



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA
MESTRADO EM FITOTECNIA**

JOSÉ TRAVASSOS DOS SANTOS JÚNIOR

**METIL JASMONATO E ÁCIDO γ -AMINOBUTÍRICO COMO ATENUANTES DO
ESTRESSE SALINO EM GIRASSOL**

MOSSORÓ

2026

JOSÉ TRAVASSOS DOS SANTOS JÚNIOR

**METIL JASMONATO E ÁCIDO Y-AMINOBUTÍRICO COMO ATENUANTES DO
ESTRESSE SALINO EM GIRASSOL**

Dissertação apresentada ao Mestrado em Fitotecnia do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestre em Fitotecnia.

Linha de Pesquisa: Práticas culturais

Orientador: Aurélio Paes Barros Júnior, Prof. Dr.

Coorientador: João Everthon da Silva Ribeiro, Prof. Dr.

MOSSORÓ

2026

© Todos os direitos estão reservados à Universidade Federal Rural do Semi-Árido. O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996 e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tornar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva. A mesma poderá servir de base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) sejam devidamente citados e mencionados os seus créditos bibliográficos.

S236m Santos , José Travassos dos Santos Júnior .
Metil Jasmonato e ácido γ -aminobutírico como
atenuantes do estresse salino em girassol / José
Travassos dos Santos Júnior Santos . - 2026.
43 f. : il.

Orientador: Aurélio Paes Barros Júnior Barros.
Coorientador: João Everthon da Silva Ribeiro
Ribeiro.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal
Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
Fitotecnia, 2026.

1. Helianthus annuus L.. 2. Trocas gasosas. 3.
Fitorreguladores. 4. Ecofisiologia vegetal. 5.
Estresse abiótico. I. Barros, Aurélio Paes Barros
Júnior , orient. II. Ribeiro, João Everthon da
Silva Ribeiro, co-orient. III. Título.

Ficha catalográfica elaborada por sistema gerador automático em conformidade
com AACR2 e os dados fornecidos pelo autor(a).
Biblioteca Campus Mossoró / Setor de Informação e Referência
Bibliotecária: Keina Cristina Santos Sousa e Silva
CRB: 15/120

JOSÉ TRAVASSOS DOS SANTOS JÚNIOR

**METIL JASMONATO E ÁCIDO Y-AMINOBUTÍRICO COMO ATENUANTES DO
ESTRESSE SALINO EM GIRASSOL**

Dissertação apresentada ao Mestrado em
Fitotecnia do Programa de Pós-Graduação em
Fitotecnia da Universidade Federal Rural do
Semi-Árido como requisito para obtenção do
título de Mestre em Fitotecnia.

Linha de Pesquisa: Práticas culturais

Defendida em: 13 / Fevereiro / 2026.

BANCA EXAMINADORA

Aurélio Paes Barros Júnior, Prof. Dr. (UFERSA)
Presidente

João Everthon da Silva Ribeiro, Prof. Dr. (UFERSA)
Coorientador

Fred Augusto Lourêdo de Brito, Prof. Dr. (UFERSA)
Membro Examinador Interno

Reynaldo Teodoro de Fátima, Prof. Dr. (UFCG)
Membro Examinador Externo

Walter Esfrain Pereira, Prof. Dr. (UFPB)
Membro Examinador Externo

À minha mãe, Maria Antônia Neri Felício, dedico este trabalho. Ela, que, incansavelmente, me deu o apoio necessário para continuar em busca dos meus sonhos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, em primeiro lugar, a Deus, por guiar meus passos e iluminar meu caminho ao longo desta jornada acadêmica. Sua graça e misericórdia foram fundamentais para superar desafios e alcançar conquistas.

À minha querida mãe, Maria Antônia, expresso meu amor incondicional. Sua presença constante e apoio inabalável foram a força motriz que impulsionou meu sucesso. Te amo, mãe.

Ao meu estimado tio Gilvan Neri, agradeço por seu constante incentivo e inspiração. Sua sabedoria e encorajamento foram fundamentais para minha trajetória acadêmica.

À minha amada cónjuge, Alice Dalliane, dedico sinceros agradecimentos. Seu apoio incondicional, compreensão e paciência foram essenciais durante os desafios deste trabalho.

Expresso minha profunda gratidão a meu orientador, Prof. Dr. Aurélio Paes Barros Júnior, e ao meu coorientador, Dr. João Everthon da Silva Ribeiro. Sua orientação e expertise foram cruciais para o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Grupo de Estudos e Pesquisa em Produção Agrícola e Recursos Genéticos e Vegetais (GEPPARG), com o qual tive o privilégio de trabalhar.

Agradeço à Universidade Federal Rural do Semiárido por proporcionar um ambiente propício ao aprendizado e à pesquisa.

Agradeço também ao CNPq/Capes pelo suporte financeiro.

Aos terceirizados Josimar e Nanã, agradeço a dedicação e aos momentos de aprendizado, que foram essenciais para o meu crescimento profissional.

GRATIDÃO!

Cansado de se deitar à luz do sol, ficando em casa para ver a chuva, você é jovem e a vida é longa. Mas existe tempo para matar hoje. E então um dia você descobre que dez anos se passaram e ninguém lhe disse para onde correr. Você perdeu o sinal de partida.

Pink Floyd

RESUMO

A aplicação de substâncias atenuantes, como o metil jasmonato (MeJa) e o ácido gama-aminobutírico (GABA), desponta como estratégia fundamental para a proteção e regulação da fisiologia vegetal diante de condições severas de estresse salino. Esses compostos atuam ativamente na manutenção da homeostase iônica e osmótica, modulando vias de sinalização e estimulando as defesas antioxidantes das plantas. Diante disso, o presente trabalho teve como objetivo avaliar o potencial do MeJa e do GABA, aplicados de forma isolada e combinada, na atenuação do estresse salino sobre aspectos morfofisiológicos e de crescimento da cultura do girassol (*Helianthus annuus* L.). O experimento foi conduzido em casa de vegetação, utilizando o delineamento em blocos casualizados em esquema fatorial 3x4, com três níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5; 3,5 e 6,5 dS m⁻¹) e quatro tratamentos foliares: controle (sem aplicação), MeJa a 1 mM, GABA a 2 mM e a combinação MeJa + GABA. Os resultados evidenciaram que o aumento da salinidade comprometeu severamente o desenvolvimento vegetativo, reduzindo a altura das plantas, o número de folhas e o acúmulo de biomassa. Contudo, a aplicação dos atenuantes foi eficiente em mitigar os danos ao aparato fotossintético. A combinação de MeJa + GABA (1 mM e 2 mM, respectivamente) proporcionou os melhores desempenhos, promovendo incrementos significativos na taxa de assimilação líquida de CO₂ e na eficiência do uso da água, tanto sob estresse moderado quanto severo. O tratamento combinado também reduziu os danos aos centros de reação do fotossistema II, além de preservar a integridade celular e os cloroplastos. Conclui-se que o uso conjunto de MeJa (1 mM) e GABA (2 mM) atua sinergicamente, conferindo maior aclimação à salinidade e protegendo a atividade morfofisiológica do girassol.

Palavras-chave: *Helianthus annuus* L.; Trocas gasosas; Fitorreguladores; Ecofisiologia vegetal; Estresse abiótico.

ABSTRACT

The application of attenuating substances, such as methyl jasmonate (MeJa) and gamma-aminobutyric acid (GABA), emerges as a key strategy for protecting and regulating plant physiology under severe saline stress conditions. These compounds play an active role in maintaining ionic and osmotic homeostasis, modulating signaling pathways, and stimulating the plant's antioxidant defenses. In this context, the present study aimed to evaluate the potential of MeJa and GABA, applied both individually and in combination, to mitigate salt stress on the morphophysiological aspects and growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.). The experiment was conducted in a greenhouse using a randomized block design in a 3x4 factorial scheme, with three levels of irrigation water electrical conductivity (0.5, 3.5, and 6.5 dS m⁻¹) and four foliar treatments: control (no application), MeJa at 1 mM, GABA at 2 mM, and the combination MeJa + GABA. The results showed that increased salinity severely compromised vegetative development, reducing plant height, leaf number, and biomass accumulation. However, the application of the attenuants efficiently mitigated damage to the photosynthetic apparatus. The combination of MeJa + GABA (1 mM and 2 mM, respectively) provided the best performance, promoting significant increases in net CO₂ assimilation rate and water use efficiency under both moderate and severe stress. The combined treatment also reduced damage to photosystem II reaction centers and preserved cellular and chloroplast integrity. It is concluded that the joint use of MeJa (1 mM) and GABA (2 mM) acts synergistically, providing greater acclimation to salinity and protecting the morphophysiological activity of sunflower plants.

Keywords: *Helianthus annuus* L.; Gas exchange; Phyto regulators; Plant ecophysiology; Abiotic stress.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Temperatura mínima e máxima do ar ($^{\circ}\text{C}$) e umidade relativa mínima e máxima do ar (%) registradas durante o período experimental conduzido em casa de vegetação. 19

Figura 2 Altura de plantas (A), diâmetro do caule (B) e número de folhas (C) de plantas de girassol submetidas a três níveis de condutividade elétrica da água de irrigação: $0,5 \text{ dS m}^{-1}$ (controle), $3,5 \text{ dS m}^{-1}$ e $6,5 \text{ dS m}^{-1}$, associados à aplicação foliar de atenuantes: controle (água destilada), metil jasmonato (MeJa – 1 mM), ácido gama-aminobutírico (GABA – 2 mM) e MeJa + GABA. As colunas representam médias $\pm$ erro padrão ($n = 4$). Letras minúsculas indicam diferenças entre níveis de salinidade pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). 26

Figura 3: Massa seca foliar (A), massa seca do caule (B), massa seca do capítulo (C), massa seca da raiz (D), massa seca total (E) e índice de qualidade de Dickson (F) em plantas de girassol submetidas aos níveis de salinidade da água de irrigação ($0,5$; $3,5$ e $6,5 \text{ dS m}^{-1}$) e aplicação dos atenuantes (controle, MeJa, GABA e MeJa + GABA). As colunas representam médias $\pm$ erro padrão ($n = 4$). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). 27

Figura 4: Teores de clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) em folhas de girassol submetidas aos níveis de salinidade da água de irrigação ($0,5$; $3,5$ e $6,5 \text{ dS m}^{-1}$) e aplicação dos atenuantes (controle, MeJa, GABA e MeJa + GABA). As colunas representam médias $\pm$ erro padrão ($n = 4$). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). 29

Figura 5: Taxa fotossintética líquida (A), condutância estomática (B), taxa de transpiração (C), eficiência do uso da água (D), eficiência intrínseca do uso da água (E) e eficiência instantânea de carboxilação (F) em plantas de girassol submetidas aos níveis de salinidade da água de irrigação ($0,5$; $3,5$ e $6,5 \text{ dS m}^{-1}$) e aplicação dos atenuantes (controle, MeJa, GABA e MeJa + GABA). As colunas representam médias $\pm$ erro padrão ($n = 4$). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). 30

Figura 6: Fluorescência inicial (F_0) (A), fluorescência máxima (F_m) (B), fluorescência variável (F_v) (C) e eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) (D) em plantas de girassol submetidas aos níveis de salinidade da água de irrigação ($0,5$; $3,5$ e $6,5 \text{ dS m}^{-1}$) e aplicação dos atenuantes (controle, MeJa, GABA e MeJa + GABA). As colunas representam médias $\pm$ erro padrão ($n = 4$). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). 32

Figura 7: Conteúdo foliar de sódio (Na^+) (A) e Açúcares solúveis totais (AST) (B) em plantas de girassol submetidas a três níveis de condutividade elétrica da água de irrigação ($0,5$; $3,5$ e

6,5 dS m⁻¹) associados à aplicação foliar de atenuantes: controle (água destilada), metil jasmonato (MeJa – 1 mM), ácido gama-aminobutírico (GABA – 2 mM) e MeJa + GABA. As colunas representam médias ± erro padrão (n = 4). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey (p ≤ 0,05). 34

Figura 8: Conteúdo relativo de água (CRA) (A), massa foliar por área (MFA) (B), suculência foliar (C) e extravasamento de eletrólitos (EE) (D) em plantas de girassol submetidas a três níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5; 3,5 e 6,5 dS m⁻¹), associados à aplicação foliar de atenuantes: controle (água destilada), metil jasmonato (MeJa – 1 mM), ácido gama-aminobutírico (GABA – 2 mM) e MeJa + GABA. As colunas representam médias ± erro padrão (n = 4). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey (p ≤ 0,05). 36

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Análise físico-química do solo utilizado como substrato durante o experimento. Mossoró-RN, UFERSA, 2025	20
---	----

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	15
2.1	A CULTURA DO GIRASSOL.....	15
2.2	ESTRESSE SALINO EM PLANTAS	16
2.3	METIL JASMONATO E GABA COMO ATENUANTES EM PLANTAS.....	16
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	19
3.1	LOCALIZAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA EXPERIMENTAL.....	19
3.2	DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E TRATAMENTOS	19
3.3	INSTALAÇÃO E CONDUÇÃO DOS EXPERIMENTOS	20
3.4	VARIÁVEIS AVALIADAS.....	22
3.5	ANÁLISE ESTATÍSTICA	24
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	26
5	CONCLUSÃO.....	38
	REFERÊNCIAS.....	39

1 INTRODUÇÃO

Os estresses abióticos estão associados a variações climáticas extremas, como seca, salinidade e temperaturas elevadas ou baixas, impactando diretamente o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Considerando os diferentes níveis de severidade e sensibilidade das culturas, as perdas na produtividade agrícola podem variar entre 50% e 80% devido a algum tipo de estresse abiótico (Oshunsanya; Nwosu; Li, 2019). Dentre esses fatores, a salinidade se destaca como um dos principais desafios da agricultura mundial, podendo ocasionar reduções de 20% a 100% na produção, dependendo da cultura e da sensibilidade ao estresse (Cheng *et al.*, 2021). O excesso de sal nas plantas pode causar efeitos prejudiciais devido à alta concentração no interior dos tecidos vegetais, levando à toxicidade por espécies reativas de oxigênio, desequilíbrio iônico, desbalanço nutricional, degradação e redução dos tecidos fotossintéticos (Zhang *et al.*, 2021; Angon *et al.*, 2022; Kopecká *et al.*, 2023).

Na busca por alternativas para mitigar a fitotoxicidade, tem-se observado um aumento do uso de biomoléculas com potencial atenuador de estresses em vegetais. De modo geral, essas substâncias desempenham papel crucial na regulação da fisiologia vegetal, atuando na manutenção da homeostase iônica e osmótica sob condições de estresse salino (Angon *et al.*, 2022). Eles modulam vias de sinalização celular e estimulam o sistema de defesa antioxidante, protegendo as estruturas celulares contra danos oxidativos e preservando a integridade metabólica (Du *et al.*, 2024). Diante dessa capacidade de induzir a aclimação ao estresse salino, avançam as pesquisas com compostos promissores, destacando-se o Metil Jasmonato (MeJa) e o ácido gama-aminobutírico (GABA) (Zhang *et al.*, 2023).

O metil jasmonato (MeJa) é um hormônio produzido pelas plantas, o qual participa de diversos processos metabólicos, contribuindo para a defesa vegetal contra fatores prejudiciais e auxiliando na tolerância e na defesa das plantas contra os processos de herbivoria (Saito *et al.*, 2023; Angon *et al.*, 2022). Esse composto regula a ativação de enzimas de defesa como superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX), glutathione redutase (GR) e peroxidase (POD), reduzindo o estresse oxidativo ao eliminar espécies reativas de oxigênio (ROS) (Wang *et al.*, 2023).

O ácido gama-aminobutírico (GABA) é um aminoácido não proteico conhecido por sua atuação no sistema nervoso de mamíferos, mas que, nas plantas, desempenha papel crucial como molécula sinalizadora em múltiplos processos fisiológicos sob condições adversas (Hayat *et al.*, 2023). O GABA exógeno apresenta interação com a síntese de etileno

nas plantas de girassol, auxiliando no aumento da expressão gênica da produção do hormônio e na regulação da atividade enzimática da ACC sintase e da ACC oxidase (Kathiresan *et al.*, 1997).

O girassol é uma cultura conhecida pelo seu potencial produtivo em diversidade de condições de solo. Conforme Han *et al.* (2022), o girassol é considerado uma cultura que apresenta certa tolerância à salinidade, podendo variar a tolerância entre 1,8 e 4,8 dS. A produção de girassol no semiárido enfrenta sérias limitações devido à salinidade da água, que desencadeia estresse oxidativo e desequilíbrio iônico, justificando a investigação de substâncias sinalizadoras como o metil jasmonato (MeJa) e o GABA, que possuem potencial para ativar mecanismos de defesa e mitigar os efeitos deletérios do sal. Este trabalho parte da ideia de que o uso de metil jasmonato (MeJa) e ácido gama-aminobutírico (GABA) pode influenciar positivamente as plantas expostas ao estresse salino. Espera-se que esses compostos contribuam para a regulação osmótica, protejam o sistema fotossintético e ajudem a reduzir os efeitos negativos da salinidade, promovendo melhor crescimento e desenvolvimento vegetal em condições adversas. Diante disso, o objetivo deste trabalho foi avaliar o potencial do metil jasmonato e do ácido gama-aminobutírico (GABA) como atenuantes do estresse salino sobre os parâmetros fisiológicos, bioquímicos e de crescimento da cultura do girassol (*Helianthus annuus* L.).

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 A CULTURA DO GIRASSOL

A cultura do girassol (*Helianthus annuus* L.) consolidou-se na presente década como uma das oleaginosas mais versáteis e estrategicamente importantes para a segurança alimentar e a matriz energética global; a relevância desta espécie C3 deriva de sua alta gama fenotípica e da qualidade nutricional de suas sementes, que apresentam elevado teor de óleo rico em ácidos graxos insaturados, como o ácido oleico e linoleico, além de vitamina E (Petraru; Ursachi; Amariei, 2021; Sonmez *et al.*, 2022). Fisiologicamente, o girassol destaca-se por possuir um sistema radicular pivotante extremamente vigoroso e robusto, capaz de explorar camadas profundas do solo em busca de água e nutrientes, o que lhe confere vantagem adaptativa em diversos ecossistemas (Silva *et al.*, 2025).

A produtividade do girassol é altamente dependente da eficiência no uso da radiação e da integridade do aparelho fotossintético, sendo que a cultura demonstra capacidade inerente de ajustar seu índice de área foliar e a condutância estomática para otimizar a fixação de carbono mesmo em condições de flutuação ambiental (Maia *et al.*, 2023). Além disso, a arquitetura das folhas, dispostas de forma a minimizar o sombreamento mútuo, favorece uma taxa fotossintética líquida superior em estádios críticos de desenvolvimento, como o início da floração, garantindo o suprimento de fotoassimilados para o enchimento de grãos (Umar; Uddin; Siddiqui, 2019).

O cultivo do girassol enfrenta desafios impostos por um regime pluviométrico irregular e altas taxas de evapotranspiração, que, combinadas ao aumento das temperaturas globais, elevam o risco de estresse hídrico e térmico (Krstić *et al.*, 2023). No semiárido brasileiro, observa-se que, embora o girassol seja considerado moderadamente tolerante à seca devido ao seu aprofundamento radicular, o sucesso da colheita no semiárido depende fundamentalmente da gestão da água e da escolha de genótipos com mais eficiência no uso da água (EUA) (Maia *et al.*, 2023).

A introdução desta cultura em sistemas de produção nestas zonas secas tem sido impulsionada pela sua capacidade de compor sistemas de rotação de culturas, auxiliando na ciclagem de nutrientes em profundidade e oferecendo alternativa econômica para a produção de biodiesel em pequena e média escala (Tsymbal *et al.*, 2022). Entretanto, a produção é frequentemente limitada pela degradação química dos solos e pela baixa qualidade das águas de irrigação provenientes de poços tubulares, o que exige compreensão profunda das

interações entre a planta e o ambiente hostil para garantir a sustentabilidade agrícola na região (Manzoor *et al.*, 2023).

2.2 ESTRESSE SALINO EM PLANTAS

O conceito de estresse salino em plantas evoluiu significativamente nos últimos anos, passando a ser compreendido como uma complexa rede de sinalização que envolve desde a percepção iônica nas raízes até a reprogramação epigenética no núcleo celular (Cadavid *et al.*, 2020). As plantas desenvolveram mecanismos sofisticados de "memória ao estresse", permitindo que indivíduos expostos a condições adversas moderadas desenvolvam mais resiliência a eventos futuros mais severos, após adaptação a ambientes áridos. O estresse salino raramente ocorre de forma isolada, sendo comum a interação entre deficiência hídrica e alta radiação, o que potencializa a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) e compromete a homeostase celular quando não é controlado por sistemas enzimáticos ou não enzimáticos, resulta em danos oxidativos às membranas, proteínas e ácidos nucleicos, levando, em última instância, à morte celular programada (Kinoshita; Seki, 2014)

O estresse salino representa um dos gargalos mais críticos para a agricultura em regiões de clima seco, onde o acúmulo de sais solúveis como o NaCl altera as propriedades físico-químicas do solo e a fisiologia vegetal (Kopecká *et al.*, 2023). O impacto da salinidade no inicia com o componente osmótico, que reduz imediatamente o potencial hídrico do solo e dificulta a absorção de água, resultando em perda de turgor, redução da expansão foliar e fechamento estomático. A segunda fase é a iônica, caracterizada pelo acúmulo tóxico de íons sódio (Na^+) e cloreto (Cl^-) no citoplasma e que o excesso de Na^+ inibe competitivamente a absorção de potássio (K^+), íon vital para a osmorregulação e ativação enzimática. Esse desequilíbrio na razão Na^+/K^+ desestabiliza as membranas celulares e desencadeia um estresse oxidativo secundário, onde a produção de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radicais hidroxila leva à degradação de clorofilas e proteínas estruturais do fotossistema II, reduzindo drasticamente a taxa fotossintética líquida, e a salinidade severa induz a senescência precoce das folhas basais, reduzindo a fonte de fotoassimilados para o desenvolvimento do capítulo e enchimento dos grãos (Zhao *et al.*, 2021; Zhang *et al.*, 2023).

2.3 METIL JASMONATO E GABA COMO ATENUANTES EM PLANTAS

Os atenuantes do estresse salino em plantas são mecanismos fisiológicos bioquímicos e moleculares que reduzem os efeitos negativos de condições ambientais adversas, permitindo a manutenção da homeostase celular e do crescimento vegetal mesmo sob limitações severas, destacando-se o acúmulo de osmoprotetores como prolina glicina betaína e açúcares solúveis, os quais contribuem para a manutenção do potencial osmótico celular, estabilizam proteínas e membranas e reduzem a desidratação sob estresse hídrico e salino (Munns *et al.*, 2019).

Em resposta à sinalização induzida pelos atenuantes sob estresse salino, ocorre a limitação dos danos provocados pelo excesso de espécies reativas de oxigênio, o que contribui para a preservação da integridade de lipídios, proteínas e ácidos nucleicos, além da manutenção do equilíbrio redox celular, de modo que a sinalização hormonal exerce efeito atenuante ao reduzir perdas hídricas e regular a expressão de genes associados à proteção celular ao passo que processos como a autofagia e mecanismos epigenéticos contribuem para a manutenção da homeostase e para respostas mais eficientes a exposições subsequentes ao estresse (Liu *et al.*, 2019).

O metil jasmonato (MeJA) é um hormônio vegetal derivado de lipídios que desempenha um papel mestre na sinalização de defesa contra estresses abióticos, sendo que a aplicação foliar de concentrações micromolares de MeJA promove o fortalecimento do sistema antioxidante enzimático, aumentando a atividade da superóxido dismutase (SOD) e da catalase (CAT). Este reforço bioquímico permite que a planta neutralize as EROs antes que ocorra a peroxidação lipídica das membranas, preservando a integridade dos tilacoides e a eficiência quântica do fotossistema II (Wang *et al.*, 2023). O MeJA também modula a síntese de metabólitos secundários e o fechamento estomático, otimizando a economia hídrica da planta sob condições de alta salinidade (Wei *et al.*, 2024).

Complementando essa ação enzimática, Ho, Murthy e Park (2020) destacam que, em culturas como a soja sob estresse de 150 mM de NaCl, o MeJa exógeno induz também a biossíntese de metabólitos secundários (fenóis e flavonoides), criando uma barreira antioxidante não enzimática adicional.

A eficácia do MeJa na manutenção da homeostase sob condições de alta salinidade tem sido comprovada em diversos níveis de estresse. Gao *et al.* (2021) observaram que, mesmo sob condições severas de 400 mM de NaCl na halófita *Nitraria tangutorum*, a aplicação exógena de MeJa priorizou mecanismos de defesa, reduzindo a relação Na^+/K^+ e estimulando proteínas de resistência. Já em hortaliças como o quiabo (*Abelmoschus esculentus*), submetido a 300 mM de NaCl, Wang *et al.* (2023) verificaram que o hormônio modulou a sinalização do ácido abscísico (ABA), preservando a eficiência fotossintética que

normalmente seria inibida pela toxicidade iônica.

Em cenários agrícolas práticos, como no cultivo de arroz vermelho sob irrigação com condutividade elétrica de 3,5 dS m⁻¹, Silva *et al.* (2025) constataram que o MeJa mitigou danos ao sistema radicular e protegeu a integridade das membranas. Esses resultados corroboram o fato de que, além da defesa bioquímica, o MeJa influencia o processo fotossintético e o equilíbrio hídrico da planta, aumentando o teor de água celular por meio da reprogramação celular e estimulando mecanismos enzimáticos que evitam a desidratação das células (Wei *et al.*, 2024).

O ácido gama-aminobutírico (GABA), um aminoácido não proteico, atua como potente osmorregulador e integrador metabólico e se acumula rapidamente em resposta ao estresse e alimenta o chamado "GABA shunt", uma via metabólica alternativa que fornece succinato diretamente para o ciclo de Krebs, garantindo a produção de energia (ATP) e esqueletos de carbono necessários ao reparo celular quando a glicólise é inibida (Hayat *et al.*, 2023).

Há evidências de que o GABA exógeno auxilia na regulação de transportadores iônicos como o SOS1 (*Salt Overly Sensitive*), facilitando a exclusão de Na⁺ das células radiculares e a retenção de K⁺, o que estabiliza o potencial de membrana. A sinergia entre o MeJA e o GABA permite que as plantas tratadas mantenham a homeostase iônica e o metabolismo energético ativo, resultando em plantas com maior acúmulo de biomassa seca e melhor desempenho produtivo em solos salinizados (Li *et al.*, 2021; Islam *et al.*, 2024).

O seu acúmulo nos tecidos, que pode ser potencializado por aplicações exógenas, estimula a atividade de enzimas antioxidantes, mitigando danos oxidativos severos no ambiente intracelular, além dessa defesa bioquímica, o GABA auxilia na preservação da integridade dos tecidos fotossintéticos, regulando o pH citosólico e favorecendo a homeostase da relação sódio/potássio (Shi *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2020).

Esses mecanismos de proteção foram evidenciados recentemente por Sheteiwy *et al.* (2019), os quais demonstraram em plântulas de arroz (*Oryza sativa*) que o tratamento com GABA regulou sinais moleculares vitais e reduziu significativamente o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ROS), resultando em maior tolerância ao estresse salino. De forma complementar, em espécies como a lavanda (*Lavandula dentata*), a aplicação foliar de GABA mostrou-se eficiente não apenas na manutenção do crescimento vegetativo, mas especificamente na proteção dos pigmentos clorofilianos e na manutenção do conteúdo relativo de água, evitando a desidratação dos tecidos e sustentando a turgescência celular sob condições de alta salinidade (Shala; Aboukamar; Gururani, 2024).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 LOCALIZAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA EXPERIMENTAL

Foi conduzido experimento em casa de vegetação, com a cultura do girassol, em lisímetros de 9 dm destinados a avaliar os efeitos da salinidade e o uso de atenuantes para a mitigação do estresse salino. Os experimentos foram realizados na Horta Didática da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA) (5° 12' 28" S, 37° 19' 04" W, altitude de 24 m), em Mossoró, RN, Brasil, de fevereiro a abril de 2025. O clima predominante da região, segundo a classificação de Köppen, é o quente e seco – tipo BSw. A região apresenta temperatura média de 28,36 °C e umidade relativa média de 69,34% (Alvares *et al.*, 2013). Os dados climáticos foram coletados no local experimental por meio de um termo-higrômetro digital (Figura 1).

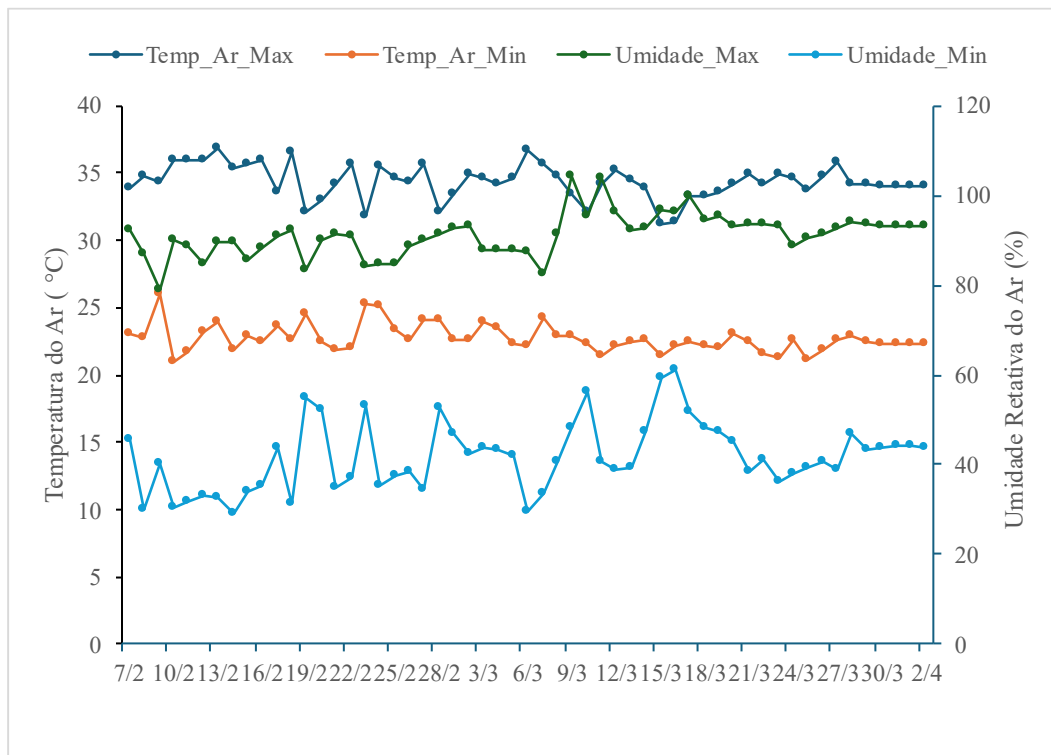


Figura 1: Temperatura mínima e máxima do ar (°C) e umidade relativa mínima e máxima do ar (%) registradas durante o período experimental conduzido em casa de vegetação.

3.2 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E TRATAMENTOS

O experimento foi conduzido em delineamento em blocos ao acaso, em esquema fatorial 3 × 4, com quatro repetições, totalizando 48 unidades experimentais, nas quais foi mantida uma planta por vaso. Os tratamentos consistiram em três níveis de condutividade elétrica da água de irrigação [CEa: 0,5; 3,5 e 6,5 dS m⁻¹, baseado no estudo de Guimarães *et al.* (2021)] correspondentes aos níveis de estresse salino (sem estresse, estresse moderado e estresse severo), e quatro tratamentos com atenuantes [sem aplicação, MeJa (1 mM), GABA (2mM), MeJa + GABA combinados] (Mahmoud; Al-Fahad, 2024; Nawaz *et al.*, 2024).

3.3 INSTALAÇÃO E CONDUÇÃO DOS EXPERIMENTOS

Utilizaram-se sementes de girassol da cultivar ‘BRS 323’, material que, segundo a Embrapa (2025), apresenta exigência em fertilidade do solo e boa adaptabilidade a diversas condições climáticas, como déficit hídrico e variações térmicas. A semeadura foi realizada diretamente em vasos de polietileno com capacidade volumétrica de 9 dm³, preenchidos com substrato proveniente da Horta Didática. Foram depositadas três sementes por vaso, a uma profundidade de 3 cm. O desbaste ocorreu quando as plântulas emitiram o primeiro par de folhas verdadeiras, mantendo-se apenas uma planta por unidade experimental.

O substrato utilizado foi retirado da Horta Didática da UFERSA, retirado da camada de 0 a 20 cm, com posterior análise de solo, que o classificou como solo franco arenoso, conforme a classificação do Sistema Brasileiro de Classificação de Solo (Santos *et al.*, 2018). O solo do experimento foi peneirado e homogeneizado. A adubação do solo foi realizada de acordo com as necessidades da cultura, com base na análise química do solo constante na Tabela 1.

Tabela 1: Análise físico-química do solo utilizado como substrato durante o experimento. Mossoró-RN, UFERSA, 2025.

Profundidade	pH	CE	P	K ⁺	Na ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SB	CTC	V
m		dS/m	-----mg	dm ⁻³ -----		-----cmol _c	dm ⁻³ -----			%
0 - 0,20	5,7	0,05	75,3	109,8	20,8	3,54	0,66	4,57	4,57	100
Areia				Silte			Argila			
-----g kg ⁻¹ -----										
897				83			20			

Fonte: O autor (2025). O pH em água foi determinado utilizando a relação solo: água de 1:2,5. CE – Condutividade elétrica do extrato solo: água na relação 1:2,5. Os elementos P, Na⁺ e K⁺ foram extraídos com extrator Mehlich-1 na relação solo: extrator de 1:10. Os elementos Ca²⁺, Mg²⁺ e Al³⁺ foram extraídos com KCl 1 mol L⁻¹ na relação solo: extrator de 1:10. (H+Al) – Acidez potencial extraída com acetato de cálcio 0,5 mol L⁻¹ na relação solo: extrator de 1:15. SB – Soma de bases; t – Capacidade de troca catiônica efetiva (CTC); CTC – Capacidade de troca catiônica do solo a pH 7,0; V – Saturação por bases; m – Saturação por alumínio; PST – Percentual de sódio trocável.

A adubação foi realizada em dose única na fundação, definida conforme a análise de solo e seguindo as recomendações para a cultura do girassol descritas no Boletim 100 (Cantarella *et al.*, 2022). Considerando a alta disponibilidade de fósforo e média disponibilidade de potássio no solo, as doses de nutrientes foram calculadas para uma produtividade esperada superior a 3,0 t ha⁻¹. Foram aplicados 0,29 g vaso⁻¹ de Ureia (46% de N), 0,35 g vaso⁻¹ de Fosfato Monoamônico (MAP, 52% de P₂O₅, 11% de N) e 0,58 g vaso⁻¹ de Cloreto de Potássio (KCl, 62% de K₂O), suprimindo, respectivamente, as demandas de 30 kg ha⁻¹ de N, 40 kg ha⁻¹ de P₂O₅ e 80 kg ha⁻¹ de K₂O.

A irrigação do experimento foi realizada diariamente, em dois turnos, com reposição do volume de água evapotranspirado, utilizando o método de lisímetro de pesagem. Esse procedimento volume aplicado foi de 80% em relação à lâmina estabelecida, valor previamente determinado por meio da saturação do substrato. Dessa forma, foi possível garantir uma drenagem adequada, promovendo o estabelecimento da capacidade de equilíbrio do solo durante o período experimental (Girardi *et al.*, 2016).

Antes da diferenciação dos tratamentos, todas as plantas foram irrigadas com água proveniente do abastecimento local, cuja condutividade elétrica inicial foi de 0,5 dS m⁻¹. A partir do início da aplicação dos tratamentos, as águas de irrigação com diferentes níveis de salinidade foram preparadas mediante a dissolução de cloreto de sódio (NaCl) na água de abastecimento local, em volume de 60 L. As quantidades de sal adicionadas foram calculadas com base na relação entre a condutividade elétrica da água e a concentração salina, conforme proposto por Richards (1954), expressa pela equação (1):

$$(1) \text{Concentração de sal (mg L}^{-1}\text{)} = 640 \times CEa \text{ (dS m}^{-1}\text{)}$$

A condutividade elétrica das soluções salinas armazenadas foi monitorada e ajustada a cada cinco dias com o auxílio de um condutivímetro portátil (Akso EC BASIC, com leituras de TDS, ppm, condutividade elétrica e salinidade), garantindo a precisão dos níveis salinos estabelecidos para cada tratamento.

A aplicação dos atenuadores Metil Jasmonato (MeJa) e ácido gama-aminobutírico (GABA) foi iniciada simultaneamente à primeira irrigação com água salina, aos 15 dias após a semeadura (DAS). Ambos os atenuadores foram dissolvidos em água destilada, com adição de espalhante adesivo Helper (0,05%), visando a melhorar a absorção foliar. As aplicações foram realizadas via pulverização foliar com borrifador manual, em intervalos de sete dias, totalizando cinco aplicações. Para os tratamentos sem aplicação dos atenuantes, realizou-se pulverização com água destilada acrescida do espalhante adesivo.

3.4 VARIÁVEIS AVALIADAS

Aos 46 DAS, a altura da planta (AP) foi medida utilizando uma régua milimetrada; o diâmetro do caule (DC) foi medido com um paquímetro digital, e o número de folhas por planta (NF) foi contado diretamente.

Posteriormente, as plantas foram separadas em folhas, caule, capítulos e raízes e submetidas à secagem em estufa de circulação forçada de ar (65 °C) por 72 horas, até atingirem massa constante. Em seguida, a massa seca de folhas (MSF), a massa seca do caule (MSC), a massa seca do capítulo (MSCap), a massa seca da raiz (MSR) e a massa seca total (MST) foram determinadas utilizando-se balança analítica (0,001 g), com resultados expressos em g por planta. A razão entre a massa seca da parte aérea (soma de MSF, MSC e MSCap) e da raiz e o Índice de Qualidade de Dickson (IQD) (Dickson *et al.*, 1960) foi expressa na equação (2):

$$(2) IQD = MST / [(AP / DC) + (MSPA / MSR)]$$

As amostras de folhas secas foram trituradas em moinho tipo Wiley (malha de 0,5 mm) e acondicionadas em frascos plásticos apropriados. Em seguida, efetuaram-se incinerações em forno mufla elétrico a temperaturas entre 500 e 550 °C. Os teores de sódio (Na) e potássio (K) foram mensurados via fotometria de chama, conforme metodologia descrita por Carmo *et al.* (2000). O conteúdo de açúcares solúveis totais (AST) foi determinado pelo método colorimétrico da antrona (Yemm; Willis, 1954), com leituras realizadas a 620 nm, sendo os resultados expressos em mg de AST g⁻¹ de MF.

A taxa de assimilação líquida de CO₂ (A , µmol CO₂ m⁻² s⁻¹), a condutância estomática (g_s , mol m⁻² s⁻¹), a transpiração (E , mmol H₂O m⁻² s⁻¹) e a concentração interna de CO₂ (C_i ,

$\mu\text{mol mol}^{-1}$) foram determinadas por meio de análises de trocas gasosas. A partir dessas variáveis, foram calculadas a eficiência instantânea do uso da água (EUA, obtida pela razão A/E), a eficiência intrínseca do uso da água ($E_i\text{UA}$, A/g_s) e a eficiência instantânea de carboxilação ($E_i\text{C}$, A/C_i). As medições foram realizadas em folhas saudáveis e totalmente expandidas, localizadas no terço médio das plantas. Para isso, utilizou-se um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA, modelo LI-6400XT, LI-COR Inc., Lincoln, NE, EUA), sob condições ambientais naturais, com céu aberto e radiação solar plena, no período entre 08h00 e 11h00. O equipamento foi configurado com câmara foliar de 6 cm^2 , sensor de radiação natural, fluxo de ar de $750\text{ }\mu\text{mol s}^{-1}$, concentração atmosférica de CO_2 de $400\text{ }\mu\text{mol mol}^{-1}$, luz artificial de $1200\text{ }\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ e umidade relativa do ar de 60%.

As variáveis de fluorescência da clorofila avaliadas foram a fluorescência inicial (F_0), a fluorescência máxima (F_m), a fluorescência variável (F_v) e o rendimento quântico máximo do fotossistema II (F_v/F_m). As medições foram realizadas em folhas saudáveis, localizadas no terço médio das plantas, previamente adaptadas ao escuro por 30 minutos com o auxílio de clips foliares (pinças). As análises foram conduzidas utilizando um fluorômetro portátil de excitação contínua (modelo OS-30p, Opti-Sciences Inc., Hudson, NH, EUA), no período entre 8h00 e 11h00.

Para a avaliação dos atributos morfofuncionais e do estado hídrico das plantas, foram coletados discos foliares com área conhecida de $0,6\text{ cm}^2$, retirados do terço médio das plantas, no período entre 05h00 e 06h00, visando a garantir a máxima turgidez celular. As amostras foram imediatamente transportadas ao laboratório, onde foi determinada a massa fresca (MF) em balança analítica com precisão de $0,0001\text{ g}$. Em seguida, os discos foram hidratados em água destilada por 24 h, à temperatura ambiente, para obtenção da massa túrgida (MT). Posteriormente, o material foi submetido à secagem em estufa de circulação forçada de ar, a $65\text{ }^\circ\text{C}$, por 72 h, para a determinação da massa seca (MS).

Com base nesses dados, foram calculadas a Massa Foliar por Área (MFA), conforme Witkowski e Lamont (1991), a Suculência Foliar (SUC), segundo Mantovani (1999), e o Conteúdo Relativo de Água (CRA), de acordo com Weatherley (1950), utilizando-se as Equações 3, 4 e 5:

$$(3) MFA = MS / A$$

$$(4) SUC = (MT - MS) / A$$

$$(5) CRA = [(MF - MS) / (MT - MS)] \times 100$$

Onde: A corresponde à área do disco foliar.

Ao mesmo tempo, foi feita a medição do extravasamento de eletrólitos (EE), seguindo o método descrito por Bajji *et al.* (2002). Para isso, foram retirados dez discos das folhas em cada unidade experimental, cada um com área de 0,6 cm². Esses discos foram lavados com água destilada para remover eletrólitos da superfície e depois secos com papel absorvente. Depois disso, os discos foram colocados em tubos de ensaio com 10 mL de água destilada e mantidos a 25 °C por seis horas, sendo agitados algumas vezes. Em seguida, mediu-se a condutividade elétrica inicial (CE₁) usando um condutivímetro portátil (modelo CD-850, Instrutherm). Depois disso, as amostras foram aquecidas em banho-maria a 90 °C por 60 minutos, para garantir o extravasamento completo dos eletrólitos. Após esfriamento até temperatura ambiente, registrou-se a condutividade elétrica final (CE₂). A porcentagem de danos à membrana celular foi calculada conforme a equação 6:

$$(6) EE (\%) = (CE_1 / CE_2) \times 100$$

Para avaliar os pigmentos foliares, adotou-se o método de extração com dimetilsulfóxido (DMSO), conforme Santos *et al.* (2008). Amostras compostas por cinco discos de 1 cm de diâmetro foram mantidas em 5 mL do solvente por 48 h, no escuro e sem controle térmico adicional (temperatura ambiente). A análise quantitativa ocorreu via espectrofotometria (cubeta de 10 mm), medindo-se a absorção de luz em 480, 649 e 665 nm. Os dados obtidos foram convertidos em concentrações de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides, conforme sugerido por Wellburn (1994), por meio das equações 7, 8 e 9.

$$(7) \text{Clorofila } a \text{ (Clo } a) = 12,19 \times A_{665} - 3,45 \times A_{649}$$

$$(8) \text{Clorofila } b \text{ (Clo } b) = 21,99 \times A_{649} - 5,32 \times A_{665}$$

$$(9) \text{Carotenoides} = [1000 \times A_{480} - (2,14 \times \text{Clo } a) - (70,16 \times \text{Clo } b)] / 220$$

em que:

Clo a = concentração de clorofila a (µg mL⁻¹);

Clo b = concentração de clorofila b (µg mL⁻¹);

Carotenoides = concentração de carotenoides totais (µg mL⁻¹);

A480, A649 e A665 = absorbâncias medidas nos respectivos comprimentos de onda.

3.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Inicialmente, os dados foram submetidos aos testes de normalidade de Shapiro-Wilk e de homogeneidade de variâncias de Bartlett para verificar o atendimento aos pressupostos estatísticos. Posteriormente, realizou-se a análise de variância, sendo as médias comparadas pelo teste de Tukey, a 5% de significância. Além disso, realizou-se a correlação de Pearson para identificar os padrões de associação entre as variáveis avaliadas. Todas as análises estatísticas foram conduzidas utilizando o software R v. 4.3.2 (R Core Team, 2025).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A avaliação das variáveis de crescimento evidenciou que o aumento da condutividade elétrica da água de irrigação (CEa) comprometeu significativamente o desenvolvimento vegetativo das plantas (Figura 2), entretanto não foi observada interação entre os tratamentos salinos com atenuadores. Foram encontradas diferenças significativas entre todos os níveis de estresse analisados: 0,5 (leve), 3,5 (moderado) e 6,5 dS m⁻¹ (severo).

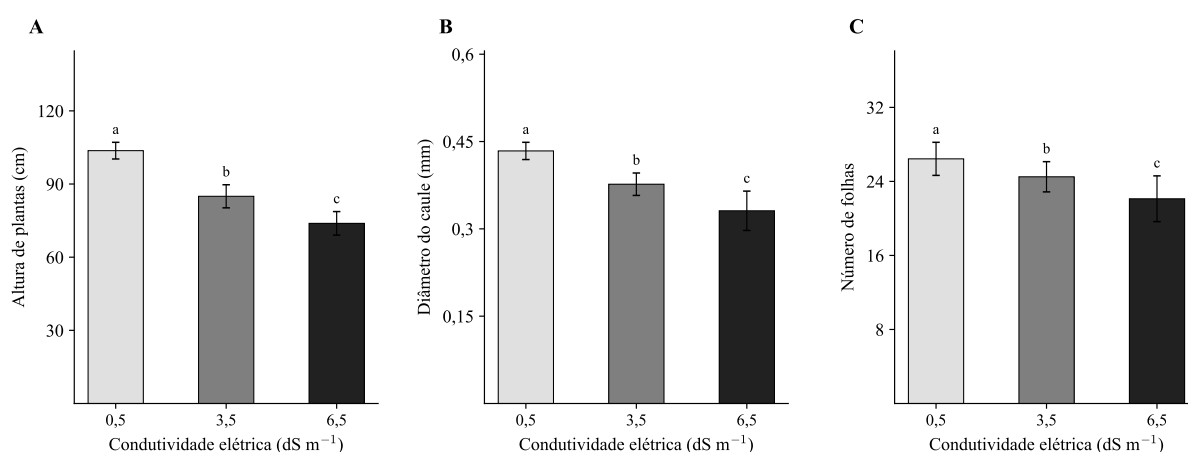


Figura 2 Altura de plantas (A), diâmetro do caule (B) e número de folhas (C) de plantas de girassol submetidas a três níveis de condutividade elétrica da água de irrigação: 0,5 dS m⁻¹ (controle), 3,5 dS m⁻¹ e 6,5 dS m⁻¹, associados à aplicação foliar de atenuantes: controle (água destilada), metil jasmonato (MeJa – 1 mM), ácido gama-aminobutírico (GABA – 2 mM) e MeJa + GABA. Fonte: O autor (2026). As colunas representam médias ± erro padrão (n = 4). Letras minúsculas indicam diferenças entre níveis de salinidade pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Essa distinção evidencia perdas progressivas para a altura de plantas (Figura 2A), diâmetro do caule (Figura 2B) e número de folhas (Figura 2C) conforme a intensidade dos níveis salinos aumentou. Ao comparar esses dados ao maior nível salino (6,5 dS m⁻¹), houve redução de aproximadamente 28% na altura de plantas e 15% no número de folhas.

Tal inibição do crescimento reflete o desvio do custo energético para a manutenção da homeostase, no qual, de acordo com Zhao *et al.* (2021), a primeira barreira imposta pelo estresse salino é o choque osmótico, que reduz a pressão de turgescência necessária à expansão da parede celular. Adicionalmente, a toxicidade iônica reduz a divisão celular nos meristemas (Pekol; Baloglu; Altunoğlu, 2016).

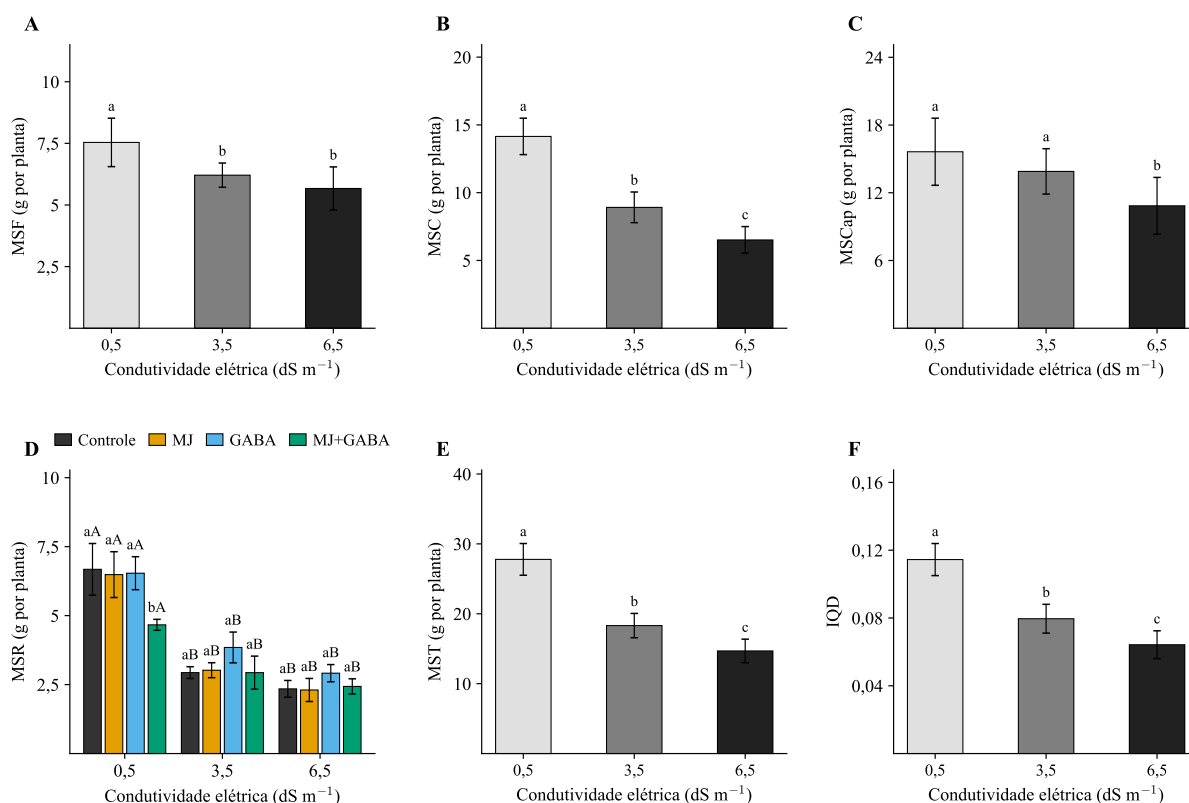


Figura 3: Massa seca foliar (A), massa seca do caule (B), massa seca do capítulo (C), massa seca da raiz (D), massa seca total (E) e índice de qualidade de Dickson (F) em plantas de girassol submetidas aos níveis de salinidade da água de irrigação (0,5; 3,5 e 6,5 dS m⁻¹) e aplicação dos atenuantes (controle, MeJa, GABA e MeJa + GABA). As colunas representam médias $\pm$ erro padrão (n = 4). Fonte: O autor (2026). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Para os resultados apresentados nas Figuras 3A, 3B, 3C, 3E e 3F, não foi observada interação significativa entre os tratamentos salinos e os tratamentos com atenuadores, indicando que o efeito dos atenuantes ocorreu de forma independente do nível de salinidade. A análise da biomassa revelou padrões distintos de resposta ao estresse salino para os diferentes órgãos da planta. Para a massa seca foliar (Figura 3A), observou-se que os tratamentos salinos de 3,5 e 6,5 dS m⁻¹ não diferiram estatisticamente entre si, tendo proporcionado reduções de 17% e 25%, respectivamente, em comparação ao controle.

Na Massa Seca do Caule (Figura 3B), o aumento da salinidade provocou declínio progressivo da biomassa; comparado ao controle, estima-se redução de 36% sob estresse moderado e de 54% sob estresse severo. Por sua vez, a massa seca do capítulo (Figura 3C) demonstrou que a estrutura reprodutiva foi menos sensível inicialmente: o estresse moderado

não interferiu significativamente na massa, havendo maiores danos no tratamento severo (6,5 dS m⁻¹), com redução de aproximadamente 27%.

Para a massa seca da raiz (Figura 3D), a análise estatística não evidenciou diferenças significativas entre os atenuantes dentro dos níveis mais altos de condutividade elétrica da água de irrigação (CE), indicando que a aplicação de MeJa e GABA exógenos, isolada ou combinada, não alterou o acúmulo de biomassa radicular sob estresse salino severo ou moderado. Entretanto, sob condições ótimas (0,5 dS m⁻¹), foi observada diferença estatística: a aplicação exógena da combinação dos atenuantes resultou em redução significativa da massa radicular em comparação ao tratamento controle.

A massa seca total (Figura 3E) e o Índice de Qualidade de Dickson (Figura 3F) confirmaram a limitação geral no desenvolvimento. A redução progressiva desses índices indica que o estresse salino comprometeu o vigor e a qualidade estrutural das plantas. Essa resposta sugere que, sob alta salinidade, o custo energético foi desviado do acúmulo de biomassa para mecanismos de defesa e osmorregulação. Segundo Aneja, Sanyal e Ranjan (2024), essa alocação estratégica de recursos priorizando a sobrevivência e o espessamento de tecidos em detrimento da expansão foliar e radicular é uma adaptação crucial para mitigar os danos oxidativos e osmóticos causados pelo ambiente salino.

Para as clorofilas *a*, *b*, total e carotenoides (Figura 4A-D), observou-se que, em condições de ausência de estresse (0,5 dS m⁻¹), o GABA exógenos promoveu aumento significativo dos pigmentos em relação ao controle. No entanto, sob estresse salino (3,5 e 6,5 dS m⁻¹), não houve diferença significativa entre os atenuantes e o controle para a maioria das variáveis, exceto pela tendência de manutenção dos níveis de pigmentos, mesmo sob alta salinidade, restringindo a formação das espécies reativas de oxigênio (EROs), motivo pelo qual moléculas como o GABA e o metil jasmonato atuam na sinalização para enzimas antioxidantes, protegendo o aparato fotossintético contra a oxidação (Shi *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2020; Wei *et al.*, 2024).

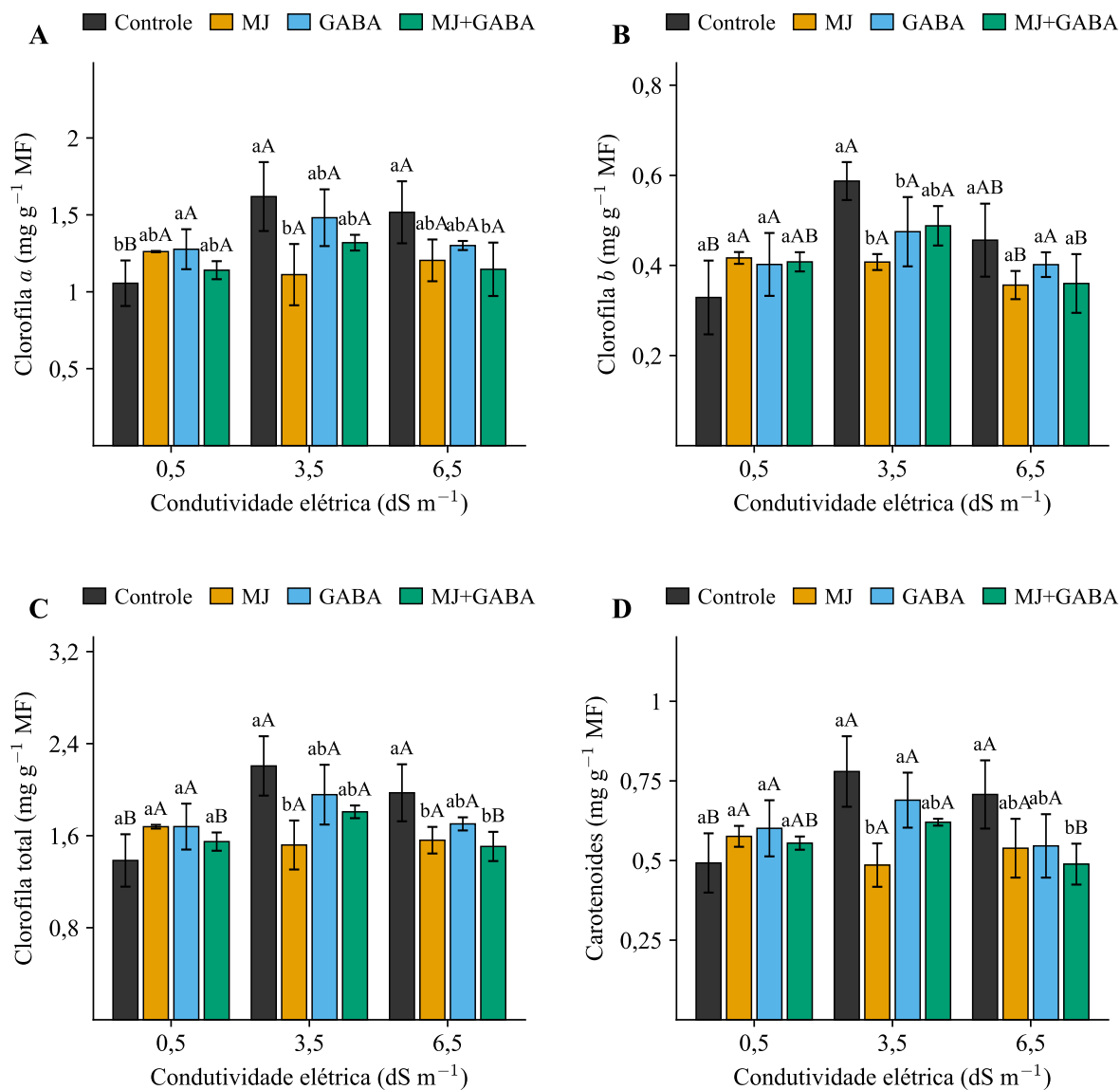


Figura 4: Teores de clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) em folhas de girassol submetidas aos níveis de salinidade da água de irrigação (0,5; 3,5 e 6,5 dS m⁻¹) e aplicação dos atenuantes (controle, MeJa, GABA e MeJa + GABA). As colunas representam médias ± erro padrão (n = 4). Fonte: O autor (2026). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey (p ≤ 0,05).

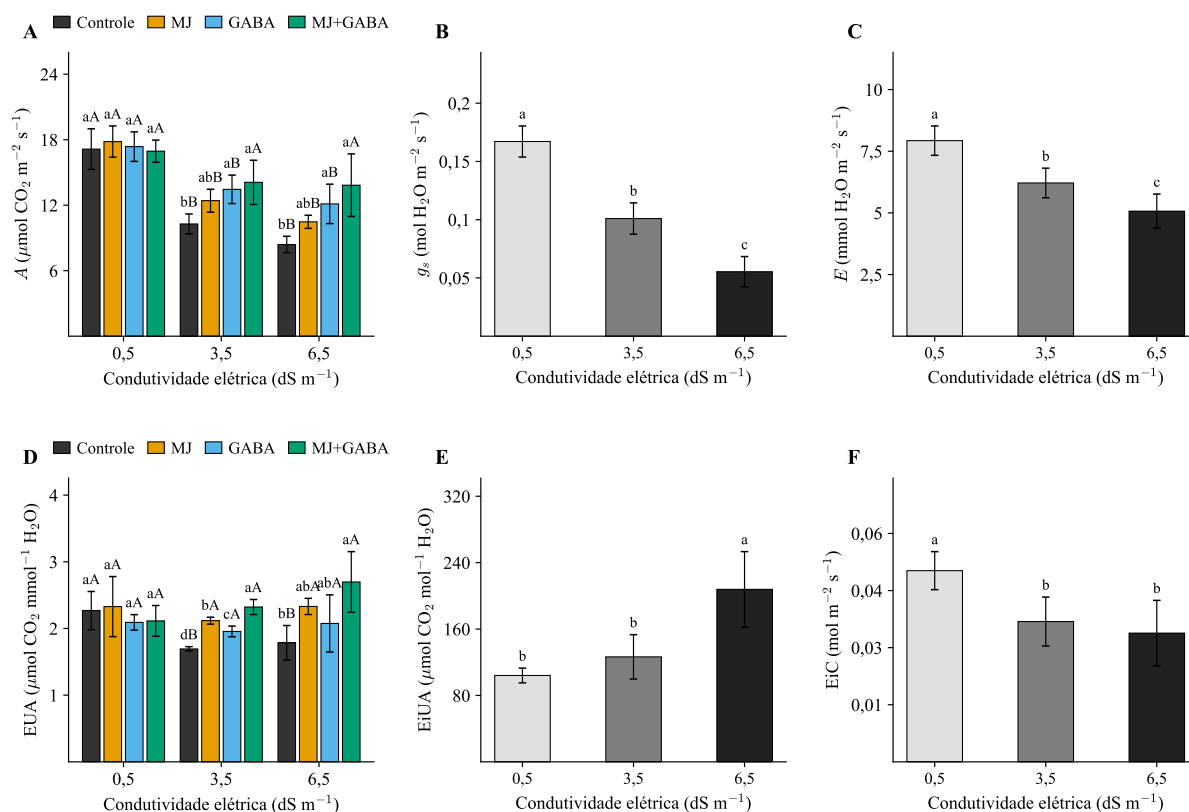


Figura 5: Taxa fotossintética líquida (A), condutância estomática (B), taxa de transpiração (C), eficiência do uso da água (D), eficiência intrínseca do uso da água (E) e eficiência instantânea de carboxilação (F) em plantas de girassol submetidas aos níveis de salinidade da água de irrigação (0,5; 3,5 e 6,5 dS m⁻¹) e aplicação dos atenuantes (controle, MeJa, GABA e MeJa + GABA). As colunas representam médias ± erro padrão (n = 4). Fonte: O autor (2026). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey (p ≤ 0,05).

A análise das trocas gasosas demonstrou que a aplicação dos atenuantes foi eficiente em mitigar os danos fotossintéticos, embora a salinidade tenha imposto limitações estomáticas severas. Para a taxa de assimilação líquida de CO₂ (Figura 5A) e a eficiência do uso da água (EUA - Figura 5D), houve interação significativa entre os fatores. Verificou-se que, sob condições de salinidade, as plantas que receberam a combinação de MeJa + GABA apresentaram desempenho superior ao das plantas do grupo controle (sem aplicação de atenuantes). No estresse moderado (3,5 dS m⁻¹), a combinação resultou em uma taxa A cerca de 25% superior a controle, ao passo que no estresse severo (6,5 dS m⁻¹) esse aumento foi estimado em aproximadamente 60% em relação ao controle.

Padrão semelhante foi observado para a EUA, com incrementos significativos de 28% e 39% nos respectivos níveis salinos. Isso demonstra que a ação conjunta de MeJa e GABA

exógenos protege a atividade da Rubisco e as enzimas do ciclo de Calvin (Ahmad; Fariduddin, 2025). Paralelamente, essas moléculas atuam na sinalização celular, modulando a regulação osmótica e preservando a hidratação (Shi *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2020; Wei *et al.*, 2024). Por outro lado, as variáveis condutância estomática (Figura 5B) e transpiração (Figura 5C) responderam de forma isolada ao fator salinidade. Observou-se diferenças significativas entre todos os níveis. A g_s no estresse severo foi cerca de 67% menor que no controle, ao passo que a transpiração reduziu aproximadamente 35%. Esses dados confirmam que o potencial hídrico reduzido forçou o fechamento estomático (Dourado *et al.*, 2022; Fan *et al.*, 2024).

Como consequência, a eficiência intrínseca do uso da água (EiUA - Figura 5E) diferiu estatisticamente no nível severo (6,5 dS m⁻¹), apresentando média superior aos demais tratamentos, com 4,5% acima do controle. Isso ocorre porque a planta restringiu a perda de água proporcionalmente mais do que a entrada de CO₂ (Hatfield; Dold, 2019; Wu *et al.*, 2021). Contudo, a eficiência instantânea de carboxilação (Figura 5F) apresentou redução significativa nos tratamentos salinos em comparação ao controle, sugerindo limitações metabólicas na enzima Rubisco (Carmo-Silva *et al.*, 2014).

A análise da fluorescência da clorofila *a* revelou que o estresse salino comprometeu a fotoquímica primária, mas os elicitores atuaram na proteção do aparato fotossintético (Figura 6). Para a fluorescência inicial (Figura 6A), observou-se aumento progressivo conforme a elevação da salinidade, indicando danos nos centros de reação do Fotossistema II (PSII). No entanto, no nível moderado de estresse (3,5 dS m⁻¹), a combinação MeJa + GABA foi eficiente em mitigar esse dano, reduzindo o valor de F_o significativamente em comparação ao controle, o que indica menor dissociação das antenas de captação de luz (Dalal; Tripathy, 2018).

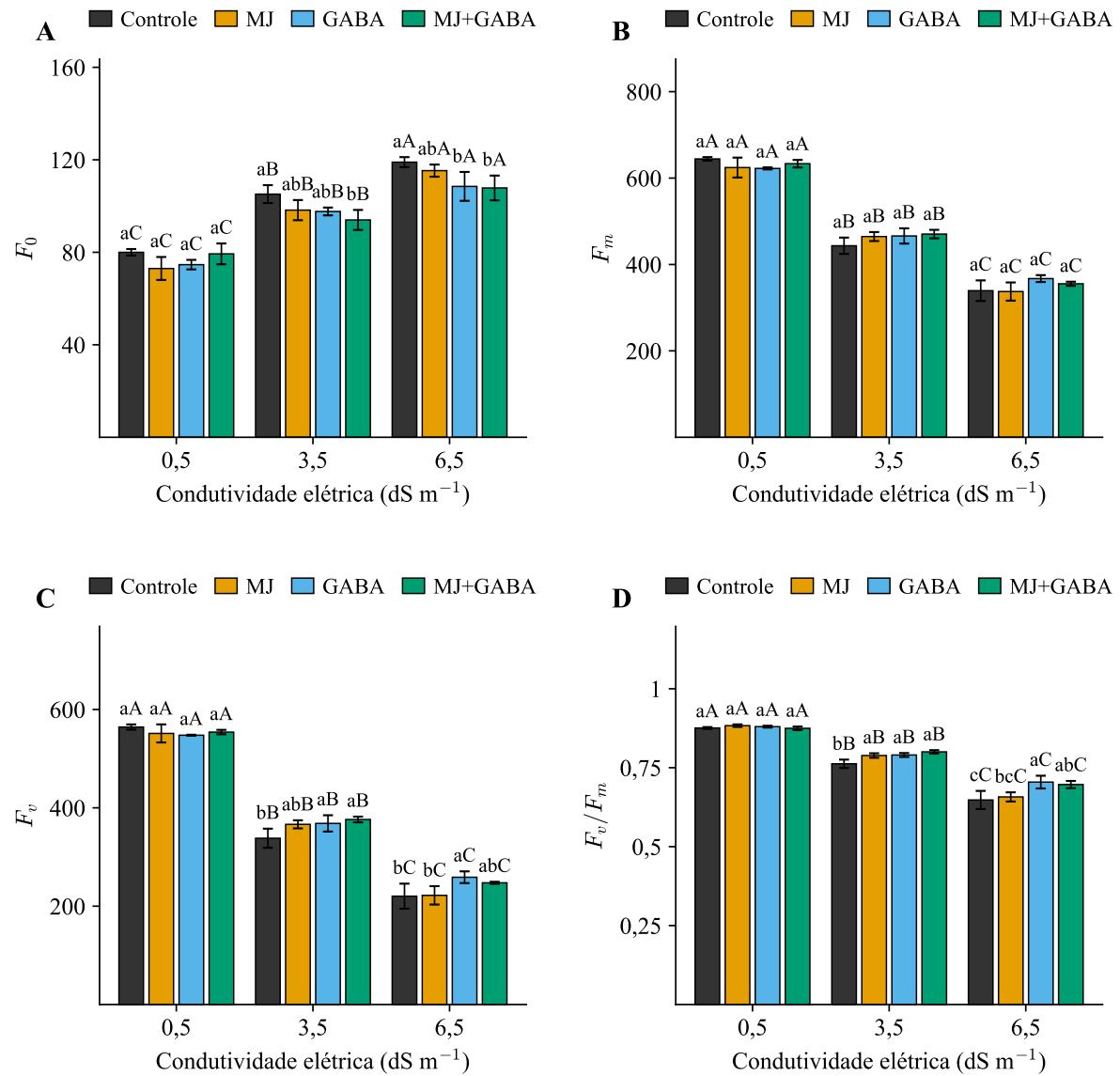


Figura 6: Fluorescência inicial (F_0) (A), fluorescência máxima (F_m) (B), fluorescência variável (F_v) (C) e eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) (D) em plantas de girassol submetidas aos níveis de salinidade da água de irrigação (0,5; 3,5 e 6,5 dS m⁻¹) e aplicação dos atenuantes (controle, MeJa, GABA e MeJa + GABA). As colunas representam médias $\pm$ erro padrão ($n = 4$). Fonte: O autor (2026). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Não houve diferença significativa na interação entre os fatores atenuantes e salinidade, entretanto houve redução dos valores dos parâmetros com o aumento da salinidade, ocorrendo, portanto, comportamento inverso ao F_0 . Apesar dessa queda generalizada, o tratamento com GABA isolado destacou-se no nível severo (6,5 dS m⁻¹) para a variável F_v , mantendo médias estatisticamente superiores ao controle. Isso indica que o atenuante auxiliou na preservação da capacidade de transferência de elétrons, mesmo sob condições críticas,

minimizando os efeitos das EROs e preservando a integridade de membranas da estrutura celular (Wang *et al.*, 2023).

Essas alterações se refletiram diretamente na eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m – Figura 6D). O estresse severo provocou redução de aproximadamente 27% na eficiência do controle (comparação entre 0,5 e 6,5 dS m⁻¹). Contudo, a aplicação de GABA promoveu recuperação significativa, incrementando a eficiência em cerca de 9% em comparação às plantas não tratadas no mesmo nível de estresse.

Esses resultados evidenciam que os atenuantes, especialmente o GABA, auxiliaram na mitigação da fotoinibição. Esse efeito protetor está associado ao estímulo do sistema antioxidante, que inibe o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) nos tilacoides. Consequentemente, ocorrem proteção das proteínas de membrana e manutenção da fluidez no transporte de elétrons, evitando a degradação irreversível dos cloroplastos (Dabravolski; Isayenkov, 2023).

A análise nutricional e bioquímica revelou mecanismos importantes de tolerância induzidos pelos atenuantes. Para o conteúdo de sódio foliar (Na⁺ - Figura 7A), observou-se um acúmulo nas plantas não tratadas, em que a maior condutividade elétrica da água (6,5 dS m⁻¹) elevou a concentração de sódio em 100% no controle (de ~0,08 para ~0,16 g kg⁻¹). No entanto, a aplicação dos elicitores mitigou esse acúmulo. Os tratamentos com atenuantes combinados (MeJa e GABA) reduziram o teor de Na⁺ em 29%, ao passo que a aplicação de MeJa exógeno potencializou essa resposta, promovendo redução de 46,8% em comparação ao controle ao tratamento com salinidade de 6,5 dS m⁻¹.

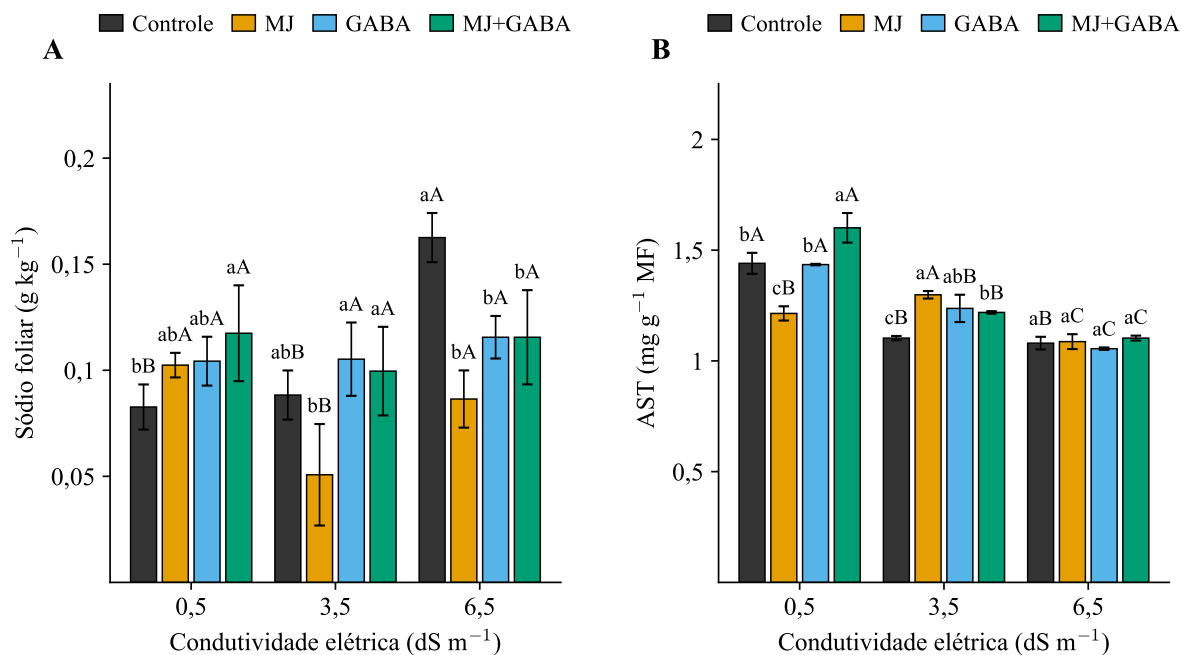


Figura 7: Conteúdo foliar de sódio (Na^+) (A) e Açúcares solúveis totais (AST) (B) em plantas de girassol submetidas a três níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5; 3,5 e 6,5 dS m^{-1}) associados à aplicação foliar de atenuantes: controle (água destilada), metil jasmonato (MeJa – 1 mM), ácido gama-aminobutírico (GABA – 2 mM) e MeJa + GABA. As colunas representam médias $\pm$ erro padrão ($n = 4$). Fonte: O autor (2025). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

O conteúdo de açúcares solúveis totais (Figura 7B) sofreram redução em decorrência do estresse salino. Observou-se um declínio de cerca de 25% no teor de açúcares ao passar da condição controle para a salinidade severa. Apesar dessa queda geral, no nível intermediário (3,5 dS m^{-1}), os atenuantes MJ e GABA conseguiram manter teores de açúcares superiores ao controle, sugerindo manutenção temporária das reservas energéticas ou osmorregulação mais eficiente (Saddhe; Manuka; Penna, 2020).

Essa regulação iônica e bioquímica sugere que os atenuantes promoveram a integridade das membranas celulares (seletividade), restringindo a entrada passiva de Na^+ e melhorando a homeostase Na^+/K^+ (Dabravolski; Isayenkov, 2023). O MeJa e GABA aumentam a tolerância à salinidade principalmente por meio da regulação da homeostase iônica, com ênfase em transportadores já caracterizados, como o *Salt Overly Sensitive 1* (SOS1), o *Na^+/H^+ exchanger 1* (NHX1), os transportadores de alta afinidade para K^+ (*High-Affinity K^+ Transporter*, HKT) e as bombas de prótons (H^+ -ATPases), havendo associação ao aumento da expressão de SOS1 e NHX1 em raízes e folhas, sugerindo exclusão de Na^+ e

sequestro vacuolar, além do incremento da atividade da H^+ -ATPase da membrana plasmática, que fornece a força eletroquímica necessária a esses processos (Gupta; Shaw; Sahu, 2021; Hussain *et al.*, 2022; Mansour, 2022). A menor concentração de sódio e a manutenção relativa de açúcares indicam que a energia que seria gasta na reparação de danos massivos foi redirecionada para a respiração e manutenção das estruturas celulares, permitindo a sobrevivência da planta mesmo sob alta salinidade (Islam *et al.*, 2024).

A análise do estado hídrico e da integridade celular indicou estratégias distintas de sobrevivência das plantas sob estresse salino. O conteúdo relativo de água (Figura 8A) evidenciou o impacto severo do estresse osmótico, uma vez que, nas plantas não tratadas (controle), o aumento da salinidade para o nível severo ($6,5 \text{ dS m}^{-1}$) resultou em desidratação celular acentuada, com redução de aproximadamente 38% no CRA em relação ao nível de $0,5 \text{ dS m}^{-1}$. Entretanto, a aplicação dos atenuantes foi eficaz na mitigação desse déficit hídrico. No estresse severo, as plantas tratadas, especialmente com GABA e com a combinação MeJa + GABA, apresentaram médias estatisticamente superiores ao controle, promovendo incremento médio estimado de 37% na retenção hídrica quando comparadas às plantas não tratadas sob a mesma condição salina.

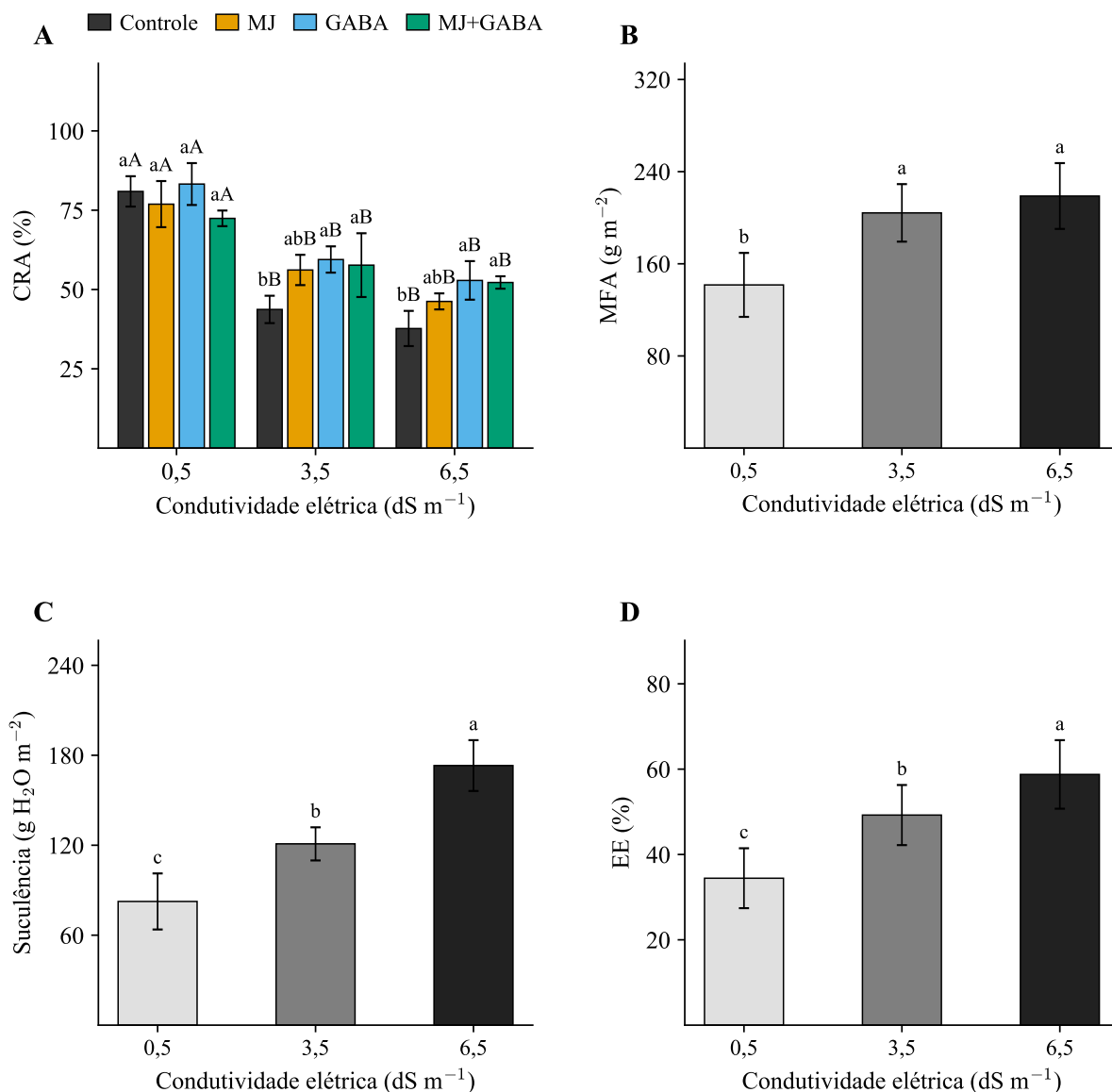


Figura 8: Conteúdo relativo de água (CRA) (A), massa foliar por área (MFA) (B), suculência foliar (C) e extravasamento de eletrólitos (EE) (D) em plantas de girassol submetidas a três níveis de condutividade elétrica da água de irrigação (0,5; 3,5 e 6,5 dS m⁻¹), associados à aplicação foliar de atenuantes: controle (água destilada), metil jasmonato (MeJa – 1 mM), ácido gama-aminobutírico (GABA – 2 mM) e MeJa + GABA. As colunas representam médias $\pm$ erro padrão (n = 4). Fonte: O autor (2026). Letras minúsculas indicam diferenças entre os níveis de salinidade e letras maiúsculas indicam diferença entre os atenuantes pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

A massa foliar por área (Figura 8B) e a suculência foliar (Figura 8C) aumentaram progressivamente com o aumento da condutividade elétrica da água de irrigação. Do controle ao estresse severo, observaram-se incrementos de aproximadamente 57% na MFA e de 118% na suculência. Esse aumento da espessura foliar e do acúmulo de água constitui um

mecanismo adaptativo de diluição de sais, contribuindo para a mitigação da toxicidade iônica e para a manutenção do turgor celular (Wang *et al.*, 2023).

Contudo, esse esforço adaptativo apresentou um custo fisiológico, evidenciado pelo extravasamento de eletrólitos (Figura 8D). O EE aumentou com a salinidade, atingindo incremento de cerca de 71% no nível salino severo, indicando comprometimento da integridade das membranas celulares, possivelmente associado à peroxidação lipídica induzida pelo estresse salino (Wang *et al.*, 2023).

A maior capacidade de manutenção do CRA nas plantas tratadas com atenuantes (Figura 8A) pode ser atribuída à regulação osmótica mais eficiente. O GABA e o MeJa exógenos estimulam o acúmulo de solutos compatíveis, como prolina e açúcares solúveis, além de otimizarem a homeostase iônica, favorecendo a absorção de K^+ em detrimento do Na^+ . Esse ajuste reduz o potencial osmótico interno sem causar toxicidade, permitindo que as plantas mantenham a absorção de água e a estabilidade celular mesmo sob condições de elevada salinidade (Sheteiwy *et al.*, 2019; Hussain *et al.*, 2022).

5 CONCLUSÃO

O estresse salino comprometeu o crescimento, biomassa e desempenho fotossintético e o acúmulo de biomassa do girassol BRS 323 aos 46 dias após o semeio.

Os elicitores GABA e a combinação com MeJa contribuíram para a manutenção da atividade fotossintética, o aumento da eficiência do uso da água e a restrição do acúmulo de íons tóxicos (Na^+) sob condições de salinidade severa ($6,5 \text{ dS m}^{-1}$), mas sem efeito significativo na morfologia do girassol BRS 323.

REFERÊNCIAS

- AHMAD, S.; FARIDUDDIN, Q. GABA mitigates NaCl toxicity by enhancing photosynthesis, chloroplast structure, and redox balance in salt-tolerant and sensitive tomato varieties. **Environmental Science And Pollution Research**, [S.L.], v. 32, n. 15, p. 9676-9696, 26 mar. 2025. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s11356-025-36263-0>.
- ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, p. 711-728, 2013.
- ANEJA, P.; SANYAL, R.; RANJAN, A. Leaf growth in third dimension: a perspective of leaf thickness from genetic regulation to ecophysiology. **New Phytologist**, [S.L.], v. 245, n. 3, p. 989-999, 7 nov. 2024. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/nph.20246>.
- ANGON, P. B. *et al.* How Do Plants Respond to Combined Drought and Salinity Stress? – A Systematic Review. **Plants**, [S.L.], v. 11, n. 21, p. 2884, 28 out. 2022. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/plants11212884>.
- BAJJI, M.; KINET, J.-M.; LUTTS, S. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. **Plant Growth Regulation**, v. 36, p. 61–70, 2002.
- BARRS, H. D.; WEATHERLEY, P. E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 15, p. 413–428, 1962.
- CADAVID, Isabel Cristina *et al.* Transcriptional analyses of two soybean cultivars under salt stress. **Molecular Biology Reports**, [S.L.], v. 47, n. 4, p. 2871-2888, 29 mar. 2020. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s11033-020-05398-3>.
- CANTARELLA, H. *et al.* (Coord.). **Recomendações de adubação e calagem para o estado de São Paulo**. Campinas: IAC, 2022. (Boletim técnico, 100).
- CAO, Q.; LI, G.; LIU, F. Elevated CO₂ enhanced water use efficiency of wheat to progressive drought stress but not on maize. **Frontiers In Plant Science**, [S.L.], v. 13, p. 0-0, 17 nov. 2022. Frontiers Media SA. <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2022.953712>.
- CARMO, C. A. F. S. do *et al.* **Métodos de análise de tecidos de plantas utilizados na Embrapa Solos**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2000. 41 p. (Embrapa Solos. Circular Técnica, 6).
- CARMO-SILVA, Elizabete *et al.* Optimizing Rubisco and its regulation for greater resource use efficiency. **Plant, Cell & Environment**, [S.L.], v. 38, n. 9, p. 1817-1832, 26 set. 2014. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12425>.
- CHENG, Minghui *et al.* Crop yield and water productivity under salty water irrigation: a global meta-analysis. **Agricultural Water Management**, [S.L.], v. 256, p. 107105, out. 2021. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107105>.
- DABRAVOLSKI, Siarhei A.; ISAYENKOV, Stanislav V. The Role of the γ -Aminobutyric Acid (GABA) in Plant Salt Stress Tolerance. **Horticulturae**, [S.L.], v. 9, n. 2, p. 230, 8 fev. 2023. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/horticulturae9020230>.

- DALAL, V. K.; TRIPATHY, B. C. Water-stress induced downsizing of light-harvesting antenna complex protects developing rice seedlings from photo-oxidative damage. **Scientific Reports**, [S.L.], v. 8, n. 1, p. 1, 13 abr. 2018. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-017-14419-4>.
- DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **The Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10–13, 1960.
- DOURADO, P. R. M. *et al.* Stomatal Regulation and Osmotic Adjustment in Sorghum in Response to Salinity. **Agriculture**, [S.L.], v. 12, n. 5, p. 658, 2 maio 2022. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/agriculture12050658>
- DU, B. *et al.* Strategies of plants to overcome abiotic and biotic stresses. **Biological Reviews**, [S.L.], v. 99, n. 4, p. 1524–1536, abr. 2024. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/brv.13079>.
- FAN, Y. *et al.* Salt Addition Mitigate Mortality Risk and Prolong Survival of Robinia pseudoacacia Subjected to Drought Stress. **Agronomy**, [S.L.], v. 14, n. 3, p. 439, 23 fev. 2024. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/agronomy14030439>.
- GAO, Z. *et al.* Exogenous methyl jasmonate promotes salt stress-induced growth inhibition and prioritizes defense response of Nitraria tangutorum Bobr. **Physiologia Plantarum**, [S.L.], v. 172, n. 1, p. 162–175, 12 jan. 2021. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/ppl.13314>.
- GIRARDI, L. B. *et al.* Evapotranspiração e coeficiente de cultura da alstroemeria (Alstroemeria x hybrida) cultivada em estufa. **Irriga**, [S.L.], v. 21, n. 4, p. 817–829, 6 out. 2016. Brazilian Journal of Irrigation and Drainage - IRRIGA. <http://dx.doi.org/10.15809/irriga.2016v21n4p817-829>.
- GUIMARÃES, R. F. B. *et al.* Growth and physiology of ornamental sunflower under salinity in function of paclobutrazol application methods. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, [S.L.], v. 25, n. 12, p. 853–861, dez. 2021. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v25n12p853-861>.
- GUPTA, A.; SHAW, B. P.; SAHU, B. B. Post-translational regulation of the membrane transporters contributing to salt tolerance in plants. **Functional Plant Biology**, [S.L.], v. 48, n. 12, p. 1199–1212, 20 out. 2021. CSIRO Publishing. <http://dx.doi.org/10.1071/fp21153>.
- HAN, X. *et al.* Effect of salinity on oleic sunflower (Helianthus annuus Linn.) under drip irrigation in arid area of Northwest China. **Agricultural Water Management**, [S.L.], v. 259, p. 107267, jan. 2022. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107267>.
- HATFIELD, J. L.; DOLD, C. Water-Use Efficiency: advances and challenges in a changing climate. **Frontiers In Plant Science**, [S.L.], v. 10, p. 0-0, 19 fev. 2019. Frontiers Media SA. <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2019.00103>.
- HAYAT, F. *et al.* γ Aminobutyric Acid (GABA): a key player in alleviating abiotic stress resistance in horticultural crops. **Horticulturae**, [S.L.], v. 9, n. 6, p. 647, 31 maio 2023. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/horticulturae9060647>.
- HO, T.-T.; MURTHY, H. N.; PARK, S.-Y. Methyl Jasmonate Induced Oxidative Stress and Accumulation of Secondary Metabolites in Plant Cell and Organ Cultures. **International Journal of Molecular Sciences**, [S.L.], v. 21, n. 3, p. 716, 22 jan. 2020. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/ijms21030716>.
- HUSSAIN, S. *et al.* Methyl Jasmonate Alleviates the Deleterious Effects of Salinity Stress by Augmenting Antioxidant Enzyme Activity and Ion Homeostasis in Rice (Oryza sativa L.).

Agronomy, [S.L.], v. 12, n. 10, p. 2343, 28 set. 2022. MDPI AG.
<http://dx.doi.org/10.3390/agronomy12102343>.

ISLAM, Syed Nazar Ul *et al.* Gamma-aminobutyric acid interactions with phytohormones and its role in modulating abiotic and biotic stress in plants. **Stress Biology**, [S.L.], v. 4, n. 1, p. 0, 19 ago. 2024. Springer Science and Business Media LLC.
<http://dx.doi.org/10.1007/s44154-024-00180-y>.

KINOSHITA, Tetsu; SEKI, Motoaki. Epigenetic Memory for Stress Response and Adaptation in Plants. **Plant And Cell Physiology**, [S.L.], v. 55, n. 11, p. 1859-1863, 8 out. 2014. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcu125>.

KOPECKÁ, Romana *et al.* Abiotic Stress in Crop Production. **International Journal of Molecular Sciences**, [S.L.], v. 24, n. 7, p. 6603, 1 abr. 2023. MDPI AG.
<http://dx.doi.org/10.3390/ijms24076603>.

KRSTIĆ, Miloš *et al.* Can Modification of Sowing Date and Genotype Selection Reduce the Impact of Climate Change on Sunflower Seed Production? **Agriculture**, [S.L.], v. 13, n. 11, p. 2149, 15 nov. 2023. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/agriculture13112149>.

LI, Li *et al.* The versatile GABA in plants. **Plant Signaling & Behavior**, [S.L.], v. 16, n. 3, p. 1862565, 6 jan. 2021. Informa UK Limited.
<http://dx.doi.org/10.1080/15592324.2020.1862565>.

LIU, Xiao-Long *et al.* Absciscic acid primes rice seedlings for enhanced tolerance to alkaline stress by upregulating antioxidant defense and stress tolerance-related genes. **Plant And Soil**, [S.L.], v. 438, n. 1-2, p. 39-55, 4 mar. 2019. Springer Science and Business Media LLC.
<http://dx.doi.org/10.1007/s11104-019-03992-4>.

MAHMOUD, M. S.; AL-FAHAD, A. C. Effect of Irrigation Water Salinity Concentrations and Methyl jasmonate on Vegetative and Laboratory Growth Characteristics of Sunflower Crop. **Iop Conference Series: Earth and Environmental Science**, [S.L.], v. 1371, n. 5, p. 052-063, 1 jul. 2024. IOP Publishing. <http://dx.doi.org/10.1088/1755-1315/1371/5/052063>.

MAIA, Renata A. *et al.* Sunflower physiological adjustments to elevated CO₂ and temperature do not improve reproductive performance and productivity. **Environmental And Experimental Botany**, [S.L.], v. 213, p. 105448, set. 2023. Elsevier BV.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105448>.

MANSOUR, M. M. F. Role of Vacuolar Membrane Transport Systems in Plant Salinity Tolerance. **Journal of Plant Growth Regulation**, [S.L.], v. 42, n. 3, p. 1364-1401, 11 abr. 2022. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00344-022-10655-9>.

MANTOVANI, A. A method to improve leaf succulence quantification. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 41, p. 9-14, 1999.

MANZOOR, M. *et al.* Optimizing Sugarcane Growth, Yield, and Quality in Different Ecological Zones and Irrigation Sources Amidst Environmental Stressors. **Plants**, [S.L.], v. 12, n. 20, p. 3526, 11 out. 2023. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/plants12203526>.

MUNNS, R. *et al.* Osmotic adjustment and energy limitations to plant growth in saline soil. **New Phytologist**, [S.L.], v. 225, n. 3, p. 1091-1096, 21 maio 2019. Wiley.
<http://dx.doi.org/10.1111/nph.15862>.

NAWAZ, M. *et al.* Salicylic Acid and Gemma-Aminobutyric Acid Mediated Regulation of Growth, Metabolites, Antioxidant Defense System and Nutrient Uptake in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) Under Arsenic Stress. **Dose-Response**, [S.L.], v. 22, n. 2, abr. 2024. SAGE Publications. <http://dx.doi.org/10.1177/15593258241258407>.

OSHUNSANYA, Suarau O.; NWOSU, Nkem J.; LI, Yong. Abiotic Stress in Agricultural Crops Under Climatic Conditions. **Sustainable Agriculture, Forest and Environmental Management**, [S.L.], p. 71-100, 2019. Springer Singapore. http://dx.doi.org/10.1007/978-981-13-6830-1_3.

PEKOL, Sefa; BALOĞLU, Mehmet Cengiz; ALTUNOĞLU, Yasemin Çelik. Evaluation of genotoxic and cytologic effects of environmental stressin wheat species with different ploidy levels. **Turkish Journal of Biology**, [S.L.], v. 40, p. 580-588, 2016. The Scientific and Technological Research Council of Turkey (TUBITAK-ULAKBIM) - DIGITAL COMMONS JOURNALS. <http://dx.doi.org/10.3906/biy-1506-6>.

PETRARU, Ancuța; URSACHI, Florin; AMARIEI, Sonia. Nutritional Characteristics Assessment of Sunflower Seeds, Oil and Cake. Perspective of Using Sunflower Oilcakes as a Functional Ingredient. **Plants**, [S.L.], v. 10, n. 11, p. 2487, 17 nov. 2021. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/plants10112487>.

QIAN, Zhao *et al.* Gamma-aminobutyric acid (GABA) improves salinity stress tolerance in soybean seedlings by modulating their mineral nutrition, osmolyte contents, and ascorbate-glutathione cycle. **Bmc Plant Biology**, [S.L.], v. 24, n. 1, p. 0-0, 6 maio 2024. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1186/s12870-024-05023-6>.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, 2025.

RICHARDS, L. A. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. Washington: US Department of Agriculture, 1954. 160p. <https://doi.org/10.1126/science.120.3124.800.a>

SADDHE, Ankush A.; MANUKA, Rakesh; PENNA, Suprasanna. Plant sugars: homeostasis and transport under abiotic stress in plants. **Physiologia Plantarum**, [S.L.], v. 171, n. 4, p. 739-755, dez. 2020. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/ppl.13283>.

SANTOS, R. P. *et al.* Protocolo para extração de pigmentos foliares em porta-enxertos de videira micropropagados. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 55, n. 4, p. 356-364, 2008.

SHALA, Awad Y.; ABOUKAMAR, Amira N.; GURURANI, Mayank A.. Exogenous Application of Gamma Aminobutyric Acid Improves the Morpho-Physiological and Biochemical Attributes in *Lavandula dentata* L. under Salinity Stress. **Horticulturae**, [S.L.], v. 10, n. 4, p. 410, 18 abr. 2024. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/horticulturae10040410>.

SHETEIWY, Mohamed S. *et al.* GABA-Alleviated Oxidative Injury Induced by Salinity, Osmotic Stress and their Combination by Regulating Cellular and Molecular Signals in Rice. **International Journal of Molecular Sciences**, [S.L.], v. 20, n. 22, p. 5709, 14 nov. 2019. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/ijms20225709>.

SHI, Sheng-Qing *et al.* Effects of exogenous GABA on gene expression of Caragana intermedia roots under NaCl stress: regulatory roles for h₂O₂ and ethylene production. **Plant, Cell & Environment**, [S.L.], v. 33, n. 2, p. 149-162, 11 jan. 2010. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02065.x>.

- SILVA, Antonio G. C. *et al.* Methyl jasmonate as an attenuator of salt stress on the morphophysiological aspects of red rice. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, [S.L.], v. 29, n. 12, p. 0, 2025. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v29n12e293063>.
- SILVA, Orivaldo Benedito da *et al.* Root system morphoanatomy of sunflower genotypes under water deficit. **Bmc Plant Biology**, [S.L.], v. 25, n. 1, p. 0, 9 abr. 2025. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1186/s12870-025-06468-z>.
- SONMEZ, Mustafa Cemre *et al.* Redox regulation in C3 and C4 plants during climate change and its implications on food security. **Food And Energy Security**, [S.L.], v. 12, n. 2, p. 0-0, 15 maio 2022. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1002/fes3.387>.
- TAN, Shuya *et al.* Abiotic Stress-Induced Leaf Senescence: regulatory mechanisms and application. **International Journal of Molecular Sciences**, [S.L.], v. 24, n. 15, p. 11996, 26 jul. 2023. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/ijms241511996>.
- TSYMBAL, Y. S. *et al.* Productivity and quality of sunflower seeds in different rotation crop rotations of the Forest-steppe zone according to the organo-mineral intensification system. **Agriculture And Plant Sciences: theory and practice**, [S.L.], n. 2, p. 19-25, 6 jul. 2022. National Scientific Centre "Institute of Agriculture of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine". <http://dx.doi.org/10.54651/agri.2022.02.02>.
- UMAR, M.; UDDIN, Z.; SIDDIQUI, Z.s.. Responses of photosynthetic apparatus in sunflower cultivars to combined drought and salt stress. **Photosynthetica**, [S.L.], v. 57, n. 2, p. 627-639, 16 maio 2019. Institute of Experimental Botany. <http://dx.doi.org/10.32615/ps.2019.043>.
- WANG, Feibing *et al.* Exogenous methyl jasmonate (MeJA) enhances the tolerance to cadmium (Cd) stress of okra (*Abelmoschus esculentus* L.) plants. **Plant Cell, Tissue And Organ Culture (Pctoc)**, [S.L.], v. 155, n. 3, p. 907-922, 16 set. 2023. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s11240-023-02596-2>.
- WANG, Feibing *et al.* Methyl jasmonate (MeJA) enhances salt tolerance of okra (*Abelmoschus esculentus* L.) plants by regulating ABA signaling, osmotic adjustment substances, photosynthesis and ROS metabolism. **Scientia Horticulturae**, [S.L.], v. 319, p. 112145, set. 2023. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112145>.
- WANG, Xing-Long *et al.* Irrigation mitigates the heat impacts on photosynthesis during grain filling in maize. **Journal Of Integrative Agriculture**, [S.L.], v. 22, n. 8, p. 2370-2383, ago. 2023. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jia.2023.02.012>.
- WEI, T. *et al.* Effects of Methyl Jasmonate on Physiological Characteristics and Drought Resistance of Alfalfa (*Medicago sativa*) and Ryegrass (*Lolium perenne* L.). **Journal Of Plant Growth Regulation**, [S.L.], v. 44, n. 1, p. 335-352, 30 set. 2024. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00344-024-11469-7>.
- WELLBURN, A. R. The Spectral Determination of Chlorophylls A and B, As Well As Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. **Journal of Plant Physiology**, 144, 307–313, 1994.
- WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, p. 486–493, 1991.

WU, Xiaolei *et al.* Gamma-aminobutyric acid (GABA) alleviates salt damage in tomato by modulating Na⁺ uptake, the GAD gene, amino acid synthesis and reactive oxygen species metabolism. **Bmc Plant Biology**, [S.L.], v. 20, n. 1, p. 20, 9 out. 2020. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1186/s12870-020-02669-w>.

WU, Yining *et al.* Water use efficiency and photosynthesis of *Calamagrostis angustifolia* leaves under drought stress through CO₂ concentration increase. **Journal of Plant Interactions**, [S.L.], v. 17, n. 1, p. 60-74, 29 dez. 2021. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/17429145.2021.2011444>.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochem. J.**, 57, 508, 1954.

ZHANG, Huiming *et al.* Abiotic stress responses in plants. **Nature Reviews Genetics**, [S.L.], v. 23, n. 2, p. 104-119, 24 set. 2021. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/s41576-021-00413-0>.

ZHANG, Yan *et al.* Plants' Response to Abiotic Stress: mechanisms and strategies. **International Journal of Molecular Sciences**, [S.L.], v. 24, n. 13, p. 10915, 30 jun. 2023. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/ijms241310915>.

ZHANG, Yunting *et al.* Physiological and transcriptomic evidence revealed the role of exogenous GABA in enhancing salt tolerance in strawberry seedlings. **Bmc Genomics**, [S.L.], v. 26, n. 1, p. 0-0, 25 fev. 2025. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1186/s12864-025-11368-5>.

ZHAO, Shuangshuang *et al.* Regulation of Plant Responses to Salt Stress. **International Journal of Molecular Sciences**, [S.L.], v. 22, n. 9, p. 4609, 28 abr. 2021. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/ijms22094609>.