4}$ nos primeiros 15 dias e $\frac{1}{2}$ no restante a pH 6,0.

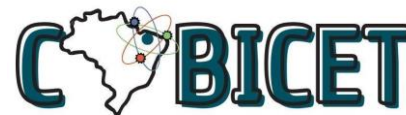
1.1. Aplicação dos tratamentos

Após 30 dias, as plantas foram divididas em dois grupos. Um grupo que continuou recebendo irrigação diária (tratamento controle) e outro onde a rega foi suspensa (tratamento de seca) por 20 dias. No décimo dia um grupo de plantas previamente estressadas foram novamente reidratadas (tratamento de recuperação). Nos tempos 0, 5, 10, 15 e 20 dias foram realizadas medidas de parâmetros que avaliaram as trocas gasosas e parâmetros de fluorescência da clorofila. Em paralelo, as plantas foram coletadas, pesadas e suas folhas congeladas imediatamente em nitrogênio líquido e armazenadas a -80°C para posteriores análises bioquímicas. O intervalo de 0 a 5 dias foi caracterizado como uma seca leve. O intervalo de 5 a 10 dias foi caracterizado como uma seca moderada e o intervalo de 10 a 20 dias foi caracterizado como uma seca severa.

1.2. Determinação de massa seca, conteúdo relativo de água e danos de membrana em folhas e raízes

Após a coleta, foi feita pesagem da matéria fresca de folhas e raízes que foram, posteriormente, transferidas para secagem em estufa com circulação de ar a 75°C, por 48 horas. Após esse período, foi determinada a massa de matéria seca em ambos os tecidos. O conteúdo relativo de água (CRA) em folhas e raízes foi determinado como previamente descrito por Silva et al. (2015).

O dano de membrana foi estimado pelo índice de estabilidade de membrana (IEM) com base no vazamento de eletrólitos (condutividade) em função do dano celular conforme descrito por Silva et al. (2010). Dez discos foliares de 10 mm de diâmetro ou 10 segmentos de 5 cm de raiz foram acondicionados em tubos hermeticamente fechados contendo 10 ml de água deionizada e incubados a 25 °C durante 6 horas e determinada a condutividade elétrica da solução (C1). Em seguida, os tubos foram incubados em água fervente por 1 hora e após atingir a temperatura ambiente, foi determinada a condutividade elétrica da solução (C2). O índice de estabilidade de membrana foi estimado pela relação: $\text{IEM} = [1 - (C1/C2)] \times 100$.



1.3. Medidas de trocas gasosas e parâmetros da fluorescência da clorofila

Para realização destas medidas foi utilizado um analisador de gás infravermelho – IRGA (LI-6400XTR, LI-COR, USA) com fluorômetro acoplado. A cada medida foi avaliada a fotossíntese, pela assimilação de CO_2 atmosférico em μmol de CO_2 absorvido $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ao mesmo tempo, foi avaliada a transpiração (em μmol de H_2O liberada $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), e a condutância estomática (em mol de H_2O liberada $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Para estas medidas foi utilizada uma folha de cada repetição, localizada no terço médio superior das plantas.

Simultaneamente foram realizadas as medidas de fluorescência da clorofila segundo o método do pulso de saturação (Schreiber et al., 1994) em folhas pré-adaptadas ao escuro, por 30 minutos e folhas expostas à luminosidade. A intensidade e a duração do pulso de saturação foram de $18.000 \mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 0,7 s, respectivamente. Os seguintes dados foram obtidos: a eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_m), a taxa de transporte de elétrons [$\text{ETR} = (\Delta F/F_m' \times \text{PPFD} \times 0.5 \times 0.84)$], a eficiência quântica efetiva do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$), o “quenching” fotoquímico [$qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$] e não fotoquímico [$\text{NPQ} = (F_m - F_m')/F_m'$] e o excesso de energia luminosa relativa [$\text{EXC} = (F_v/F_m') - (\Delta F/F_m')/(F_v/F_m)$]. A relação ETR/A que é um indicativo de dreno alternativo de elétrons foi calculada.

1.4. Delineamento estatístico e análise dos dados

O ensaio foi realizado em delineamento inteiramente casualizado, com tratamentos dispostos em esquema fatorial 3×5 (três níveis de irrigação: controle, seca e recuperação, e cinco tempos de coleta: 0, 5, 10, 15 e 20 dias) com quatro repetições, sendo uma planta por vaso. Cada planta representou uma unidade experimental totalizando 60 unidades experimentais. Os dados foram submetidos ao teste F a 0,05 de significância, através de análise de variância, e as médias das variáveis submetidas ao teste de Tukey no mesmo nível de probabilidade.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As plantas de girassol submetidas à deficiência hídrica apresentaram alterações significativas nos parâmetros fisiológicos avaliados. A massa seca (MS) foliar foi significativamente diminuída em 28% já em plantas submetidas a um déficit hídrico leve (5 dias) e esta redução foi ainda mais acentuada sob estresses moderado (10 dias) e severo (20 dias) na ordem de 55% e 85%, respectivamente em comparação às plantas controle (Figura 1A). Similarmente, a massa seca das raízes também foi fortemente reduzida na

ordem de 30%, 49% e 82% nos estresses leve, moderado e severo, respectivamente quando comparado às plantas não estressadas (Figura 1B). É importante mencionar que após o período de recuperação estes parâmetros de crescimento foram restaurados apenas parcialmente em plantas previamente estressadas em relação ao controle.

O conteúdo relativo de água (CRA) tanto em folhas quanto em raízes foi levemente reduzido somente em plantas expostas aos estresses moderado e severo em comparação ao controle (Figuras 1C-D). Após o período de recuperação, os valores de CRA em ambos tecidos retornaram aos níveis das plantas controle.

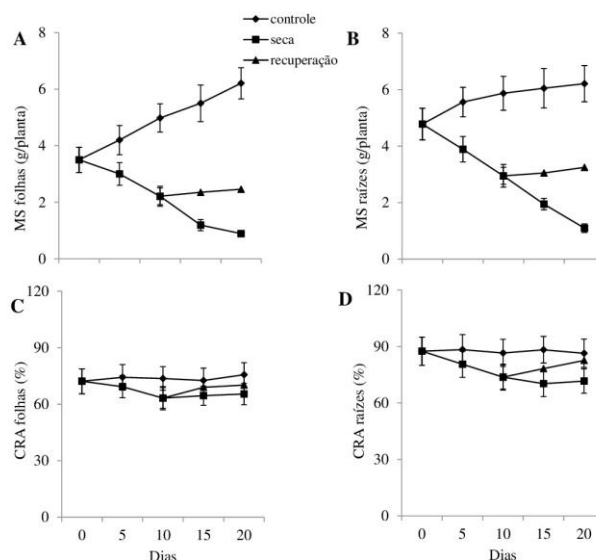


Figura 1. Massa seca em folhas (A), e raízes (B), conteúdo relativo de água em folhas (C) e raízes (D) em plantas de girassol submetidas ao déficit hídrico por 20 dias seguidos de um período de recuperação. Valores são médias de quatro repetições $\pm$ desvio padrão.

A taxa de assimilação de CO_2 (A) foi intensamente diminuída nas plantas submetidas a todas as intensidades de estresse (leve, moderado e severo) na ordem de 32%, 60% e 97%, respectivamente quando comparado às plantas não estressadas (Figura 2A). Em adição, a condutância estomática (g_s) e a transpiração (E) apresentaram comportamentos semelhantes. As plantas submetidas às três intensidades de estresse apresentaram reduções desses parâmetros na ordem de (41%, 86% e 98% para g_s) e (59%, 75% e 98% para E) em relação às plantas não estressadas (Figuras 2B-C).

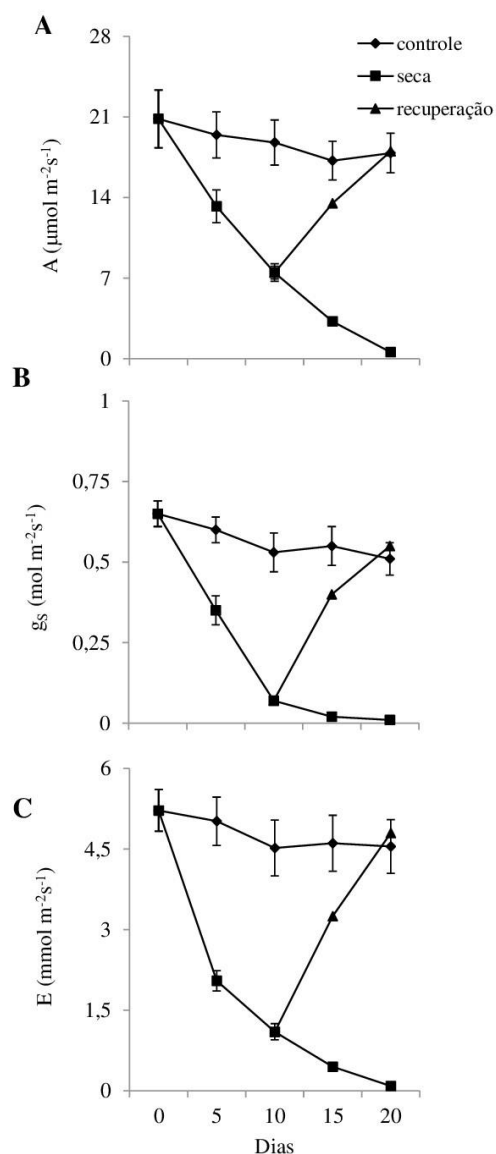


Figura 2. Taxa de assimilação de CO₂ (A), condutância estomática (B) e transpiração (C) em plantas de girassol submetidas ao déficit hídrico por 20 dias seguido de um período de recuperação. Valores são médias de quatro repetições $\pm$ desvio padrão.

Os danos de membrana em folhas aumentaram significativamente (~42%) apenas no tratamento de estresse mais severo (20 dias) em relação ao controle. Já em raízes percebeu-se que esse aumento foi proeminente em todas as intensidades de estresse (leve, moderado e severo) na ordem de 18%, 26% e 39%, respectivamente quando comparada a condição sem estresse (Figura 3A-B). Após o período de recuperação, os valores de danos de membrana das plantas previamente estressadas em ambos tecidos retornaram aos conteúdos do tratamento controle.

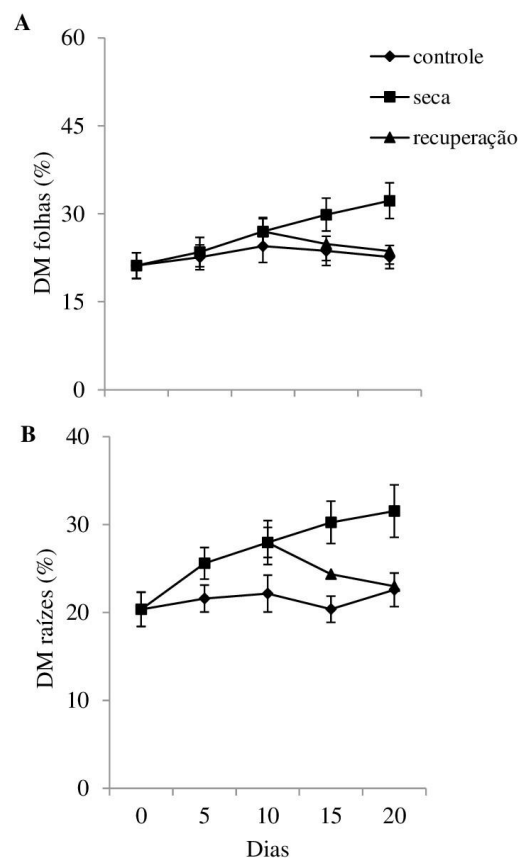


Figura 3. Danos de membrana em folhas (A) e raízes (B) em plantas de girassol submetidas ao déficit hídrico por 20 dias seguidos de um período de recuperação. Valores são médias de quatro repetições $\pm$ desvio padrão.

Com relação aos parâmetros de fluorescência da clorofila, observou-se que o déficit hídrico afetou de forma significativa o aparato fotossintético de plantas de girassol. A eficiência quântica efetiva do PSII ($\Delta F/F_m'$) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) diminuíram progressivamente conforme o aumento da intensidade do estresse. Ambos atingiram as maiores reduções no tratamento de estresse severo com decréscimos de 43% e 75%, respectivamente em relação ao controle (Figura 4A-B). Após o período de recuperação, os valores de ambos os parâmetros em plantas previamente expostas ao déficit hídrico retornaram aos níveis das plantas controle.

Por outro lado, a eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m) não diferiu significativamente entre plantas estressadas e não estressadas (Figura 4C). Já a relação ETR/A aumentou significativamente em 48% em plantas de girassol sob estresse moderado enquanto sob déficit hídrico severo, os valores dessa relação foram oito vezes maiores que os encontrados nas plantas controle (Figura 4D). Após o período de recuperação, os valores da relação ETR/A das plantas

previamente estressadas retornaram aos níveis das plantas com ausência de estresse.

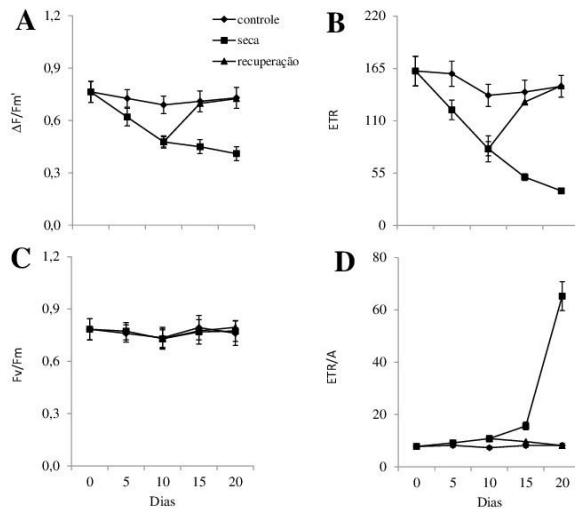


Figura 4. Eficiência quântica efetiva do PSII (A), taxa de transporte de elétrons (B), eficiência quântica potencial do PSII (C) e relação entre as taxas de transporte de elétrons e assimilação de CO_2 em plantas de girassol submetidas ao déficit hídrico por 20 dias seguido de um período de recuperação. Valores são médias de quatro repetições $\pm$ desvio padrão.

O quenching fotoquímico (qP) foi levemente reduzido somente no estresse severo em comparação ao tratamento controle (Figura 5A), por outro lado, o quenching não fotoquímico (NPQ) e o excesso relativo de energia luminosa (EXC) foram fortemente estimulados especialmente em plantas expostas ao déficit hídrico de moderado a severo quando comparada às plantas não estressadas (Figura 5B-C).

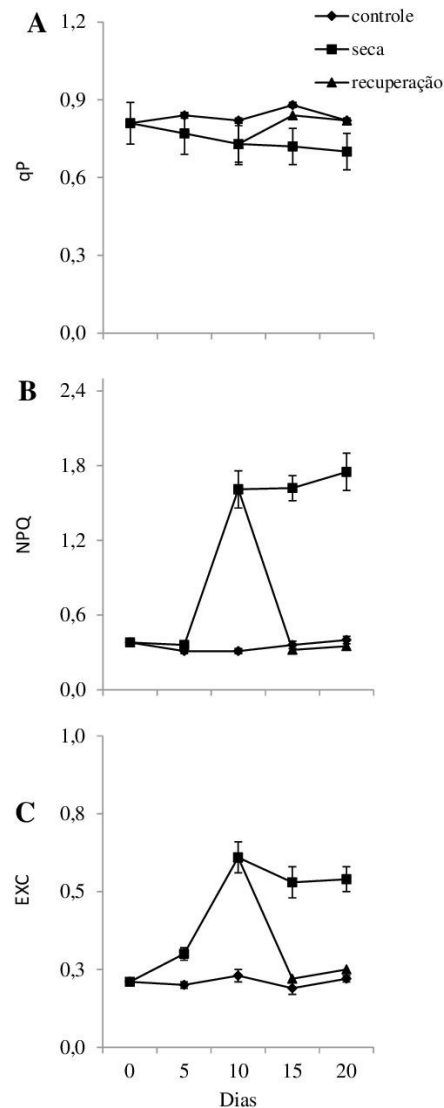


Figura 5. Quenching fotoquímico (A), e não fotoquímico (B) e excesso relativo de energia luminosa (C) em plantas de girassol submetidas ao déficit hídrico por 20 dias seguidos de um período de recuperação. Valores são médias de quatro repetições $\pm$ desvio padrão.

Nossos resultados indicam que as respostas fisiológicas empregadas por plantas de girassol (*Helianthus annuus* L.) ao déficit hídrico estão relacionadas à intensidade do estresse. A restrição de água afetou de forma significativa o crescimento de folhas e raízes já a partir de um estresse de intensidade leve e esta resposta foi intensificada quando o grau do estresse atingiu um nível de moderado a severo. É bem conhecido que o nível de estresse por déficit hídrico pode variar conforme sua duração, intensidade e estágio fenológico da cultura (Batista, 2020).



Em paralelo a redução no crescimento, o girassol apresentou certa capacidade de manter tanto tecidos foliares quanto radiculares hidratados mesmo sob estresse de intensidades de moderado a severo. É bem reportado que a manutenção de um bom estado hídrico dos tecidos da planta em condições de seca pode estar relacionado a um eficiente mecanismo de ajustamento osmótico conforme mencionado por (Alagoz et al., 2023). Esta estratégia é comumente associada com uma rápida restrição no crescimento e redução da fotossíntese causada especialmente pelo fechamento estomático como observado neste estudo. Respostas similares foram encontradas por outros autores (Arab et al., 2023; Hu et al., 2023; Castro et al., 2019; Mashilo et al., 2017) que atribuem serem essas características típicas de plantas de regiões semiáridas onde predomina a restrição de água.

A redução acentuada na fotossíntese líquida (A) observada nas plantas submetidas ao déficit hídrico reflete o fechamento estomático, evidenciado pela diminuição significativa da condutância estomática (g_s). Este fechamento estomático é uma estratégia para conservar água, mas limita a entrada de CO_2 no mesófilo foliar, reduzindo a assimilação de carbono e, consequentemente, a produção de biomassa (Nguyen et al., 2023). A menor disponibilidade de CO_2 também aumenta a atividade da oxigenase da Rubisco, intensificando a fotorrespiração e comprometendo ainda mais a eficiência fotossintética (Jin et al., 2023). Estudos recentes corroboram com esses achados, indicando que o estresse hídrico reduz significativamente a fotossíntese e a condutância estomática em plantas de girassol (Amaral et al., 2021; Dutra et al., 2018).

Com relação aos parâmetros de fluorescência da clorofila, nossos resultados demonstram que o aparato fotossintético de plantas de girassol foi significativamente afetado pelo déficit hídrico. A eficiência quântica efetiva do PSII ($\Delta F/F_m'$) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) foram significativamente reduzidas nas três intensidades de estresse, especialmente no nível severo. Estas respostas são indicativas de limitações impostas na cadeia transportadora de elétrons na membrana dos tilacóides (Sperdouli et al., 2023; Sapeta et al., 2023). Este fenômeno é provavelmente associado a danos parciais nos aceptores primários de elétrons do fotossistema II (plastoquinina) devido a acumulação de quinona reduzida (Shanker et al., 2022) como indicado pela redução de $\Delta F/F_m'$.

Em adição às limitações no aparato fotossintético, o déficit hídrico também induziu danos na plasmalema, sendo estes mais proeminentes nas células radiculares do que nas foliares. Apesar disso, a limitação de água mesmo na intensidade mais severa (20 dias) não foi capaz de induzir fotoinibição no fotossistema II, o que

pode ser observado pela manutenção dos valores de F_v/F_m .

Alguns mecanismos de proteção da maquinaria fotossintética também foram observados neste estudo. Por exemplo, o aumento significativo do quenching não fotoquímico (NPQ) é um indicativo da ocorrência de mecanismos de dissipação de energia não radioativa por processos (Zhang et al., 2024). Este mecanismo de fotoproteção ajuda a manter o alto estado oxidativo dos aceptores primários de elétrons do fotossistema II reduzindo a probabilidade de foto danos e estresse foto oxidativo nos cloroplastos (Van Amerongen e Croce, 2025).

Em adição nossos resultados ainda mostraram um aumento no excesso de energia luminosa relativa (EXC) indicando uma super excitação do complexo do fotossistema II pela alta disponibilidade de energia luminosa que deve ser desativada por processos de dissipação para evitar danos fotoquímicos (Qiao et al., 2024; Didaran et al., 2024) bem como uma aumento na relação ETR/A sugerindo a presença de drenos alternativos de elétrons, tais como a fotorrespiração, considerada um mecanismo que consome o excesso de elétrons impedindo danos no fotossistema II em plantas C3 sob condições de déficit hídrico (Yan et al., 2025; Parkash et al., 2024).

Em conjunto nossos dados sugerem que as limitações causadas no crescimento, nos parâmetros de trocas gasosas e na atividade fotoquímica parecem estar mais relacionadas a uma resposta aclimatativa da espécie do que a danos permanentes no fotossistema II, uma vez que os efeitos do déficit hídrico foram revertidos após o período de reidratação.

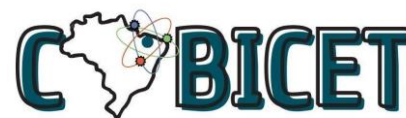
CONCLUSÃO

Os resultados demonstram que o déficit hídrico provoca diversas respostas fisiológicas em plantas de girassol, evidenciando adaptações destinadas a minimizar os efeitos do estresse e assegurar a sobrevivência da planta. Entre essas respostas, destacam-se a manutenção de um bom grau de hidratação em folhas e raízes, a redução da taxa fotossintética e da eficiência quântica efetiva do fotossistema II, bem como o aumento do NPQ e da relação ETR/A, indicativo da dissipação do excesso de energia na forma de calor, e da presença de drenos alternativos de elétrons, respectivamente. Estas respostas em conjunto sugerem que o girassol apresenta um mecanismo de plasticidade fisiológica sob diferentes intensidades de seca.

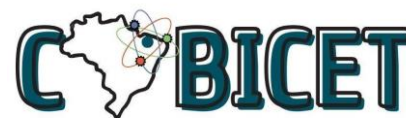
AGRADECIMENTOS

Agradeço à Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (Funcap) pela concessão de bolsa de iniciação científica.

REFERÊNCIAS



- Alagoz, S. M., Lajayer, B. A., & Ghorbanpour, M. (2023). Proline and soluble carbohydrates biosynthesis and their roles in plants under abiotic stresses. In *Plant Stress Mitigators* (pp. 169-185). Academic Press
- Alves, M.M., Albuquerque, M.B., Cruz, R.R.P., Dias, T.J., & Medeiros, E.C. (2025). Growth components and gas exchange in *Tecoma stans* L. plants under water stress. *Comunicata Scientiae*, 16, e4303.
- Amaral, A.M.; Bastos, A.V.S.; Santos, M.A.C.M.; Teixeira, M.B.; Soares, F.A.L. Respostas fisiológicas do girassol em fase reprodutiva ao estresse hídrico e salino. *Research, Society and Development*, v. 10, n. 12, e97101220199, 2021.
- Arab, M. M., Askari, H., Aliniaiefard, S., Mokhtassi-Bidgoli, A., Estaji, A., Sadat Hosseini, M., ... & Vahdati, K. (2023). Natural variation in photosynthesis and water use efficiency of locally adapted Persian walnut populations under drought stress and recovery. *Plant Physiology and Biochemistry*, 201, 107859.
- Batista, P. F., Müller, C., Merchant, A., Fuentes, D., Silva-Filho, R. D. O., da Silva, F. B., & Costa, A. C. (2020). Biochemical and physiological impacts of zinc sulphate, potassium phosphite and hydrogen sulphide in mitigating stress conditions in soybean. *Physiologia plantarum*, 168(2), 456-472
- Busch, F.A., Sage, R.F., & Farquhar, G.D. (2018). Plants increase CO₂ uptake by assimilating nitrogen via the photorespiratory pathway. *Nature Plants*, 4, 46–54.
- Castro, J. N., Muller, C., Almeida, G. M., & Costa, A. C. (2019). Physiological tolerance to drought under high temperature in soybean cultivars. *Australian Journal of Crop Science*, 13(6), 976-987.
- Dalchiavon, F. C., Malacarne, B. J., & Carvalho, C. G. P. (2016). Características agrônômicas de genótipos de girassol (*Helianthus annuus* L.) em segunda safra no Chapadão do Parecis – MT. *Revista de Ciências Agrárias*, 39(1), 178-186.
- Didaran, F., Kordrostami, M., Ghasemi-Soloklui, A.A., Pashkovskiy, P., Kreslavski, V., Kuznetsov, V., & Allakhverdiev, S.I. (2024). The mechanisms of photoinhibition and repair in plants under high light conditions and interplay with abiotic stressors. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 259, 113004
- Dutra, C. C., Prado, E. A. F., Paim, L. R., & Scalón, S. P. Q. (2018). Desenvolvimento de plantas de girassol sob diferentes condições de fornecimento de água. *Semina: Ciências Agrária*, 33(6), 2657-2667.
- Haworth, M., Marino, G., Loreto, F., & Centritto, M. (2021). Integrating stomatal physiology and morphology: evolution of stomatal control and development of future crops. *Oecologia*, 197, 867–883.
- Hoagland, D.R., & Arnon, D.I. (1950). The water-culture method for growing plants without soil. *Circular 347*. Berkeley: The College of Agriculture of University of California, 1-39.
- Hu, J., Zhao, X., Gu, L., Liu, P., Zhao, B., Zhang, J., & Ren, B. (2023). The effects of high temperature, drought, and their combined stresses on the photosynthesis and senescence of summer maize. *Agricultural Water Management*, 289, 108525.
- Jin, K., Chen, G., Yang, Y., Zhang, Z., & Lu, T. (2023). Strategies for manipulating Rubisco and creating photorespiratory bypass to boost C₃ photosynthesis: Prospects on modern crop improvement. *Plant, Cell & Environment*, 46, 363–378.
- Kaur, H., Kohli, S.K., Khanna, K., & Bhardwaj, R. (2021). Scrutinizing the impact of water deficit in plants: Transcriptional regulation, signaling, photosynthetic efficacy, and management. *Physiologia Plantarum*, 172, 935–962.
- Lysenko, V., Rajput, V.D., Kumar, S.R., Guo, Y., Kosolapov, A., Usova, E., & Zaruba, T. (2022). Chlorophyll fluorometry in evaluating photosynthetic performance: key limitations, possibilities, perspectives and alternatives. *Physiology of Molecular Biology of Plants*, 28, 2041–2056
- Lustri, E. A., Silva, B. T., Peruchi, D. R. E., Moura, I. A., & Fluminhan, A. (2017). Avaliação do desempenho agrônômico de cultivares de girassol (*Helianthus annuus* L.) no cultivo em safrinha na região Oeste Paulista. *Forúm Ambiental da Alta Paulista*, 13(1), 37-51.
- Makholwa, K., Moseki, B., & Malambane, G. (2023). Effect of water deficit stress on photosynthetic characteristics of *Jatropha curcas*. *American Journal of Plant Science*, 14, 104–112.
- Mashilo, J., Odindo, A. O., Shimelis, H. A., Musenge, P., Tesfay, S. Z., & Magwaza, L. S. (2017). Drought tolerance of selected bottle gourd [*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.] landraces assessed by leaf gas exchange and photosynthetic efficiency. *Plant physiology and biochemistry*, 120, 75-87.
- Mila, A. J., Ali, M. H., Akanda, A. R., Rashid, M. H. O., & Rahman, M. A. (2017). Effects of deficit



- irrigation on yield, water productivity and economic return of sunflower. *Cogent Food & Agriculture*, 3, 1-14.
- Momayyezi, M. Borsuk, A.M., Brodersen, C.R., Gilbert, M.E., Thérout-Rancourt, G., Kluepfel, D.A., & McElrone, A.J. (2022). Desiccation of the leaf mesophyll and its implications for CO₂ diffusion and light processing. *Plant, Cell & Environment*, 45, 1362–1381.
- Nguyen, T.B.A., Lefoulon, C., Nguyen, T.H., Blatt, M.R., & Carroll, W. (2023). Engineering stomata for enhanced carbon capture and water-use efficiency. *Trends in Plant Science*, 28, 1290–1309.
- Parkash, V., Snider, J.L., Virk, G., Dhillon, K.K., & Lee, J.M. (2024). Diffusional and biochemical limitations to photosynthesis under water deficit for field-grown cotton. *Physiologia Plantarum*, 176, e14281.
- Qiao, M., Hong, C., Jiao, Y., Hou, S., & Gao, H. (2024). Impacts of drought on photosynthesis in major food crops and the related mechanisms of plant responses to drought. *Plants* 13, 1808.
- Sapeta, H., Yokono, M., Takabayashi, A., Ueno, Y., Cordeiro, A.M., Hara, T. & et al (2023) Reversible down-regulation of photosystems I and II leads to fast photosynthesis recovery after long-term drought in *Jatropha curcas*. *Journal of Experimental Botany*, 74, 336–351.
- Schreiber, U., Bilger, W., & Neubauer, C. (1995) Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In *Ecophysiology of Photosynthesis*, 49–70.
- Shanker, A.K., Amirineni, S., Bhanu, D., Yadav, S.K., Jyothilakshmi, N., Vanaja, M., & Singh, V.K. (2022) High-resolution dissection of photosystem II electron transport reveals differential response to water deficit and heat stress in isolation and combination in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *Frontiers in Plant Science*, 13, 892676.
- Silva, E.N., Ferreira-Silva, S.L., Viégas, R.A., & Silveira, J.A.G. (2010) The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants. *Environmental and Experimental Botany*, 69, 279-285.
- Silva, E.M., Silveira, J.A.G., Ribeiro, R.V., & Vieira, S.A. (2015). Photoprotective function of energy dissipation by thermal processes and photorespiratory mechanisms in *Jatropha curcas* plants during different intensities of drought and after recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 110, 36–45.
- Silva, E.M., Silveira, J.A.G., Aragão, R.M., Vieira, C.F., & Carvalho, F.E.L. (2019) Photosynthesis impairment and oxidative stress in *Jatropha curcas* exposed to drought are partially dependent on decreased catalase activity. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41, 4.
- Sperdouli, I., Ouzounidou, G., & Moustakas, M. (2023) Hormesis responses of photosystem II in *Arabidopsis thaliana* under water deficit stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 24, 9573.
- Van Amerongen, H., & Croce, R. (2025) Non-photochemical quenching in plants: mechanisms and mysteries. *The Plant Cell*, 37, 240.
- Yan, Q., Wang, X., Arslan, A.M., Ma, R., Liu, Q., Li, L., & Gong, X. (2025) Electron transport to assimilation ratio (ETR/A) of C3 plants is affected by atmospheric CO₂. *Journal of Plant Ecology*, 18(5).
- Zhang, M., Ming, Y., Wang, H-B., & Jin, H-L. (2024) Strategies for adaptation to high light in plants. *aBiotech*, 5, 381–393.