



Strategies to deal with heat stress in crop plants

Gholinezhad E^a*, Darvishzadeh R^b

^a Associate Professor, Department of Agronomy, Payame Noor University, Tehran, Iran

^b Professor, Department of Plant Production and Genetics, Urmia University, Urmia, Iran

Original Article

Use your device to scan
and read the article online

Citation: Gholinezhad E, Darvishzadeh R. Strategies to deal with heat stress in crop plants. Journal of Cell and Tissue. 2025; 16(4): 389-420.

 <https://doi.org/10.61186/JCT.389>

KEYWORDS

Adaptation, Heat shock proteins, Heat stress, High temperature, Reactive oxygen species

EXTENDED ABSTRACT

Introduction: Heat stress is one of the most significant environmental stresses that limit the growth, metabolism, and productivity of agricultural crops worldwide. As global temperatures rise due to climate change, the intensity and frequency of hot and dry days are increasing significantly. This phenomenon poses a serious threat to agricultural productivity, as the simultaneous occurrence of drought and heat stress adversely affects various agricultural characteristics. These include traits related to growth and development, biomass accumulation, and overall yield. In this context, various physiological traits such as leaf water content, canopy temperature, membrane stability, chlorophyll content, stomatal conductance, chlorophyll fluorescence, and photosynthesis are seriously disrupted. Understanding these impacts is crucial for developing effective strategies to mitigate heat stress and enhance crop resilience.

Aims: The objective of this article is to investigate the effects, mechanisms of tolerance, management, and control of heat stress in crop plants. This article is prepared as a review of the literature and examines various strategies for coping with heat stress in plants.

Materials and methods: This article is a review article that was obtained by searching related articles in reliable sites (Google scholar, Web of science, PubMed, Scopus, SID) and aims to investigate the effects, mechanisms tolerance, management and control of heat stress has been prepared.

Results: Plants have developed a range of adaptive defense strategies to cope with heat stress. These strategies include mechanisms for removing reactive oxygen species (ROS), producing osmolytes, and modulating secondary metabolites and various hormones. The survival of the plant under heat stress depends on its ability to perceive

* Corresponding author. Tel: 09149413203

E-mail address: e_gholinejad@pnu.ac.ir

DOI: <https://doi.org/10.61186/JCT.16.4.389>

Received: 17 Aug. 2025; Received in revised form: 14 Oct. 2025; Accepted: 30 Oct. 2025

Review article

© Author



the stress, produce and transmit signals, and initiate appropriate physiological and biochemical changes. For instance, changes in gene expression and metabolite synthesis significantly improve plant tolerance to heat stress. Adaptation mechanisms to heat stress include leaf curling, which reduces water loss, precocity, which allows for earlier maturation, and the accumulation of osmotic protectors that help maintain cellular integrity. Additionally, the activation of antioxidant defense mechanisms plays a crucial role in mitigating oxidative damage caused by heat stress.

Discussion: Heat stress can be effectively mitigated through various agricultural practices. These practices include selecting appropriate planting methods, choosing the right planting date, selecting suitable cultivars that are more resilient to heat, and implementing effective irrigation methods. Furthermore, the exogenous use of protectants, such as osmotic protectors (e.g., proline, glycine betaine, trehalose), phytohormones (e.g., abscisic acid, gibberellic acids, jasmonic acids), signaling molecules (e.g., nitric oxide), polyamines (e.g., putrescine, spermidine, spermine), trace elements (e.g., selenium, silicon), and essential nutrients (e.g., nitrogen, phosphorus, potassium, calcium) has been shown to be effective in reducing the damage caused by heat stress. These practices not only enhance plant resilience but also contribute to maintaining agricultural productivity under changing climatic conditions.

Conclusion: Molecular and biotechnological strategies are also crucial for developing heat stress tolerance in plants. Advances in molecular biology have facilitated a better understanding of the mechanisms underlying heat stress tolerance. Plants respond to environmental stresses by modulating the expression of multiple genes and coordinating gene expression in various ways. The expression of heat shock proteins (HSPs) plays a vital role in protecting intracellular proteins from denaturation, thereby maintaining their stability and function. By integrating molecular approaches with traditional breeding techniques, researchers can develop crop varieties that are better equipped to withstand heat stress. Overall, a comprehensive understanding of heat stress mechanisms and effective management strategies is essential for ensuring sustainable agricultural productivity in the face of climate change.



راه کارهای مقابله با تنش گرما در گیاهان زراعی

اسماعیل قلی نژاد^{۱*}، رضا درویش زاده^۲

^۱ دانشیار گروه علمی علوم کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران. e_gholinejad@pnu.ac.ir
^۲ استاد، گروه تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه، ارومیه، ارومیه. r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

واژگان کلیدی	چکیده
تنش گرما دمای بالا گونه‌های فعال اکسیژن سازگاری پروتئین‌های شوک حرارتی	<p>هدف: تنش گرما یک عامل محیطی مهم است که رشد، متابولیسم و بهره‌وری گیاهان را در سطح جهانی محدود می‌کند. تغییرات آب و هوایی شدت و دفعات روزهای گرم و خشک را به‌طور قابل توجهی افزایش داده و وقوع هم‌زمان خشکی و تنش گرمایی تأثیر منفی بر ویژگی‌های زراعی از جمله صفات مرتبط با رشد، توسعه، زیست‌توده و عملکرد دارد. مواد و روش‌ها: مقاله حاضر یک مقاله مروری است که با جستجو در مقاله‌های مرتبط در سایت‌های معتبر (Google scholar, Web of science, PubMed, Scopus, sid) به‌دست آمده است و با هدف بررسی اثرات، سازوکارهای تحمل، مدیریت و کنترل تنش گرما تهیه شده است. نتایج: گیاهان از استراتژی‌های دفاعی تطبیقی شامل حذف گونه‌های اکسیژن فعال، تولید اسمولیت و مدولاسیون متابولیت‌های ثانویه و هورمون‌ها برای افزایش سازگاری استفاده می‌کنند. سازوکارهای اجتناب به مقابله با تنش گرما کمک می‌کنند و تغییرات بیان ژن‌ها به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای تحمل گیاه را بهبود می‌بخشند. سازوکارهای سازگاری شامل پیچیدگی برگ، زودرسی، تجمع محافظت‌کننده‌های اسمزی و فعال‌سازی دفاع آنتی‌اکسیدانی هستند. نتیجه‌گیری: می‌توان از تنش گرما با شیوه‌های به‌زراعی مانند انتخاب روش‌های مناسب کاشت، انتخاب تاریخ کاشت، انتخاب ارقام مناسب، روش‌های آبیاری و غیره جلوگیری کرد. همچنین کاربردهای برون‌زای محافظ‌ها به شکل محافظ‌های اسمزی (پرولین، گلیسین بتائین، ترهالوز، و غیره)، فیتوهورمون‌ها (اسید آسبیزیک، اسیدهای جیبرلیک، اسیدهای جاسمونیک، براسینواستروئیدها، اسید سالیسیلیک و غیره)، مولکول‌های علامت دهنده (مانند اکسید نیتریک)، پلی‌آمین‌ها (پوترسین، اسپرمیدین و اسپرمین)، عناصر کمیاب (سلنیوم، سیلیکون و غیره) و مواد مغذی (نیتروژن، فسفر، پتاسیم، کلسیم و غیره) در کاهش آسیب ناشی از تنش گرما در گیاهان موثر بوده‌اند.</p>
تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۵/۲۶	
تاریخ بازنگری: ۱۴۰۴/۰۷/۲۲	
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۸/۰۵	

۱- مقدمه

تنش‌های غیرزیستی مانند تنش‌های خشکی، شوری، سرما و گرما می‌توانند تأثیرات منفی جدی بر گیاهان داشته باشند و منجر به کاهش تولید و کیفیت محصولات کشاورزی شوند. درک بهتر این تنش‌ها و توسعه روش‌های مدیریتی برای کاهش اثرات آن‌ها،

می‌تواند به بهبود عملکرد گیاهان در شرایط نامساعد کمک کند (۱-۵). پژوهش‌های بیشتری در این زمینه مورد نیاز است تا بتوان راه‌کارهای مؤثری برای افزایش تاب‌آوری گیاهان در برابر این تنش‌ها پیدا کرد. گیاهان به دلیل تغییرات شدید آب و هوایی و گرم شدن کره زمین به‌طور فزاینده‌ای تحت تنش گرما قرار می‌گیرند. تنش گرما بر توزیع جغرافیایی گیاهان تأثیر می‌گذارد و بهره‌وری گیاهان را کاهش می‌دهد و در نتیجه امنیت غذایی را تهدید می‌کند. به‌عنوان نمونه، به ازای هر ۱ درجه سانتی‌گراد افزایش میانگین دمای جهانی، عملکرد جهانی گندم، برنج، ذرت و سویا به‌طور متوسط ۶، ۳، ۷ و ۳ درصد کاهش می‌یابد (۶). گیاهان سازوکارهای پیچیده‌ای را برای ادراک سریع و پاسخ مؤثر به تنش گرمایی تکامل داده‌اند. از منظر نظری، آن‌ها قادر به حس کردن بی‌درنگ دما در بخش‌های مختلف سلول (مانند غشای پلاسمایی و هسته) هستند؛ چرا که دما به‌عنوان یک سیگنال فیزیکی، مستقیماً بر ساختار و عملکرد مولکول‌های زیستی تأثیر می‌گذارد (۷). گیاهان می‌توانند علامت‌های گرما یا سرما را به‌روش‌های مختلفی از قبیل علامت‌دهی از طریق کلسیم و گونه‌های فعال اکسیژن به سلول‌ها منتقل کنند و بر این اساس هومئوستازی و پایداری سلولی را حفظ نمایند (۸). فعال شدن ژن‌های پاسخ‌دهنده به دما برای تحمل گیاه به تنش دما ضروری است. این ژن‌ها در سطوح چندگانه از جمله در سطوح رونویسی و پس از رونویسی تنظیم می‌شوند (۹). علاوه بر این، انتقال علامت‌های دما از اندامک‌ها به هسته برای سازگاری گیاه با تنش دما بسیار مهم است (۱۰). پاسخ به تنش و بازداری رشد دو استراتژی مکمل هستند که به گیاهان اجازه می‌دهند تا به‌طور مؤثر از خود در برابر تنش محافظت نمایند (۱۱). مهار رشد ناشی از گرما به دلیل فعالیت آنزیم‌ها و سایر پروتئین‌های دخیل در گسترش سلولی و تقسیم سلولی امکان‌پذیر است (۱۱).

تنش گرما بر جوانه‌زنی بذر، ظرفیت فتوسنتزی، کارایی مصرف آب، رشد و تقسیم سلولی، تولید گل، زنده ماندن گرده، باروری سنبلچه، عملکرد و کیفیت دانه تأثیر منفی می‌گذارد (۱۲). گیاهان شبکه‌های مولکولی پیچیده‌ای را ایجاد کرده‌اند که آن‌ها را قادر می‌سازد تا تغییرات دمای محیط را دقیقاً حس کنند و متابولیسم سلولی خود را برای سازگاری بهتر با محیط تغییر دهند (۱۳). انتظار می‌رود جمعیت جهان تا سال ۲۰۵۰ به حدود ۹ میلیارد نفر برسد و تقاضای جهانی برای محصولات زراعی در مقایسه با سال ۲۰۰۵ به میزان ۱۰۰ تا ۱۱۰ درصد افزایش یابد (۱۴). در چنین وضعیتی بهره‌وری محصول نه تنها باید افزایش یابد، بلکه باید تحت شرایط آب و هوایی نامطلوب نیز انجام گیرد (۱۵). پیامدهای عمده تنش گرما در سطوح سلولی عبارتند از: تغییر سیبالت غشا که بر عملکرد غشا تأثیر می‌گذارد و فتوسنتز و تنفس را مختل می‌کند، تولید گونه‌های اکسیژن فعال که باعث ایجاد عدم تعادل متابولیک و از بین رفتن اسکلت سلولی می‌شود که پیامد آن فروپاشی ساختار سلولی است (۱۶). اگرچه تمام بافت‌های گیاهی به تنش گرما حساس هستند، مرحله تولیدمثل به‌طور ویژه در برابر درجه حرارت بالا آسیب‌پذیر است (۱۷). به‌عنوان مثال، با افزایش ۱ درجه سانتی‌گراد دما، عملکرد گندم ۴-۶ درصد (۱۸) و برنج تا ۱۰ درصد (۱۹) کاهش می‌یابد. به‌طور کلی، ترکیب توأم تنش‌های خشکی و گرما بر فنولوژی و فیزیولوژی گیاه، از جمله رشد، محتوای کلروفیل، میزان فتوسنتز برگ، باروری سنبلچه، تعداد دانه، مدت پر شدن دانه و عملکرد دانه تأثیر منفی می‌گذارد (۲۰).

۲- مواد و روش‌ها

مقاله حاضر یک مقاله مروری می‌باشد که با جستجو در مقاله‌های مرتبط در سایت‌های معتبر (Google scholar, Web of science, PubMed, Scopus, sid) به‌دست آمده است و با هدف بررسی اثرات، سازوکارهای تحمل، روش‌های پژوهش، صفات مهم قابل اندازه‌گیری، مدیریت و کنترل تنش گرما ارائه می‌شود.

۳- نتایج

واکنش گیاهان به تنش گرمایی و اجزای کلیدی آن

گیاهان در پاسخ به تنش گرمایی، سه سازوکار کلیدی شامل تحمل حرارتی پایه، تحمل حرارتی اکتسابی و مرگ برنامه‌ریزی شده سلولی را از خود بروز می‌دهند. تحمل حرارتی پایه بیانگر ظرفیت ذاتی گیاه برای مقاومت در برابر دماهای بالا است، درحالی‌که تحمل حرارتی اکتسابی به قابلیت تطابق تدریجی گیاه از طریق فعال‌سازی مسیرهای پیام‌رسانی و بیان ژن‌های محافظ اشاره دارد. در شرایطی که شدت تنش فراتر از تحمل گیاه باشد، مرگ برنامه‌ریزی شده سلولی به‌عنوان یک راهبرد بقا برای حفظ منابع و محافظت از بافت‌های سالم القا می‌شود. این سه سازوکار در کنار یکدیگر، چارچوب جامع پاسخ گیاه به تنش گرمایی را تشکیل می‌دهند (۲۱).

مطالعه تحمل حرارتی پایه شامل تیمار گیاهانی که در دمای معمولی (۲۱ درجه سانتی‌گراد) رشد می‌کنند با دمای بالا (۴۲-۴۵ درجه سانتی‌گراد) به مدت ۱-۰/۵ ساعت است. توانایی گیاه برای تحمل و سازگاری با چنین شرایطی به‌عنوان تحمل حرارتی پایه نامیده می‌شود (۲۲). تحمل حرارتی پایه با تجزیه و تحلیل بقای گیاه ۵-۷ روز پس از پایان تنش گرمای شدید تخمین زده می‌شود (۲۲). در مقابل، نوع دوم شامل تیمار گیاهانی که در دمای معمولی رشد می‌کنند با تنش گرمای ملایم به‌عنوان مثال آرابیدوپسیس با ۳۶-۳۸ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱-۱/۵ ساعت است (۲۳). سپس این گیاهان به مدت ۲ ساعت به دمای ۲۱ درجه سانتی‌گراد برگردانده می‌شوند و سپس در معرض تنش گرمای شدید (۴۵ درجه سانتی‌گراد) قرار می‌گیرند. پس از سازگاری در زیر دمای کشنده، گیاهان می‌توانند با دمای کشنده مقابله کنند. این توانایی گیاهان به‌عنوان تحمل حرارتی اکتسابی نامیده می‌شود (۲۳). گاهی اوقات گیاهان ممکن است برخی سلول‌های خاص را در پاسخ به محرک‌های رشدی یا محیطی در فرآیندی به‌نام مرگ برنامه‌ریزی شده سلولی حذف کنند. فعال‌سازی مرگ برنامه‌ریزی شده سلولی در گیاهان برای بهبود رشد و نمو در شرایط تنش (۲۱) عمل می‌کند. علامت‌دهی هورمونی، علامت‌دهی کلسیم، علامت‌دهی لیپیدی در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی و زیستی گزارش شده است (۲۴). از آنجایی که وضعیت ثابت سلول توسط تنش گرما مختل می‌شود، این تغییرات به سلول‌ها اجازه می‌دهد تا متابولیسم خود را دوباره از سر گیرند و در شرایط تنش‌زا زنده بمانند.

جدول ۱ تصویر کلی از پاسخ گیاهان به تنش گرما را نشان می‌دهد. تنش گرما ممکن است سیالیت غشا را تغییر داده، کانال‌های کلسیم را فعال کرده و شارش یون‌های کلسیم سبب شود (۲۵). یون‌های کلسیم به‌نوبه خود مسیر انتقال علامت‌دهی را در گیاهان فعال می‌کنند که منجر به پاسخ مناسب گیاه به تنش گرما با فعال‌سازی ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش گرما می‌شود (۲۶). علاوه بر این، تنش گرما همچنین باعث تغییرات متابولیسمی می‌شود که بر پایداری پروتئین تاثیر می‌گذارد. تولید بیش از حد گونه‌های فعال اکسیژن منجر به عدم تعادل متابولیک و تاخوردگی نادرست پروتئین می‌شود (۲۷). اخیراً نشان داده شده است که RNAهای کوچک، کروماتین و عوامل اپی‌ژنتیک در تنظیم تنش گرما و حفظ حافظه تنش گرما نقش دارند (۲۸).

جدول ۱: تصویر کلی از سازوکار سنجش دما در گیاهان

تنش گرما
گیاه
احساس تنش گرما، سیالیت غشا، کانال‌های کلسیم
اثرات اولیه، پایداری پروتئین، تغییر در سنتز پروتئین
تخریب اسکلت سلولی
تغییر کروماتین، بازآرایی هیستون
تولید گونه‌های فعال اکسیژن، عدم تعادل متابولیکی
علامت‌های ثانویه، علامت کلسیم، علامت چربی
کینازها (MAPK, CBK, CDPKs)، تنظیم رونویسی
پاسخ هورمونی
تنظیم اپی‌ژنتیک، miRNA, siRNA
پاسخ گیاه، بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش منجر به سازگاری گیاه با تنش گرما می‌شود.

اثرات تنش گرما بر گیاهان

۱- اثرات مورفولوژیکی و فنولوژی

رشد با استفاده از صفات رویشی مختلف از جمله ارتفاع بوته، تعداد انشعابات، سطح برگ و زیست توده ارزیابی می‌شود. تنش گرما رشد گیاه را کاهش داده، پیری را تسریع کرده و باعث مرگ زودرس می‌شود (۲۹). در تحقیقی تنش گرما پیری برگ و رسوب موم کوتیکولی را تسریع کرده و رشد گیاه را کاهش داد (۳۰). شدت آسیب به مدت و شدت تنش بستگی دارد. آسیب‌های قابل مشاهده در گیاهان شامل کاهش ارتفاع بوته، سطح برگ، تعداد شاخه‌ها، رشد ریشه، کل گل‌ها، غلاف‌ها و زیست توده، تسریع در پیری برگ، کلروز و تراکم روزنه‌ها می‌باشد. در بین مراحل رشد گیاه قبل از هر چیز جوانه‌زنی تحت تاثیر قرار می‌گیرد. تنش گرمایی در طول جوانه‌زنی بذرات منفی بر گیاهان مختلف می‌گذارد، اگرچه دامنه دماها تا حد زیادی در گونه‌های گیاهی متفاوت است (۳۱). کاهش درصد جوانه‌زنی، سبز شدن گیاه، دانه‌های غیرطبیعی، بنیه ضعیف گیاهیچه، کاهش رشد ریشه‌چه‌ها و ساقه‌چه‌ها تاثیرات عمده تنش گرمایی در گونه‌های مختلف گیاهی هستند (۳۲). بازدارندگی جوانه‌زنی بذرات تحت تنش گرما به خوبی گزارش شده است که اغلب از طریق القای اسید آبسزیک رخ می‌دهد (۳۳). دمای بالا باعث از بین رفتن محتوای آب سلولی می‌شود که در نتیجه آن اندازه سلول و در نهایت رشد کاهش می‌یابد (۳۴). کاهش سرعت جذب خالص نیز دلیل دیگری برای کاهش سرعت رشد نسبی تحت تنش گرما است که در ذرت، ارزن و نیشکر گزارش شده است (۳۵، ۳۶). علائم مورفولوژیکی تنش گرمایی شامل آفتاب سوختگی برگ‌ها و سرشاخه‌ها، شاخه‌ها و ساقه‌ها، پیری برگ، مهار رشد اندام هوایی و ریشه، تغییر رنگ و آسیب به میوه است (۳۷). فنولوژی شاخص خوبی برای بررسی تاثیرات تنش گرما در گیاهان زراعی است (۳۸). در نخود کشت شده در مزرعه، تنش گرمایی به‌طور قابل توجهی روز تا غلاف‌دهی و بلوغ و مدت گلدهی و غلاف‌دهی را به‌ویژه در ژنوتیپ‌های حساس به گرما کاهش داد (۲۹). در یک مطالعه در گلخانه تنش گرمایی روز تا گلدهی و روز تا رسیدن را به‌ترتیب ۱۶ و ۲۰ درصد در ژنوتیپ‌های گندم

کاهش داد (۳۹). در یک مطالعه بر روی عدس، تنش گرما به طور قابل توجهی باعث کاهش مدت گلدهی و غلافدهی و روز تا رسیدگی شد (۴۰).

۲- اثرات فیزیولوژیکی

در سطح فیزیولوژیکی، تنش گرما باعث کاهش محتوای نسبی آب برگ، هدایت روزنه‌ای، غلظت کلروفیل و صفات مرتبط با فتوسنتز می‌شود. از طرفی تنش گرما باعث افزایش دمای تاج پوشش، نشت الکترولیت، تنفس و افزایش تنش اکسیداتیو می‌شود. فتوسنتز، یکی از فرآیندهای اولیه تعیین کننده عملکرد محصول است (۴۱). فتوسنتز با اختلال در انتقال الکترون و کاهش فعالیت فتوسیستم II (P680 یا PSII) و روبیسکو مهار می‌شود (۴۲). تنش گرمایی با تغییر ظرفیت انتقال الکترون باعث کاهش فتوسنتز می‌شود (۴۳). تنش گرما با بستن روزنه‌ها و کاهش نسبت CO_2/O_2 در کلروپلاست‌ها، دسترسی CO_2 را محدود می‌کند (۴۴). با افزایش دما حلالیت CO_2 و میل ترکیبی روبیسکو کاهش می‌یابد که باعث افزایش تنفس نوری نسبت به فتوسنتز می‌شود (۴۵). تنش گرمایی همچنین می‌تواند با تولید بیش از حد گونه‌های فعال اکسیژن به اجزای فتوسنتزی در گیاهان آسیب بزند (۴۶). فتوسنتز یکی از حساس‌ترین فرآیندهای فیزیولوژیکی در گیاهان است (۴۷). دمای بالا تاثیر بیشتری بر ظرفیت فتوسنتزی گیاهان به ویژه گیاهان C_3 نسبت به گیاهان C_4 دارد (۴۸). در کلروپلاست، متابولیسم کربن در استروما و واکنش‌های فتوشیمیایی در لاملاهای تیلاکوئید به‌عنوان محل‌های اولیه آسیب در تنش گرما در نظر گرفته می‌شوند (۴۹). غشای تیلاکوئید بسیار حساس به تنش گرما است. تحت تنش گرمایی تغییرات عمده در کلروپلاست‌ها از قبیل تغییر سازماندهی ساختاری تیلاکوئیدها و از بین رفتن تراکم گرانا رخ می‌دهد (۳۴). همچنین فعالیت فتوسیستم II تحت تنش گرما شدیداً کاهش یا متوقف می‌شود (۵۰). شوک حرارتی مقدار رنگدانه‌های فتوسنتزی را کاهش می‌دهد (۵۱). تنش گرما به‌طور قابل توجهی بر وضعیت آب برگ، هدایت روزنه‌ای برگ و غلظت دی‌اکسید کربن بین سلولی تاثیر می‌گذارد (۵۲). بسته شدن روزنه‌ها تحت تنش گرما بر دی‌اکسید کربن بین سلولی تاثیر می‌گذارد و باعث اختلال در فتوسنتز می‌شود (۳۴).

وضعیت آب برگ و هدایت روزنه‌ای

وضعیت آب برگ که با محتوای نسبی آب برگ اندازه‌گیری می‌شود، یک معیار ارزشمند برای آگاهی از وضعیت آب گیاه است و به‌طور گسترده در مطالعات تنش‌های غیرزیستی بررسی می‌شود (۵۳). کاهش محتوای نسبی آب برگ تحت تنش گرما به کاهش سریع هدایت روزنه‌ای نسبت داده می‌شود. در طول تنش گرمایی، گیاهان روزنه‌های خود را باز می‌کنند تا برگ‌ها با انجام تعرق خنک شوند. هنگامی که تنش گرمایی با تنش خشکی ترکیب می‌شود، گیاهان روزنه‌های خود را بسته نگه می‌دارند تا آب کمتری از دست دهند و این باعث افزایش دمای برگ‌ها می‌شود (۵۴). روزنه‌های کاملاً باز به افزایش انتشار دی‌اکسید کربن کمک کرده و در نتیجه سرعت تعرق و کارایی فتوسنتزی افزایش می‌یابد (۵۵). بنابراین، هدایت روزنه‌ای یک ویژگی مهم برای تعیین نرخ فتوسنتز و ارتباط چرخه جهانی کربن با متابولیسم کربن در گیاهان است. یک رابطه خطی بین هدایت روزنه‌ای و دما وجود دارد (۵۶). بنابراین، بررسی رفتار روزنه‌ها در شرایط تنش مهم است؛ زیرا سازوکارهای تنظیم‌کننده وضعیت آب گیاه را در پاسخ به شرایط محیطی تغییر می‌دهد و می‌تواند برای ارزیابی سازگاری روزنه‌ها استفاده شود.

آسیب اکسیداتیو و آنتی‌اکسیدانت

تنش گرما غلظت گونه‌های فعال اکسیژن را چندین برابر افزایش می‌دهد (۴۰). گونه‌های فعال اکسیژن عمدتاً توسط NADPH در آپوپلاست و برخی از اکسیدازها و پراکسیدازها در کلروپلاست‌ها، میتوکندری‌ها، پراکسی‌زوم‌ها و احتمالاً سایر بخش‌های سلولی از طریق مسیرهای مختلف تولید می‌شوند (۵۷). تولید مداوم گونه‌های فعال اکسیژن در سایه فعالیت‌های متابولیکی برای اهداف علامت‌دهی و سم‌زدایی توسط آنتی‌اکسیدانت‌های مختلف در تمام بخش‌های سلولی رخ می‌دهد (۵۸). گیاهان گوجه‌فرنگی

که در معرض تنش گرما قرار گرفتند، مالون دی‌آلدئید (شاخص پراکسیداسیون لیپیدی در غشاهای) و پراکسید هیدروژن بیشتری نسبت به گروه شاهد تجمع دادند (۱۶). فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت؛ آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز و گلوکاتایون ردوکتاز در گوجه‌فرنگی تحت تنش گرما دو تا سه برابر افزایش یافت، در حالی که فعالیت آنتی‌اکسیدانت‌های غیر آنزیمی؛ اسید اسکوربیک و گلوکاتایون کاهش یافت (۱۶).

مسیرهای متابولیک مختلف به آنزیم‌هایی وابسته هستند که به درجات مختلف تنش گرما حساس هستند. پیشنهاد شده است که مانند سایر تنش‌های غیرزیستی، تنش گرما ممکن است آنزیم‌ها و مسیرهای متابولیک را از هم جدا کند که باعث تجمع گونه‌های فعال اکسیژن ناخواسته و مضر از قبیل اکسیژن منفرد، رادیکال سوپراکسید، پراکسید هیدروژن و رادیکال هیدروکسیل که مسئول تنش اکسیداتیو هستند، می‌شود (۵۹). مراکز واکنش PSI و PSII در کلروپلاست‌ها مکان‌های اصلی تولید گونه‌های فعال اکسیژن هستند، اگرچه گونه‌های فعال اکسیژن در سایر اندامک‌ها مانند پراکسی‌زوم‌ها و میتوکندری‌ها نیز تولید می‌شوند (۶۰). یک رابطه خطی بین حداکثر بازده PSII و تجمع گونه‌های فعال اکسیژن وجود دارد. دیده شده است که تحت تنش گرما به دلیل آسیب حرارتی به فتوسیستم‌ها جذب فوتون کم‌تر رخ می‌دهد (۶۱). در چنین شرایط تنشی، اگر شدت جذب فوتون توسط PSI و PSII کمتر شود، مزاد آن در فرآیند تثبیت CO₂ به صورت الکترون‌های اضافی ظاهر می‌شود که به‌عنوان منبع گونه‌های فعال اکسیژن عمل می‌کنند (۶۱). گیاهان در مواجهه با سطوح مختلف تنش گرمایی صدمات فیزیولوژیکی مختلفی را متحمل می‌شوند (۶۱). رادیکال‌های هیدروکسیل به طور بالقوه می‌توانند با تمام مولکول‌های زیستی مانند رنگدانه‌ها، پروتئین‌ها، لیپیدها و DNA واکنش دهند (۶۲). تنش حرارتی با پراکسیداسیون لیپیدهای غشا و اختلال در ثبات غشای سلولی در پی دناتوره شدن پروتئین‌ها می‌تواند تنش اکسیداتیو ایجاد کند (۶۳). با القای تنش اکسیداتیو از طریق تولید گونه‌های فعال اکسیژن در پی افزایش نشت الکترون از غشای تیلاکوئید تحت تنش گرماهای متوسط کاهش عملکردی در واکنش نوری فتوسنتز گزارش شده است (۶۴).

پایداری حرارتی غشای سلولی

غشاهای سلولی نقش مهمی در حفظ فشار تورگور و عملکردهای فیزیولوژیکی؛ زمانی که تحت فشارهای محیطی مختلف قرار می‌گیرند، ایفا می‌کنند. پایداری غشاهای سلولی معیاری معتبر برای تمایز گیاهان متحمل از حساس تحت تنش‌های مختلف هستند (۶۵). نشت الکترولیت به‌عنوان یک پارامتر کلیدی برای تخمین پایداری غشای سلولی استفاده می‌شود (۶۶). آسیب غشا می‌تواند به دلیل تاثیر مستقیم دمای بالا رخ دهد که باعث افزایش اتلاف آب از بافت برگ، اختلال در ساختار لیپید-پروتئین، نشت یوهای ضروری و نقص در عملکرد سلولی شود (۶۷). یکی از دلایل اصلی آسیب غشا، تنش اکسیداتیو است که می‌تواند از طریق سنجش مالون دی‌آلدئید (محصول پراکسیداسیون لیپیدی و پراکسید هیدروژن)، اندازه‌گیری شود. میزان پراکسیداسیون لیپیدی معیاری برای ارزیابی سطح آسیب ناشی از رادیکال‌های آزاد به غشای سلولی است (۶۸). رادیکال آزاد هیدروکسیل به اسیدهای چرب غیراشباع لیپیدها حمله می‌کند تا پراکسیداسیون لیپیدی را القا نماید و در نتیجه به غشا آسیب می‌رساند (۶۹). به‌طور کلی پذیرفته شده است که حفظ ثبات و یکپارچگی غشاء تحت شرایط تنش جزء اصلی تحمل تنش است. بنابراین، نشت الکترولیت یا پایداری حرارتی غشای سلولی یک معیار ارزشمند برای شناسایی ارقام مقاوم به تنش در گونه‌های مختلف گیاهی (۷۰) و یک ویژگی امیدوارکننده برای انتخاب در برابر تنش گرما است.

کلروفیل و فلورسانس کلروفیل

تنش گرمایی می‌تواند باعث پیری برگ، تخریب کلروفیل و از هم گسیختگی دستگاه فتوسنتزی شده (۷۱) و بدین ترتیب باعث افت عملکرد محصول شود. کلروفیل رنگدانه اصلی فتوسنتز است و به دماهای بالا (۷۲) و تنش خشکی حساس است (۷۳). دمای

بالا با کاهش پذیرش کوانتوم‌های نوری، کلروفیل را از بین می‌برد و به گیاهان آسیب می‌رساند (۴۳). یک مطالعه در نخود نشان داد که گیاهانی که در معرض تنش گرما قرار گرفتند، در مقایسه با گیاهان قرار گرفته تحت تنش خشکی، کلروفیل بیشتری از دست دادند (۷۴). کلروفیل احیا شده، فلورسانس کلروفیل (نسبت Fv/Fm) را مهار می‌کند، که منعکس کننده کارایی فتوسنتزی از نظر عملکرد فتوسیستم II و سایر گیرنده‌های الکترون پایین دست است. فتوسیستم II ناپایدارترین بخش دستگاه فتوسنتزی است و به راحتی در گیاهان تحت تنش گرما متحمل آسیب ناشی از نور می‌شود (۷۵). بازده فتوسنتزی یک گیاه را می‌توان با استفاده از نسبت Fv/Fm با دقت اندازه‌گیری کرد؛ مقدار کاهش یافته نشان دهنده یک سیستم PSII غیر کاربردی و مهار نور است. مقادیر فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) معمولاً از ۰/۷۵ تا ۰/۸ متغیر است و در مراحل اولیه با بازده کوانتومی مرتبط است (۷۶). علاوه بر آسیب ناشی از نور، تولید گونه‌های فعال اکسیژن می‌تواند به مرکز واکنش PSII آسیب برساند (۷۷). تنش گرما بر فلورسانس کلروفیل در محصولات مختلف تاثیر می‌گذارد و فعالیت PSII را به دلیل کاهش غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی کاهش یا حتی متوقف می‌کند. به عنوان مثال، تنش گرما (۲۰/۳۵ درجه سانتی‌گراد) که به مدت ۱۵ روز اعمال شد، به طور قابل توجهی مقادیر فلورسانس کلروفیل را در ۱۲ رقم گندم پرورش یافته در فیتوترون کاهش داد (۷۸).

۳- اثرات بیوشیمیایی

تنش گرما موجب افزایش گونه‌های فعال اکسیژن، پراکسیداسیون لیپیدی، افزایش آنتی‌اکسیدانت‌ها، افزایش اسمولیت‌ها مانند کربوهیدرات‌ها، آمینواسیدها و پرولین آزاد و افزایش پروتئین‌های سازگار با تنش می‌شود.

۴- مراحل زایشی، پر شدن دانه، عملکرد

فرآیندهای زایشی

فازبندی تنش در مراحل مختلف رشد بسیار مهم است. در طول گل‌دهی گرده‌ها به تنش گرمایی حساس بوده و تنش گرما در مرحله زایشی نسبت به مرحله رویشی برای عملکرد محصول زیان‌آورتر است (۷۹). در گندم زمستانه، دمای بالا (۲۴/۳۲ درجه سانتی‌گراد) در گامتوزن باعث تغییر فنولوژی گیاه، کاهش زنده ماندن گرده و تغییر مورفولوژی و آناتومی مادگی شد که نتیجه آن کاهش باروری و عملکرد بود (۸۰). اگرچه تمام بافت‌های گیاهی تقریباً در تمام مراحل رشد و نمو به تنش گرما حساس هستند، بافت‌های زایشی حساس‌ترین هستند و افزایش چند درجه‌ای دما در طول زمان گل‌دهی می‌تواند منجر به از بین رفتن چرخه‌ی حیات (Life cycle) در غلات شود (۸۱). دلایل افزایش عقیمی تحت شرایط تنش غیرزیستی، از جمله تنش گرما، شامل اختلال در تقسیم میوز اندام‌های نر و ماده، اختلال در جوانه‌زنی گرده و رشد لوله گرده، کاهش زنده‌مانی تخمک، ناهنجاری در کلاله، کاهش تعداد دانه‌های گرده دریافت شده توسط کلاله، اختلال در فرآیند لقاح، و کاهش رشد آندوسپرم و جنین بارور نشده می‌باشد (۸۲).

پر شدن دانه

فرآیند پر شدن دانه یک مرحله حیاتی رشد در غلات است و شامل فرآیندهای بیوشیمیایی مختلف مربوط به جذب و تقسیم کربوهیدرات‌ها، پروتئین‌ها و لیپیدها در دانه‌های در حال رشد است (۷۴). پر شدن دانه به انتقال مستقیم مواد جذب شده جاری به دانه‌ها و انتقال مجدد آن‌ها از مخازن ذخیره گیاهی قبل یا پس از گرده‌افشانی متکی است (۸۳). فرآیندهای پر شدن دانه و انباشت ذخایر در بذرهای در حال رشد و بلوغ به تغییرات محیطی بسیار حساس هستند و بر عملکرد نهایی تاثیر می‌گذارند (۸۳). کربوهیدرات‌ها (ساکارز، نشاسته و قندهای محلول) جزء اصلی دانه‌ها هستند. ساکارز عمدتاً از برگ‌ها به دانه‌ها انتقال داده شده و مقدار کمی در دانه‌ها سنتز می‌شود که به گلوکز و فروکتوز متابولیزه می‌شود (۸۴). گلوکز از طریق آنزیم‌های مختلف دانه

در تشکیل نشاسته نقش دارد. تنش گرما می‌تواند با مهار فرآیندهای آنزیمی نشاسته (۸۵) مانع از تجمع ترکیبات مختلف بذری، اساساً نشاسته و پروتئین‌ها شود (۷۴). به‌عنوان مثال، در دانه‌های عدس، تنش گرما آنزیم‌های مربوط به متابولیسم ساکارز و نشاسته را مهار می‌کند (۴۰)، که می‌تواند واردات ساکارز به دانه‌ها را بیشتر محدود کند. آنزیم‌های سنتز ساکارز و نشاسته در بذر نیز به تنش گرما حساس هستند. به‌عنوان مثال، در گندمی که در معرض تنش گرما قرار می‌گیرد، سرعت انتقال کربوهیدرات-های غیر ساختاری در بافت آندوسپرم به شدت کاهش می‌یابد (۸۶). تنش گرما به‌شدت با کاهش تجمع نشاسته و در نتیجه آنزیم‌های سنتز کننده نشاسته در نخود (۸۷) و عدس (۴۰) منجر به چروکیده شدن دانه‌ها شد. افزایش فعالیت β -آمیلاز در دمای بالا (۸۸) ذخایر نشاسته را کاهش می‌دهد. با این‌حال، قندهای احیا تولید شده به‌دلیل افزایش فعالیت آمیلاز در طول تنش می‌تواند به گیاهان کمک کند تا با تنش‌های محیطی سازگار شوند (۸۹). هورمون‌های گیاهی مانند اسید آبسزیک و سیتوکینین‌ها، نقش مهمی در تنظیم پر شدن دانه دارند (۹۰). این فیتوهورمون‌ها در تعیین اندازه و پایداری مخزن و توانایی دانه‌ها برای انباشته کردن زیست توده نقش دارند (۹۱). به‌عنوان مثال، اکسین‌ها، جیبرلین‌ها و اسید آبسزیک میانجی تقسیم سلولی هستند، سلول‌های آندوسپرم را بزرگ کرده و جهت و سرعت جریان جذب از منبع به بافت‌های مخزن را تنظیم می‌کنند (۹۲).

عملکرد

در گونه‌های مختلف زراعی تنش گرما بیشترین تاثیر را بر صفات مرتبط با عملکرد؛ عمدتاً تعداد دانه، وزن دانه و پر شدن دانه دارند. حتی یک دوره کوتاه تنش گرما در مرحله زایشی بر عملکرد محصول تاثیر منفی می‌گذارد (۲۰). به‌عنوان مثال، کاهش عملکرد تا ۵۰ درصد در گندم که در معرض تنش گرما قرار گرفته بود گزارش شد (۹۳). تنش گرما (۳۶/۳۰ درجه سانتی‌گراد) اعمال شده در گل‌خانه از زمان شروع تا رسیدگی در گندم موجب کاهش عملکرد دانه به میزان ۵۶ درصد، تعداد دانه در سنبله ۴۰ درصد، شاخص برداشت ۴۱ درصد، تعداد سنبله‌چه در سنبله ۲۰ درصد و طول سنبله ۳۰ درصد نسبت به شاهد شد (۳۹، ۹۴). کاهش شدید صفات مرتبط با عملکرد تحت تنش گرما در طول نمو بذر نشان‌دهنده حساسیت بیشتر این مرحله است که می‌توان آن را به محدودیت‌های شدید در چندین فرآیند سلولی، به‌ویژه مربوط به تجمع ذخایر مختلف بذر نسبت داد. تنش گرما موجب کاهش عملکرد دانه، کاهش تعداد دانه و وزن دانه می‌شود. تنش گرما موجب ایجاد تغییرات متعدد و اغلب نامطلوب در رشد، نمو، فرآیندهای فیزیولوژیکی و عملکرد گیاه می‌شود (۹۵). یکی از پیامدهای اصلی تنش گرما، تولید بیش از حد گونه‌های فعال اکسیژن است که منجر به تنش اکسیداتیو می‌شود (۹۵). گیاهان در پاسخ به تنش گرما متابولیسم خود را به روش‌های مختلف با تولید املاح سازگاری که قادر به سازماندهی پروتئین‌ها و ساختارهای سلولی هستند، تنظیم اسمزی که باعث حفظ تورگر سلولی می‌شود، و فعال‌سازی سیستم آنتی‌اکسیداتیو برای برقراری مجدد تعادل ردوکس سلولی و هموستاز تغییر می‌دهند (۹۶). در سطح مولکولی، تنش گرمایی منجر به تغییر در بیان ژن‌های مرتبط با محافظت از تنش گرما می‌شود (۹۲). این ژن‌ها شامل ژن‌هایی هستند که مسئول بیان محافظت‌کننده‌های اسمزی، آنزیم‌های دخیل در سم‌زدایی، ناقل‌ها و پروتئین‌های تنظیم‌کننده هستند (۹۳). در شرایطی مانند تنش گرما، اصلاح فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی توسط تغییرات بیان ژن به تدریج منجر به ایجاد تحمل گرما در قالب سازگاری می‌شود (۹۷). تاثیر تنش دما به‌حدی زیاد است که حتی یک افزایش جزئی (۱/۵ درجه سانتی‌گراد) در دما اثرات منفی قابل توجهی بر عملکرد محصول دارد (۹۸).

متابولیسم کربوهیدرات

تنش گرما می‌تواند فتوسنتز را کاهش داده، تولید ساکارز در برگ‌ها را مهار نماید (۸۷). اختلال در متابولیسم قند به سقط گل در سنبله گندم منجر شد (۷۹). تنش گرما بر فرآیندهای انتقال متابولیکی و جذبی لازم برای پر کردن دانه در نخود تاثیر منفی

می‌گذارد (۸۷). تنش گرما در نخود در حین پرشدن بذر، به دلیل کاهش فعالیت فسفریلاز نشاسته غلظت نشاسته را در برگ‌ها تا ۴۴ درصد کاهش داد و فعالیت‌های هیدرولیز نشاسته (β -آمیلاز)، سنتز ساکارز (ساکارز سنتاز) و آنزیم‌های هیدرولیز (اسید اینورتاز) را مهار کرد (۸۷).

معماری سیستم ریشه

معماری سیستم ریشه یک صفت مهم زراعی گیاهی است که به توسعه گیاه و جذب مواد مغذی و آب موجود در خاک کمک می‌کند (۹۹). معماری سیستم نقش اساسی در بهبود سازگاری و انعطاف‌پذیری گیاه به تنش‌های مختلف، به‌ویژه کمبود آب دارد (۱۰۰). عملکرد ریشه به دلیل تغییرات هیدرولیک (نفوذپذیری آب سلولی)، که جذب مواد معدنی را مختل می‌کند، مهار می‌شود (۱۰۱). گزارش شده است، تنش گرما از نظر تعداد، جرم و رشد بر ریشه تاثیر می‌گذارد، که در نهایت انتقال آب و مواد مغذی به اندام هوایی را محدود می‌کند (۱۰۲). در محیط‌های گرم، نیاز گیاه به آب به دلیل از دست دادن آب در اثر تبخیر و تعرق و کاهش جذب آب توسط ریشه افزایش می‌یابد و در نتیجه تنش کمبود آب ایجاد می‌شود (۱۰۳).

اثرات مهم دمای بالا بر گیاهان

- ۱- رشد و نمو ناقص
- ۲- کاهش رشد گیاه
- ۳- جلوگیری از جوانه‌زنی
- ۴- تنش اکسیداتیو
- ۵- کاهش کیفیت محصول
- ۶- کاهش عملکرد
- ۷- اتلاف آب
- ۸- تغییر در تخصیص ماده خشک
- ۹- تغییر در فنولوژی گیاه
- ۱۰- تغییر در فتوسنتز

واکنش گیاه به تنش گرمایی

پاسخ گیاه به تنش گرما بسته به میزان دما، مدت زمان قرارگیری در معرض دما و نوع گیاه متفاوت است. در تنش گرمای شدید، آسیب سلولی یا مرگ سلولی ممکن است در عرض چند دقیقه رخ دهد، که ممکن است منجر به فروپاشی فاجعه‌بار سازمان سلولی شود (۱۰۴). تنش گرما بر تمام فرآیندهای گیاهی مانند جوانه‌زنی، رشد و نمو، تولیدمثل و عملکرد تاثیر می‌گذارد (۱۰۵). تنش گرمایی به‌طور متفاوتی بر پایداری پروتئین‌های مختلف، پایداری غشای انواع RNA و ساختارهای اسکلت سلولی تاثیر می‌گذارد و کارایی واکنش‌های آنزیمی در سلول را که بر فرآیندهای فیزیولوژیک اصلی و متابولیک تاثیر می‌گذارند، تغییر می‌دهد (۱۰۶). برخی از اثرات متداول تنش گرما در جدول ۲ خلاصه شده است.

جدول ۲: اثرات تنش دمای بالا در گونه‌های مختلف زراعی

منابع	اثرات عمده	مرحله رشد	تیمار گرمایی	گونه گیاهی
(۱۰۷)	کاهش عرض میوه و وزن میوه، موجب افزایش نسبت دانه های غیرعادی در هر میوه شد.	مرحله زایش، بلوغ و برداشت	درجه ۳۰/۳۸ روز/شب	لفل (<i>Capsicum annuum</i>)
(۱۰۸)	میزان باروری گرده و سنبلچه را کاهش داد.	مرحله خوشه‌دهی	بالای ۳۳ درجه سانتی‌گراد مدت ۱۰ روز	برنج (<i>Oryza sativa</i>)
(۱۰۹)	کوتاه شدن مدت پر شدن و بلوغ دانه، کاهش وزن و عملکرد دانه	مرحله پر شدن دانه و مرحله رسیدگی	درجه ۲۸/۲۸ روز/شب مدت ۲۰ روز	گندم (<i>Triticum aestivum</i>)
(۱۱۰)	کاهش اندازه برگ، کوتاه شدن دوره روز تا خوشه‌دهی، گرده افشانی و رسیدگی، کاهش شدید تعداد دانه در هر خوشه و اندازه دانه کوچکتر و کاهش عملکرد.	کاشت تا مرحله رسیدگی	درجه ۲۵/۳۰ روز/شب	گندم (<i>Triticum aestivum</i>)
(۱۱۱)	کاهش محتوای کلروفیل، فلورسانس chl a، فتوشیمی فتوسیستم II (PSII)، فتوسنتز خالص، فعالیت آنزیم و آنتی اکسیدان‌ها و افزایش محتوای گونه‌های فعال اکسیژن و آسیب غشای تیلاکوئید، کاهش عملکرد.	از ۶۵ روز بعد از کاشت تا مرحله رسیدگی	درجه ۳۰/۴۰ روز/شب	سورگوم (<i>Sorghum bicolor</i> L.) (Moench)
(۱۱۲)	کاهش عملکرد، افزایش عقیمی سنبلچه، کاهش طول، عرض و وزن دانه.	مرحله زایشی	درجه سانتی‌گراد دمای شب ۲۲	برنج (<i>Oryza sativa</i>)
(۱۱۳)	کاهش بزرگ شدن بلال، به ویژه جلوگیری از افزایش چوب بلال با اختلال در سنتز همی سلولز و سلولز از طریق کاهش عرضه مواد فتوسنتزی.	مرحله زایشی	درجه ۲۷/۳۵ روز/شب مدت ۱۴ روز	ذرت (<i>Zea mays</i>)

برنج (<i>Oryza sativa</i>)	۲۵ درجه سانتی‌گراد	مرحله رشد رویشی	کاهش میزان آسمیلاسیون (۱۱۴) دی اکسید کربن
سویا (<i>Glycine max</i>)	۲۸/۳۸ درجه سانتی‌گراد روز/شب مدت ۱۴ روز	مرحله گلدهی	کاهش فتوسنتز خالص برگ و هدایت روزنه‌ای، افزایش ضخامت لایه های پارانشیم نردبانی و اسفنجی، آسیب به غشای پلاسمایی، غشای کلروپلاست و غشای تیلاکوئید، اختلال در غشاهای میتوکندری، کریستا و ماتریکس
توتون (<i>Nicotiana tabacum</i>)	۴۳ درجه سانتی‌گراد مدت ۲ ساعت	مرحله رشد اولیه	کاهش سرعت خالص (۱۱۶) فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و همچنین بازده کوانتومی ظاهری و راندمان کربوکسیلاسیون فتوسنتز، کاهش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی
بامیه (<i>Abelmoschus esculentus</i>)	۳۲ و ۳۴ درجه سانتی‌گراد	در طول مرحله رشد	کاهش عملکرد، آسیب به (۱۱۷) پارامترهای کیفی غلاف مانند محتوای فیبر و تجزیه کلسیم پکتات.
ذرت (<i>Zea mays</i>)	۳۳/۴۰ درجه سانتی‌گراد روز/شب مدت ۱۵ روز	در طول مرحله قبل از گرده- افشانی و ابریشم‌دهی	اثرات مختلفی روی گیاه و (۱۱۸) سرعت رشد بلال دارد
گندم (<i>Triticum aestivum</i>)	۲۴ و ۴۸ ساعت ۲۸ درجه سانتی‌گراد	مرحله جوانه‌زنی	کاهش محتوای کلروفیل و (۹۵) محتوای نسبی آب، کاهش ظرفیت آنتی اکسیدانی
گندم (<i>Triticum aestivum</i>)	۲۴ ساعت روز/شب	پایان مرحله شروع سنبلیچه‌ها	عقیمی سنبلیچه‌ها، کاهش (۱۱۹) عملکرد دانه

طبقه‌بندی گیاهان بر اساس تحمل حرارت

۱- سایکروفیل‌ها (گیاهان سرمادوست)

۲- مزوفیل‌ها

۳- ترموفیل‌ها شامل گونه‌های حساس به گرما، گونه‌های نسبتاً متحمل به گرما و گونه‌های متحمل به گرما

سازوکارهای سازگاری به تنش گرما در گیاهان

۱- پیچیدگی برگ

۲- زودرسی

۳- تغییر ترکیبات چربی غشا

۴- تجمع محافظت‌کننده‌های اسمزی

۵- فعال‌سازی دفاع آنتی‌اکسیدانتهی

۶- بیان پروتئین‌های مرتبط با تحمل تنش

۷- به جریان انداختن آبشارهای پیام‌رسانی و کنترل رونویسی

۸- تغییر جهت برگ‌ها

۹- خنک‌سازی تعرق

سازوکارهای اجتناب در سازگاری به تنش گرما

در شرایط تنش گرما، گیاهان سازوکارهای مختلفی را برای زنده ماندن از خود نشان می‌دهند که شامل سازگاری‌های تکاملی بلند مدت فنولوژیکی و مورفولوژیکی و سازوکارهای اجتناب یا سازگاری کوتاه‌مدت مانند تغییر جهت برگ، خنک‌سازی از طریق تعرق یا تغییر ترکیبات لیپیدی غشا می‌شود. بسته شدن روزنه‌ها جهت کاهش اتلاف آب از ویژگی‌های رایج گیاهان تحت تنش گرما هستند (۳۶). در بسیاری از گیاهان زراعی تحت تنش گرما بلوغ زودرس با کاهش عملکرد کم‌تر اتفاق می‌افتد، که ممکن است به درگیری سازوکار فرار نسبت داده شود (۱۲۰). گیاهانی که در آب و هوای گرم رشد می‌کنند با کاهش جذب تابش خورشیدی از تنش گرما جلوگیری می‌کنند. این توانایی با وجود کرک‌های کوچک که پوشش ضخیم روی سطح برگ را تشکیل می‌دهند و همچنین کوتیکول‌ها، پوشش مومی محافظ، پشتیبانی می‌شود. در چنین گیاهانی، تیغه‌های برگ اغلب از نور دور می‌شوند و به موازات اشعه خورشید جهت می‌گیرند (پاراهلیوتروپیسیم). با چرخاندن تیغه‌های برگ اثر تابش خورشید نیز ممکن است کاهش یابد. گیاهان با برگ‌های کوچک نیز بیشتر از تنش گرما جلوگیری می‌کنند؛ آن‌ها به دلیل مقاومت کم‌تر لایه مرزی هوا در مقایسه با برگ‌های بزرگ، گرما را سریع‌تر به محیط تخلیه می‌کنند. گیاهان تحت تنش گرما به همان سازوکارهای تطبیقی آناتومیکی و فیزیولوژیکی متکی هستند که در کمبود آب برای محدود کردن تعرق به کار می‌روند. در گیاهانی که به خوبی هیدراته شده‌اند، تعرق شدید از اثر تنش گرما به برگ‌ها جلوگیری می‌کند و دمای برگ ممکن است ۶ درجه سانتی‌گراد یا حتی ۱۰ تا ۱۵ درجه سانتی‌گراد کم‌تر از دمای محیط باشد. بسیاری از گونه‌ها این توانایی را دارند که از گرم‌ترین دوره سال اجتناب کنند. این را می‌توان با حذف برگ، باقی‌گذارن جوانه‌های مقاوم، یا در گیاهان یکساله بیابانی، با تکمیل کل چرخه تولیدمثلی در طول ماه‌های سردتر به دست آورد (۱۲۱). چنین سازگاری‌های مورفولوژیکی و فنولوژیکی معمولاً با سازگاری‌های بیوشیمیایی (مسیرهای فتوسنتزی C4 و CAM)، که به فتوسنتز خالص در تنش گرما کمک می‌کنند تقویت می‌شود (۱۲۱)، اگرچه گیاهان C3 در فلورهای بیابان نیز گسترش دارند. دمای بالا می‌تواند بر درجه پیچیدگی برگ در بسیاری از گیاهان تاثیر بگذارد. نقش فیزیولوژیکی پیچیده شدن برگ، حفظ پتانسیل سازگاری با افزایش کارایی متابولیسم آب در برگ‌های پرچم‌گندم تحت تنش گرما گزارش شده است (۱۲۲).

همچنین می‌توان از تنش دمایی بالا با شیوه‌های به‌زراعی مانند انتخاب روش‌های مناسب کاشت، انتخاب تاریخ کاشت، انتخاب ارقام مناسب، روش‌های آبیاری و غیره جلوگیری کرد. به‌عنوان مثال، در مناطق نیمه‌گرمسیری، گیاهان یکساله فصل سرد مانند

کاهو که در اواخر تابستان کاشته می‌شوند ممکن است به دلیل دمای بالای خاک، جوانه‌زنی و سبز شدن ناقص نشان دهند (۱۲۳). مشکل سبز شدن ناقص را می‌توان با کاشت بذر کاهو در بسترهای خشک در طول روز و سپس آبیاری بسترها در اواخر بعدازظهر برطرف کرد. پرایمینگ بذر یکی دیگر از راه حل‌های بالقوه برای حل این مشکل است که شامل قرار دادن دانه در محلول اسمزی برای چند روز در دمای متوسط و سپس خشک کردن آن‌هاست. در مقابل، محصولات گرمسیری ممکن است با رویش ناکافی گیاه مواجه شوند و استقرار ناکافی می‌تواند بهره‌وری سالانه چندین محصول فصل گرم را به دلیل سطح بسیار گرم خاک محدود کند. در چنین مواردی، با کاشت عمیق می‌توان بر مشکل غلبه نمود.

سازوکارهای تحمل به تنش گرما

تحمل گرما به‌طور کلی توانایی گیاه برای رشد و تولید عملکرد اقتصادی تحت تنش گرما تعریف می‌شود. این یک صفت بسیار خاص است و گونه‌های نزدیک به هم، حتی اندام‌ها و بافت‌های مختلف یک گیاه، ممکن است از این نظر به‌طور قابل توجهی متفاوت باشند. گیاهان سازوکارهای مختلفی را برای رشد در دماهای بالا ایجاد کرده‌اند که شامل سازوکار اجتناب کوتاه مدت / سازگاری یا سازگاری‌های تکاملی بلند مدت هستند. برخی از سازوکارهای اصلی از جمله فعال سازی انتقال دهنده‌های یون، پروتئین‌های فراوان جنین‌زای تاخیری، محافظت کننده‌های اسمزی، دفاع آنتی‌اکسیدانسی و عوامل دخیل در جریان آبشارهای علامت‌دهی و کنترل رونویسی اساساً برای مقابله با اثرات تنش مهم هستند (۱۲۴).

دفاع آنتی‌اکسیدانسی در پاسخ به تنش اکسیداتیو ناشی از گرما

گیاهان باید از تنش اکسیداتیو ناشی از گرما محافظت شوند تا بتوانند تحت تنش گرما زنده بمانند. تحمل به تنش گرما در گیاهان زراعی با افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانسی مرتبط است (۱۲۵). مطالعات نشان می‌دهند که گونه‌های چمن فصل سرد سازگار شده با گرما، در مقایسه با گونه‌های غیرمقاوم، تجمع گونه‌های فعال اکسیژن کم‌تری دارند که این امر ناشی از افزایش سنتز آسکوربات و گلوتاتیون در آن‌ها است (۱۲۶). بررسی‌ها نشان داده است که برخی از مولکول‌های علامت‌دهنده ممکن است موجب افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانسی سلول‌ها شوند (۱۲۷). گیاهان متحمل از خود در برابر اثرات مخرب گونه‌های فعال اکسیژن با سنتز انواع سیستم‌های مهار و سم‌زدایی گونه‌های فعال اکسیژن آنزیمی و غیر آنزیمی محافظت می‌نمایند (۱۲۸). فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانسی مختلف به دما حساس است و فعال شدن در محدوده‌های دمایی مختلف رخ می‌دهد، اما فعالیت این آنزیم‌ها با افزایش دما افزایش می‌یابد. متابولیت‌های آنتی‌اکسیدانسی مانند آسکوربات، گلوتاتیون، توکوفرول و کاروتن نیز از گیاهان در برابر تنش اکسیداتیو محافظت می‌کنند (۱۲۹). در گندم مشخص شده است که تنش گرما موجب تجمع سطوح گلوتاتیون و افزایش فعالیت آنزیم‌های دخیل در سنتز گلوتاتیون می‌شود (۱۳۰).

سازوکار انتقال علامت و توسعه تحمل گرما

پاسخ‌های گیاه به تنش‌ها ناشی از مدارهای پیچیده‌ای است که شامل تعاملات متعددی از مولکول‌ها و کوفاکتورها می‌باشد. برای ایجاد پاسخ مؤثر به محرک‌های خاص در بافت‌ها، مولکول‌های علامت‌دهنده نقش کلیدی دارند و به فعال‌سازی ژن‌های مرتبط با تنش کمک می‌کنند. بسته به نوع گیاه و نوع تنش، مسیرهای مختلفی فعال می‌شوند که شامل پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم (CDPKs)، پروتئین کینازهای فعال شده با میتوزن (MAPK/MPKs)، نیتریک اکسید، قندها و فیتوهورمون‌ها هستند. این مولکول‌ها به‌همراه عوامل رونویسی، ژن‌های پاسخ‌دهنده به تنش را فعال می‌کنند (۱۳۱).

استفاده از محافظ‌های خارجی در کاهش آسیب‌های ناشی از گرما

یکی از راه‌های مقابله با اثرات نامطلوب تنش گرما استفاده از برخی مولکول‌هایی هست که پتانسیل محافظت از گیاهان را در برابر اثرات مضر تنش گرما دارند. در دهه‌های اخیر، کاربرد خارجی محافظ‌ها مانند محافظ‌های اسمزی، فیتوهورمون‌ها،

مولکول‌های علامت‌دهنده، عناصر کمیاب و غیره، تاثیر مفیدی بر گیاهان رشد یافته تحت تنش گرما نشان داده‌اند، زیرا این محافظ‌ها دارای ظرفیت محرک رشد و آنتی‌اکسیدان‌تی هستند (۱۳۲). در زمان‌های اخیر، کاربردهای برون‌زای محافظ‌ها به شکل محافظ‌های اسمزی (پرولین، گلیسین بتائین، ترهالوز، و غیره)، هورمون‌های گیاهی (اسید آبسزیک، اسیدهای جیبرلیک، اسیدهای جاسمونیک، براسینواسترینوئیدها، اسید سالیسیلیک و غیره)، مولکول‌های علامت‌دهنده (مانند اکسید نیتریک)، پلی-آمین‌ها (پوترسین، اسپرمیدین و اسپرمین)، عناصر کمیاب (سلنیوم، سیلیکون و غیره) و مواد مغذی (نیتروژن، فسفر، پتاسیم، کلسیم و غیره) در کاهش آسیب ناشی از تنش گرما در گیاهان مؤثر بوده‌اند (۹۵). گیاهان از تنش گرما با تغییر سوخت و ساز خود به نفع ساخت و تولید اسمولیت‌ها و متابولیت‌های ثانویه که تحمل تنش را ارتقا می‌دهند جان سالم به در می‌برند (۱۳۳). گیاهانی که تحت تاثیر تنش گرمایی قرار می‌گیرند املاح سازگار ساز مانند پرولین، گلیسین بتائین و قندهای محلول را تجمع می‌دهند که در تنظیم اسمزی (حفظ وضعیت آب) و محافظت از سلول‌های برگ نقش دارند. افزایش تولید این مواد محافظت کننده اسمزی موجب کاهش تولید گونه‌های فعال اکسیژن و کاهش پیری برگ می‌شود (۱۳۴). پرولین بخشی از مسیرهای علامت‌ده است که در سازگاری با تنش نقش دارند (۹۴). علاوه بر این، پرولین غشاهای ساختارهای زیر سلولی و پتانسیل ردوکس سلولی را با از بین بردن رادیکال‌های آزاد تثبیت می‌کند (۱۳۵). پرولین با حذف گونه‌های فعال اکسیژن از سلول‌ها، بدون تداخل با فرآیندهای بیولوژیکی طبیعی، نقش حیاتی در مبارزه با تنش ایفا می‌کند (۱۳۶). تجمع پرولین دوز اسیدی سیتوپلاسم را کاهش داده و نسبت $NAD^+/NADP^+$ را حفظ می‌کند (۱۳۳). افزایش گلیسین بتائین و پرولین می‌تواند فعالیت روبیسکو را حفظ کرده و از مهار نور جلوگیری کند توضیح بیشتر اینکه گلیسین بتائین و پرولین، از طریق نقش دوگانه خود به‌عنوان محافظ‌های اسمزی و کمک‌کننده به هومئوستازی ردوکس، این اثرات را اعمال می‌کنند. آن‌ها از یک سو با تثبیت ساختار آنزیم روبیسکو، کارایی تثبیت کربن را حفظ می‌کنند و از سوی دیگر با کاهش استرس اکسیداتیو، از آسیب نوری به فتوسیستم II جلوگیری می‌نمایند (۱۳۷). قندها اسمولیت‌هایی هستند که فعالیت‌های هورمونی نشان می‌دهند و به‌عنوان پیام رسان‌های اولیه در علامت‌دهی عمل می‌کنند (۱۳۳). تجمع قندها در گیاهان تحت تنش به‌عنوان یک منبع انرژی برای بازیابی، انتقال علامت و محافظت اسمزی عمل می‌کنند. پلی‌آمین‌ها آمین‌های آلیفاتیک با جرم مولکولی کم و پلی‌کاتیون‌های آلی هستند که در طیف وسیعی از ارگانیسم‌ها از باکتری‌ها گرفته تا گیاهان و حیوانات یافت می‌شوند (۱۳۸). آن‌ها نقش مهمی در پاسخ گیاهان به تنش‌های غیر زنده ایفا می‌کنند. اطلاعات زیادی وجود دارد که نشان می‌دهد تجمع سه پلی‌آمین اصلی (پوترسین، اسپرمین و اسپرمیدین) تحت بسیاری از انواع تنش‌های غیرزیست رخ می‌دهد (۱۳۹). پلی‌آمین‌ها به‌روش‌های مختلف از گیاه در برابر تنش گرما محافظت می‌کنند. آن‌ها می‌توانند به روش‌های مختلف بر فتوسنتز تاثیر بگذارند. ساختار و عملکرد دستگاه فتوسنتزی را می‌توان به‌طور مؤثر توسط پلی‌آمین‌ها تنظیم کرد. پلی‌آمین‌ها می‌توانند پایداری حرارتی غشاهای تیلاکوئید را تحت تنش گرما حفظ کنند، بنابراین کارایی فتوسنتزی را افزایش می‌دهند (۱۴۰). سطوح پلی‌آمین‌ها می‌تواند بر ساخت و تولید پروتئین‌های شوک حرارتی تاثیر بگذارد که نقش مهمی در حفظ یکپارچگی و خواص غشای سلولی تحت تنش گرما دارند (۱۴۱). سلنیوم یک عنصر کمیاب است، اگرچه به‌عنوان یک عنصر ضروری برای رشد گیاهان شناخته نشده است، اما ثابت شده است که به‌عنوان محافظ تنش تحت ناملايمات مختلف محیطی از جمله تنش گرما عمل می‌کند. گزارش شده است که محلول پاشی ۷۵ میلی‌گرم در لیتر سلنیوم موجب کاهش آسیب غشا با افزایش دفاع آنتی‌اکسیدان‌تی شده و در نتیجه عملکرد دانه بیشتر می‌شود. به طور کلی، کاربرد سلنیوم به‌طور قابل توجهی نرخ فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و نرخ تعرق را به میزان ۱۳، ۱۲ و ۸ درصد افزایش داد (۱۱۱). برخی از اثرات حفاظتی مولکول‌های خارجی در جدول ۳ خلاصه شده است.

جدول ۳: اثرات حفاظتی مولکول‌های خارجی تحت شرایط مختلف تنش گرما

منابع	اثرات حفاظتی	محافظ‌ها	تیمار گرمایی	گونه گیاهی
(۱۴۲)	تولید H ₂ O ₂ را محدود کرد، محتوای K ⁺ و Ca ²⁺ را بهبود بخشید و غلظت پرولین آزاد را افزایش داد.	۲۰ میلی‌مولار پرولین یا گلابسین بتائین، ۸ ساعت	۴۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت	نیشکر (<i>Saccharum officinarum</i>)
(۱۴۳)	کاهش آسیب غشا بهبود محتوای آب و کلروفیل، افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها، کاهش تنش اکسیداتیو، افزایش فعالیت آنزیم‌های متابولیسم کربن	۱۰ میکرومولار پرولین، ۱۰ روز	۴۰/۴۵ درجه سانتی‌گراد روز/شب مدت ۱۰ روز	نخود (<i>Cicer arietinum</i>)
(۱۴۴)	افزایش رشد، آسیب اکسیداتیو کمتر، کاهش محتوای MDA و H ₂ O ₂	۱۰ میکرومولار پرولین، گلابسین بتائین و تری‌هالوز	۳۰/۳۵، ۳۵/۴۰ و ۴۰/۴۵ درجه سانتی‌گراد روز/شب	نخود (<i>Cicer arietinum</i>)
(۱۴۵)	کاهش اسمز الکترولیتی، کاهش محتوای MDA و نرخ تولید O ₂	۰/۵ میلی‌مولار اسید سالیسیلیک به مدت ۲۴ ساعت	۳۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت	برنج (<i>Oryza sativa</i>)
(۱۴۶)	فعالیت بالاتر رویسکو، افزایش PSII، عملکرد فتوسنتز	۱۰۰ میکرومولار اسید سالیسیلیک به مدت ۲۴ ساعت	۴۳ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت	انگور (<i>Vitis vinifera</i>)
(۱۴۷)	کاهش مرگ و میر گیاهچه، افزایش رشد	۱ و ۰/۵ میلی‌مولار اسید آیزنیک به مدت ۴ ساعت	۴۷±۵ درجه سانتی‌گراد	خردل (<i>Brassica juncea</i>)
(۱۴۴)	افزایش رشد، آسیب اکسیداتیو کمتر، کاهش محتوای MDA و H ₂ O ₂	۲/۵ میکرومولار اسید آیزنیک	۳۰/۳۵، ۳۵/۴۰ و ۴۰/۴۵ درجه سانتی‌گراد روز/شب	نخود (<i>Cicer arietinum</i>)
(۱۴۸)	افزایش رشد رویشی، عملکرد و کیفیت کل غلاف‌ها، افزایش کل اسیدهای فنولیک در غلاف	۵۰ میلی‌گرم محلول پاشی براسینواستروئیدها	۳۴/۷ تا ۳۵/۲ درجه سانتی‌گراد - گراد	لوبیا (<i>Phaseolus vulgaris</i>)

خردل (<i>Brassica juncea</i>)	۴۰ درجه سانتی‌گراد ۵ ساعت و سه روز	۱ میکرومولار ۲۴-آبی براسینولید، ۸ ساعت	رشد بهتر، افزایش محتوای پروتئین، افزایش دفاع آنتی اکسیدانی	(۱۴۴)
خردل (<i>Brassica juncea</i>)	۴۷±۵ درجه سانتی‌گراد	۱۰۰ میکرومولار اسید ایندول استیک، ۴ ساعت	کاهش مرگ و میر گیاهچه، افزایش رشد	(۱۴۷)
خردل (<i>Brassica juncea</i>)	۴۷±۵ درجه سانتی‌گراد	۱۰۰ میکرومولار اسید جیبرلیک، ۴ ساعت	کاهش مرگ و میر گیاهچه، افزایش رشد	(۱۴۷)
انگور (<i>Vitis vinifera</i>)	۴۲ درجه سانتی‌گراد ۱۲ و ۱۸ ساعت	۵۰ میکرومولار اسید جاسمونیک، ۶ ساعت	افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی	(۱۴۹)
خردل (<i>Brassica juncea</i>)	۴۷±۵ درجه سانتی‌گراد	۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار کینیتین	کاهش مرگ و میر گیاهچه، افزایش رشد	(۱۴۷)
نی (<i>Phragmites communis</i>)	۴۵ درجه سانتی‌گراد ۲ ساعت	۱۰۰ میکرو مولار اس - نیتروزو-پنیسیل آمین و اس - MDA	کاهش محتوای H ₂ O ₂ و (۱۵۰) افزایش فعالیت SOD، POD و APX, CAT	
لوبیا (<i>Phaseolus radiatus</i>)	۴۵ درجه سانتی‌گراد ۹۰ دقیقه	۱۵۰ میکرو مولار اس - نیتروزو-پنیسیل آمین، ۶۰ دقیقه	افزایش فعالیت SOD، (۱۵۱) POD و CAT	
گندم (<i>Triticum aestivum</i>)	۳۵±۲ درجه سانتی‌گراد ۴ یا ۸ ساعت	آرژنین یا پوترسین (۰، ۱/۲۵ و ۲/۵ میکرومولار)، ۴ یا ۸ ساعت CAT،	افزایش فعالیت‌های SOD و (۱۵۲) افزایش محتوای DNA و RNA، کاهش سطح MDA	
گوجه فرنگی (<i>Solanum lycopersicum</i>)	۲۷/۳۳ درجه سانتی‌گراد، ۸/۱۶ ساعت روز/شب	اسپرمیدین ۱ میلی‌مولار به صورت پیش تیمار	افزایش بیان ژن‌های مرتبط با اتیلن، ژن‌های مسیرهای هورمونی و ژن‌های کاهش اکسیداسیون	(۱۵۳)
پنبه (<i>Gossypium hirsutum</i>)	۳۸ درجه سانتی‌گراد تا مرحله گلدهی	۱۰ میلی‌مولار پوترسین، ۲۴ ساعت قبل از گرده‌افشانی	افزایش محتوای پوترسین (۱۵۴) درون زا و غوزه پنبه	

گندم	۴۵ درجه سانتی‌گراد در پوترسین، ۱۰ میلی‌مولار	افزایش فعالیت آنتی (۱۵۵)
(<i>Triticum aestivum</i>)	بذرهای جوانه زده به مدت ۲ ساعت	اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی، کاهش پراکسیدهای لیپیدی در ریشه و اندام هوایی
سورگوم	۳۰/۴۰ درجه سانتی - ۷۵ میلی‌گرم بر لیتر	کاهش آسیب غشا، (۱۱۱)
(<i>Sorghum</i>)	گراد روز/شب مدت ۴۵	سلنات سدیم به صورت افزایش دفاع آنتی
(<i>bicolor</i>)	روز	برگ پاشی، اکسیدانی، افزایش عملکرد دانه

راهبردهای مولکولی و بیوتکنولوژیک برای توسعه تحمل تنش گرما در گیاهان

رویکردهای مولکولی درک سازو کار تحمل تنش گرما در گیاهان را تسهیل می‌نمایند. گیاهان با تعدیل بیان ژن‌های متعدد و هماهنگی بیان ژن‌ها در مسیرهای مختلف، تنش‌های محیطی را تحمل می‌کنند (۱۵۶).

پروتئین‌های شوک حرارتی برای تحمل تنش گرما

بیان پروتئین‌های شوک حرارتی از غیرطبیعی شدن پروتئین‌های داخل سلولی محافظت می‌کنند و ثبات و عملکرد آن‌ها را حفظ می‌کنند (۱۵۷). بیان پروتئین‌های شوک حرارتی به مراحل خاصی از رشد گیاه مانند جوانه‌زنی بذر، جنین‌زایی، میکروسپوروژنز و بلوغ میوه محدود می‌شود (۱۵۸). در گیاهان، پروتئین‌های شوک حرارتی را می‌توان به پنج خانواده مختلف دسته‌بندی کرد:

- ۱- پروتئین‌های شوک حرارتی P100
- ۲- پروتئین‌های شوک حرارتی P90
- ۳- پروتئین‌های شوک حرارتی P70
- ۴- پروتئین‌های شوک حرارتی P60
- ۵- پروتئین‌های شوک حرارتی P20

جدول ۴ یک طرح کلی از عملکرد پایه کلاس‌های اصلی پروتئین‌های شوک حرارتی در سیستم گیاهی برای تحمل تنش گرما را نشان می‌دهد.

جدول ۴: یک طرح کلی از عملکرد پایه کلاس‌های اصلی پروتئین‌های شوک حرارتی در سیستم گیاهی برای تحمل تنش گرما

کارکردها	طبقه اصلی پروتئین‌های شوک حرارتی
تجزیه پروتئین کل وابسته به ATP	پروتئین‌های شوک حرارتی P100

هم تنظیم کننده مجتمع های انتقال علامت مرتبط با تنش گرمایی و تا شدن پروتئین را مدیریت می کند. برای عملکرد خود به ATP نیاز دارد.	پروتئین های شوک حرارتی P90
تشبیت اولیه پروتئین های تازه تشکیل شده، اتصال و آزادسازی وابسته به ATP	پروتئین های شوک حرارتی P70 و P40
دستگاه تا کننده تخصصی وابسته به ATP	پروتئین های شوک حرارتی P60
تشکیل کمپلکس های الیگومری با وزن مولکولی بالا که به عنوان ماتریکس سلولی برای تثبیت پروتئین های تا شده عمل می کند.	پروتئین های شوک حرارتی P20

۴- نتیجه گیری

تنش دمای بالا به یک نگرانی عمده برای تولید محصولات زراعی در سرتاسر جهان تبدیل شده است. زیرا بر رشد و نمو و بهره‌وری گیاهان تاثیر زیادی می‌گذارد. با این حال، میزان وقوع این امر در مناطق آب و هوایی خاص به دوره و به زمان روزانه تنش گرما بستگی دارد. نرخ فعلی انتشار گازهای گلخانه‌ای از منابع مختلف، مسئول افزایش تدریجی دمای محیط جهان است و منجر به گرم شدن کره زمین می‌شود (۱۵۹). درک سازوکارهای تحمل به گرما در محصولات کشاورزی از اهمیت به‌سزایی برخوردار است. اگرچه پاسخ گیاهان به تنش گرمایی به‌طور گسترده‌ای مورد مطالعه قرار گرفته، اما شناخت کامل سازوکارهای زیربنایی این تحمل همچنان مبهم باقی مانده است. این پیچیدگی تا حدی ناشی از نوسانات دمایی، هم در مقیاس فصلی و هم روزانه، است که تعریف نقش دقیق دما به‌عنوان یک عامل تنش‌زا را دشوار می‌سازد. چرا که پاسخ به دماهای مختلف، تابعی از توانایی ذاتی گیاهان برای سازگاری با شرایط اقلیمی گوناگون است. علاوه بر این، پاسخ به گرمایش در بین گونه‌های مختلف، وارثه‌های یک گونه و همچنین مراحل مختلف رشدی، کاملاً متغیر می‌باشد.

در مواجهه با تنش گرما، گیاهان با تجمع متابولیت‌های محافظتی نظیر آنتی‌اکسیدانت‌ها، ترکیبات محافظ اسمزی و پروتئین‌های شوک حرارتی و نیز فعال‌سازی مسیرهای متابولیک خاص، واکنش نشان می‌دهند. این تغییرات، گویای اهمیت انجام مطالعات فیزیولوژیکی و مولکولی برای روشن‌سازی دقیق سازوکارهای پاسخ به تنش است. برای نمونه، پژوهش‌ها نشان می‌دهد که کاربرد اسید هیومیک از طریق تعدیل تنش گرمایی (به‌واسطه افزایش محتوای کلروفیل و پرولین و همچنین وزن خشک) و طول‌تر کردن مراحل رشد، موجب افزایش عملکرد دانه گندم می‌شود. بر اساس مطالعه‌ای، این اثر بهینه در کسر فتوترمال ۰/۴۳۵ در خاک رسی-لومی به‌دست آمده است (۱۶۰).

علاوه بر این، درک ماهیت جریان آبشارهای علامت‌دهی و همچنین بیان ژن‌های خاص در پاسخ به تنش گرما برای توسعه گیاهان مقاوم به تنش ارزشمند خواهد بود. رویکردهای مولکولی که سازوکارهای پاسخ و تحمل را آشکار می‌کنند، راه را برای مهندسی گیاهان که قادر به تحمل تنش گرما هستند هموار می‌کند و می‌تواند مبنایی برای توسعه گونه‌های زراعی باشد که قادر به تولید عملکرد اقتصادی تحت تنش گرما هستند. در سطح مزرعه، مدیریت یا فعالیت‌های به‌زراعی، مانند تغییر زمان و روش‌های کاشت، مدیریت آبیاری، و انتخاب ارقام و گونه‌ها نیز می‌تواند اثرات نامطلوب تنش گرما را به‌میزان قابل توجهی کاهش دهد. در دهه‌های اخیر، کاربرد برون‌زای محافظ‌ها مانند محافظ‌کننده‌های اسمزی، فیتوهورمون‌ها، مولکول‌های علامت‌دهنده، عناصر کمیاب و غیره کشت و رشد گیاهان تحت تنش گرما را مقدور ساخته است. آزمایش‌های مزرعه‌ای که رویکردهای مختلف بیوشیمیایی و مولکولی و شیوه‌های مدیریت زراعی را بررسی می‌کنند. برای بررسی پاسخ‌های واقعی به تنش گرما و اثرات آن بر عملکرد نهایی محصول

مورد نیاز است. افزایش دمای کره زمین به دلیل تغییرات اقلیمی تهدیدی جدی برای بهره‌وری محصولات کشاورزی است. برای تامین امنیت غذایی تحت شرایط محیطی نامطلوب، درک سازوکارهای مولکولی تنش گرما، تنظیم سازگاری به تنش گرما، شناسایی ژن‌ها و عوامل جدیدی که با افزایش مقاومت در برابر تنش گرما مرتبط هستند، کشف منابع ژنتیکی جدید و ترکیب طیف وسیعی از تازه‌های نوظهور را ضروری به نظر می‌رسد. این امر به‌نوبه خود رشد گیاهان زراعی تحت تنش گرما را امکان پذیر می‌نماید و چالش‌های پیش‌بینی شده ناشی از افزایش مداوم دما به‌دلیل تغییرات آب و هوایی را کاهش می‌دهد و امکان برآورده کردن نیازهای غذایی جمعیت جهان را فراهم می‌کند.

۵- منابع

1. Gholinezhad E, Darvishzadeh R, Abhari A. Strategies to deal with salinity and oxidative stress in crops. *J. Sus. Dev. & Env.* 2024; 5(1): 21-42.
2. Gholinezhad E, Darvishzadeh R, Abhari A. Drought stress and strategies to cope with it in crops. *Journal of Plant Environmental Physiology.* 2022; 17(67), 152-184.
3. Gholinezhad E, Darvishzadeh R. Cold stress and strategies to cope with it in crops. *Sustainability, Development & Environment.* 2025;2(6):53-86.
4. Gholinezhad E, Darvishzadeh R. Influence of arbuscular mycorrhiza fungi and drought stress on fatty acids profile of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Field Crops Research.* 2021; 262:108035.
5. Gholinezhad E, Darvishzadeh R, Moghaddam SS, Popović-Djordjević J. Effect of mycorrhizal inoculation in reducing water stress in sesame (*Sesamum indicum* L.): The assessment of agrobiochemical traits and enzymatic antioxidant activity. *Agricultural Water Management.* 2020;238:106234.
6. Zhao C, Liu B, Piao S, Wang X, Lobell DB, Huang Y, et al. Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 2017;114(35):9326-31.
7. Zhao Y, Chan Z, Gao J, Xing L, Cao M, Yu C, et al. ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 2016;113(7):1949-54.
8. Ding Y, Shi Y, Yang S. Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures. *Molecular Plant.* 2020;13(4):544-64.
9. Ling Y, Mahfouz MM, Zhou S. Pre-mRNA alternative splicing as a modulator for heat stress response in plants. *Trends in Plant Science.* 2021;26(11):1153-70.
10. Liu XH, Lyu YS, Yang W, Yang ZT, Lu SJ, Liu JX. A membrane-associated NAC transcription factor OsNNTL3 is involved in thermotolerance in rice. *Plant Biotechnology Journal.* 2020;18(5):1317-29.

11. Zhang H, Zhao Y, Zhu J-K. Thriving under stress: how plants balance growth and the stress response. *Developmental Cell*. 2020;55(5):529-43.
12. Sarwar M, Saleem MF, Ullah N, Rizwan M, Ali S, Shahid MR, et al. Exogenously applied growth regulators protect the cotton crop from heat-induced injury by modulating plant defense mechanism. *Scientific Reports*. 2018;8(1):17086.
13. Zhu B, Ye C, Lü H, Chen X, Chai G, Chen J, et al. Identification and characterization of a novel heat shock transcription factor gene, GmHsfA1, in soybeans (*Glycine max*). *Journal of Plant Research*. 2006;119:247-56.
14. Tilman D, Balzer C, Hill J, Befort BL. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011;108(50):20260-4.
15. Roy SJ, Tucker EJ, Tester M. Genetic analysis of abiotic stress tolerance in crops. *Current Opinion in Plant Biology*. 2011;14(3):232-9.
16. Raja V, Qadir SU, Alyemini MN, Ahmad P. Impact of drought and heat stress individually and in combination on physio-biochemical parameters, antioxidant responses, and gene expression in *Solanum lycopersicum*. *Journal of Biotechnology*. 2020;10:1-18.
17. Hatfield JL. Increased temperatures have dramatic effects on growth and grain yield of three maize hybrids. *Agricultural Environmental Letters*. 2016;1(1):150006.
18. Liu B, Asseng S, Müller C, Ewert F, Elliott J, Lobell DB, et al. Similar estimates of temperature impacts on global wheat yield by three independent methods. *Nature Climate Change*. 2016;6(12):1130-6.
19. Fahad S, Hussain S, Bano A, Saud S, Hassan S, Shan D, et al. Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment. *Environmental Science Pollution Research*. 2015;22:4907-21.
20. Sehgal A, Sita K, Siddique KH, Kumar R, Bhogireddy S, Varshney RK, et al. Drought or/and heat-stress effects on seed filling in food crops: impacts on functional biochemistry, seed yields, and nutritional quality. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:1705.
21. Locato V, De Gara L. Programmed cell death in plants: an overview. 2018;1-8 p.
22. Suzuki N, Bajad S, Shuman J, Shulaev V, Mittler R. The transcriptional co-activator MBF1c is a key regulator of thermotolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Biological Chemistry*. 2008;283(14):9269-75.
23. Larkindale J, Vierling E. Core genome responses involved in acclimation to high temperature. *Plant Physiology*. 2008;146(2):748.
24. Poór P, Nawaz K, Gupta R, Ashfaq F, Khan MIR. Ethylene involvement in the regulation of heat stress tolerance in plants. *Plant Cell Reports*. 2022;41(3):675-98.

25. Saidi Y, Finka A, Muriset M, Bromberg Z, Weiss YG, Maathuis FJ, et al. The heat shock response in moss plants is regulated by specific calcium-permeable channels in the plasma membrane. *The Plant and Cell*. 2009;21(9):2829-43.
26. Ohama N, Sato H, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Transcriptional regulatory network of plant heat stress response. *Trends in Plant Science*. 2017;22(1):53-65.
27. Mittler R, Finka A, Goloubinoff P. How do plants feel the heat? *Trends in Biochemical Sciences*. 2012;37(3):118-25.
28. Lämke J, Bäurle I. Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. *Genome Biology*. 2017;18:1-11.
29. Awasthi R, Gaur P, Turner NC, Vadez V, Siddique KH, Nayyar H. Effects of individual and combined heat and drought stress during seed filling on the oxidative metabolism and yield of chickpea (*Cicer arietinum*) genotypes differing in heat and drought tolerance. *Crop Pasture Science*. 2017;68(9):823-41.
30. Machado S, Paulsen GM. Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. *Plant and Soil*. 2001;233:179-87.
31. Casalegno S. *Global Warming Impacts: Case Studies on the Economy, Human Health, and on Urban and Natural Environments: BoD–Books on Demand*; 2011.
32. Piramila B, Prabha A, Nandagopalan V, Stanley A. Effect of heat treatment on germination, seedling growth and some biochemical parameters of dry seeds of black gram. *International Journal of Pharmaceutical and Phytopharmacological Research*. 2012;1:194-202.
33. Essemine J, Ammar S, Bouzid S. Impact of heat stress on germination and growth in higher plants: Physiological, biochemical and molecular repercussions and mechanisms of defence. *Journal of Biological Sciences*. 2010;10(6):565-72.
34. Ashraf M, Hafeez M. Thermotolerance of pearl millet and maize at early growth stages: growth and nutrient relations. *Biologia Plantarum*. 2004;48:81-6.
35. Wahid A. Physiological implications of metabolite biosynthesis for net assimilation and heat-stress tolerance of sugarcane (*Saccharum officinarum*) sprouts. *Journal of Plant Research*. 2007;120:219-28.
36. Srivastava S, Pathak AD, Gupta PS, Shrivastava AK, Srivastava AK. Hydrogen peroxide-scavenging enzymes impart tolerance to high temperature induced oxidative stress in sugarcane. *Journal of Environmental Biology*. 2012;33(3):657.
37. Rodríguez M, Canales E, Borrás-Hidalgo O. Molecular aspects of abiotic stress in plants. *Biotechnología Aplicada*. 2005;22(1):1-10.

38. EL Sabagh A, Hossain A, Islam MS, Barutcular C, Ratnasekera D, Gormus O, et al. Drought and heat stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.): Consequences and their possible mitigation strategies. *Agronomic Crops: Volume 3: Stress Responses Tolerance*. 2020:613-34.
39. Qaseem MF, Qureshi R, Shaheen H. Effects of pre-anthesis drought, heat and their combination on the growth, yield and physiology of diverse wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes varying in sensitivity to heat and drought stress. *Scientific Reports*. 2019;9(1):6955.
40. Sehgal A, Sita K, Kumar J, Kumar S, Singh S, Siddique KH, et al. Effects of drought, heat and their interaction on the growth, yield and photosynthetic function of lentil (*Lens culinaris* Medikus) genotypes varying in heat and drought sensitivity. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1776.
41. Liu HT, Gao F, Li GL, Han JL, Liu DL, Sun DY, et al. The calmodulin-binding protein kinase 3 is part of heat-shock signal transduction in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*. 2008;55(5):760-73.
42. Lawlor DW, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*. 2002;25(2):275-94.
43. Zafar SA, Hameed A, Khan AS, Ashraf M. Heat shock induced morpho-physiological response in indica rice (*Oryza sativa* L.) at early seedling stage. *Pakistan Journal of Botany*. 2017;49(2):453-63.
44. Foyer CH, Noctor G. Tansley Review No. 112 Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. *The New Phytologist*. 2000;146(3):359-88.
45. Jordan DB, Ogren WL. The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase: dependence on ribulose bisphosphate concentration, pH and temperature. *Planta*. 1984;161:308-13.
46. Hussain HA, Men S, Hussain S, Chen Y, Ali S, Zhang S, et al. Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. *Scientific Reports*. 2019;9(1):3890.
47. Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME. Sensitivity of photosynthesis in a C₄ plant, maize, to heat stress. *Plant Physiology*. 2002;129(4):1773-80.
48. Yang J-D, Yun J-Y, Zhang T-H, Zhao H-L. Presoaking with nitric oxide donor SNP alleviates heat shock damages in mung bean leaf discs. *International Journal of Botany Studies*. 2006;47:129-36.
49. Wang J, Cui L, Wang Y, Li J. Growth, lipid peroxidation and photosynthesis in two tall fescue cultivars differing in heat tolerance. *Biologia Plantarum*. 2009;53:237-42.
50. Morales D, Rodríguez P, Dell'Amico J, Nicolas E, Torrecillas A, Sánchez-Blanco MJ. High-temperature preconditioning and thermal shock imposition affects water relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato. *Biologia Plantarum*. 2003;47:203-8.

51. Marchand FL, Mertens S, Kockelbergh F, Beyens L, Nijs I. Performance of High Arctic tundra plants improved during but deteriorated after exposure to a simulated extreme temperature event. *Global Change Biology*. 2005;11(12):2078-89.
52. Greer DH, Weedon MM. Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate. *Plant, Cell and Environment*. 2012;35(6):1050-64.
53. Tani E, Chronopoulou EG, Labrou NE, Sarri E, Goufa M, Vaharidi X, et al. Growth, physiological, biochemical, and transcriptional responses to drought stress in seedlings of *Medicago sativa* L., *Medicago arborea* L. and their hybrid (Alborea). *Agronomy*. 2019;9(1):38.
54. Zhang B, Liu W, Chang SX, Anyia AO. Water-deficit and high temperature affected water use efficiency and arabinoxylan concentration in spring wheat. *Journal of Cereal Science*. 2010;52(2):263-9.
55. Condon AG, Reynolds M, Rebetzke G, Ginkel Mv, Richards R, Farquhar G, editors. Using stomatal aperture-related traits to select for high yield potential in bread wheat. *Wheat Production in Stressed Environments: Proceedings of the 7th International Wheat Conference, 27 November–2 December 2005, Mar del Plata, Argentina*. 2007: Springer.
56. Urban J, Ingwers MW, McGuire MA, Teskey RO. Increase in leaf temperature opens stomata and decouples net photosynthesis from stomatal conductance in *Pinus taeda* and *Populus deltoides* x *nigra*. *Journal of Experimental Botany*. 2017;68(7):1757-67.
57. Mignolet-Spruyt L, Xu E, Idänheimo N, Hoerberichts FA, Mühlenbock P, Brosché M, et al. Spreading the news: subcellular and organellar reactive oxygen species production and signalling. *Journal of Experimental Botany*. 2016;67(13):3831-44.
58. Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*. 2004;9(10):490-8.
59. Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology*. 2006;141(2):391-6.
60. Soliman WS, Fujimori M, Tase K, Sugiyama Si. Oxidative stress and physiological damage under prolonged heat stress in C3 grass *Lolium perenne*. *Grassland Science*. 2011;57(2):101-6.
61. Møller IM, Jensen PE, Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2007;58(1):459-81.
62. Karuppanapandian T, Wang HW, Prabakaran N, Jeyalakshmi K, Kwon M, Manoharan K, et al. 2,4-dichlorophenoxyacetic acid-induced leaf senescence in mung bean (*Vigna radiata* L. Wilczek) and senescence inhibition by co-treatment with silver nanoparticles. *Plant Physiology Biochemistry*. 2011;49(2):168-77.

63. Camejo D, Jiménez A, Alarcón JJ, Torres W, Gómez JM, Sevilla F. Changes in photosynthetic parameters and antioxidant activities following heat-shock treatment in tomato plants. *Functional Plant Biology*. 2006;33(2):177-87.
64. Bavita A, Shashi B, Navtej S. Nitric oxide alleviates oxidative damage induced by high temperature stress in wheat. *Indian Journal of Experimental Biology*. 2012;50(5):372-8.
65. Ur Rahman H, Malik SA, Saleem M. Heat tolerance of upland cotton during the fruiting stage evaluated using cellular membrane thermostability. *Field Crops Research*. 2004;85(2-3):149-58.
66. Hu X, Liu R, Li Y, Wang W, Tai F, Xue R, et al. Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress. *Plant Growth Regulation*. 2010;60:225-35.
67. Conde A, Chaves MM, Gerós HJP. Membrane transport, sensing and signaling in plant adaptation to environmental stress. *Plant Cell Physiology*. 2011;52(9):1583-602.
68. Candaliós JG. Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiology*. 1993;101(1):7.
69. Okuda T, Matsuda Y, Yamanaka A, Sagisaka S. Abrupt increase in the level of hydrogen peroxide in leaves of winter wheat is caused by cold treatment. *Plant Physiology*. 1991;97(3):1265-7.
70. Stevanović B, Šinzčar J, Glišić O. Electrolyte leakage differences between poikilohydrous and homoiohydrous species of Gesneriaceae. *Biologia Plantarum*. 1997;40:299-303.
71. Matile P, Hörtensteiner S, Thomas H. Chlorophyll degradation. *Annual Review of Plant Biology*. 1999;50(1):67-95.
72. Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 1980;31(1):491-543.
73. Oneto CD, Otegui ME, Baroli I, Beznec A, Faccio P, Bossio E, et al. Water deficit stress tolerance in maize conferred by expression of an isopentenyltransferase (IPT) gene driven by a stress-and maturation-induced promoter. *Journal of Biotechnology*. 2016;220:66-77.
74. Farooq M, Gogoi N, Barthakur S, Baroowa B, Bharadwaj N, Alghamdi SS, et al. Drought stress in grain legumes during reproduction and grain filling. *Journal of Agronomy Crop Science*. 2017;203(2):81-102.
75. Killi D, Raschi A, Bussotti F. Lipid peroxidation and chlorophyll fluorescence of photosystem II performance during drought and heat stress is associated with the antioxidant capacities of C3 sunflower and C4 maize varieties. *International Journal of Molecular Sciences*. 2020;21(14):4846.
76. Kitajima M, Butler W. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*. 1975;376(1):105-15.

77. Guidi L, Lo Piccolo E, Landi M. Chlorophyll fluorescence, photoinhibition and abiotic stress: does it make any difference the fact to be a C3 or C4 species? *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:174.
78. Balla K, Bedő Z, Veisz O. Effect of heat and drought stress on the photosynthetic processes of wheat. *Cereal Research Communications*. 2006;34(1):381-4.
79. Barnabás B, Jäger K, Fehér A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment*. 2008;31(1):11-38.
80. Fábrián A, Sáfrán E, Szabó-Eitel G, Barnabás B, Jäger K. Stigma functionality and fertility are reduced by heat and drought co-stress in wheat. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:244.
81. Lobell DB, Schlenker W, Costa-Roberts J. Climate trends and global crop production since 1980. *Science*. 2011;333(6042):616-20.
82. Yun-Ying C, Hua D, Li-Nian Y, Zhi-Qing W, Shao-Chuan Z, Jian-Chang Y. Effect of heat stress during meiosis on grain yield of rice cultivars differing in heat tolerance and its physiological mechanism. *Acta Agronomica Sinica*. 2008;34(12):2134-42.
83. Yang J, Zhang J. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*. 2006;169(2):223-36.
84. Weschke W, Panitz R, Sauer N, Wang Q, Neubohn B, Weber H, et al. Sucrose transport into barley seeds: molecular characterization of two transporters and implications for seed development and starch accumulation. *The Plant Journal*. 2000;21(5):455-67.
85. Ahmadi A, Baker D. The effect of water stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. *Plant Growth Regulation*. 2001;35:81-91.
86. Plaut Z, Butow B, Blumenthal C, Wrigley C. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Research*. 2004;86(2-3):185-98.
87. Awasthi R, Kaushal N, Vadez V, Turner NC, Berger J, Siddique KH, et al. Individual and combined effects of transient drought and heat stress on carbon assimilation and seed filling in chickpea. *Functional Plant Biology*. 2014;41(11):1148-67.
88. Kaplan F, Sung DY, Guy CL. Roles of β -amylase and starch breakdown during temperature stress. *Physiologia Plantarum*. 2006;126(1):120-8.
89. Anderson CM, Kohorn BD. Inactivation of Arabidopsis SIP1 leads to reduced levels of sugars and drought tolerance. *Journal of Plant Physiology*. 2001;158(9):1215-9.
90. Brenner ML, Cheikh N. The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling. In: *Plant hormones: physiology, biochemistry and molecular biology*: Springer; 1995. p. 649-70.
91. Thakur P, Kumar S, Malik JA, Berger JD, Nayyar H. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. *Environmental Experimental Botany*. 2010;67(3):429-43.

92. Hansen H, Grossmann K. Auxin-induced ethylene triggers abscisic acid biosynthesis and growth inhibition. *Plant Physiology*. 2000;124(3):1437-48.
93. Lamaoui M, Jemo M, Datla R, Bekkaoui F. Heat and drought stresses in crops and approaches for their mitigation. *Frontiers in Chemistry*. 2018;6:26.
94. Qaseem MF, Qureshi R, Shaheen H, Shafqat N. Genome-wide association analyses for yield and yield-related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under pre-anthesis combined heat and drought stress in field conditions. *PloS One*. 2019;14(3):e0213407.
95. Hasanuzzaman M, Nahar K, Fujita M. Plant response to salt stress and role of exogenous protectants to mitigate salt-induced damages. *Ecophysiology*. 2013:25-87.
96. Janská A, Maršík P, Zelenková S, Ovesná J. Cold stress and acclimation—what is important for metabolic adjustment? *Plant Biology*. 2010;12(3):395-405.
97. Moreno AA, Orellana A. The physiological role of the unfolded protein response in plants. *Biological Research*. 2011;44(1):75-80.
98. Warland J, McDonald M, McKeown A. Annual yields of five crops in the family Brassicaceae in southern Ontario in relation to weather and climate. *Canadian Journal of Plant Science*. 2006;86:1209-15.
99. Morris EC, Griffiths M, Golebiowska A, Mairhofer S, Burr-Hersey J, Goh T, et al. Shaping 3D root system architecture. *Current Biology*. 2017;27(17):R919-R30.
100. Ye H, Roorkiwal M, Valliyodan B, Zhou L, Chen P, Varshney RK, et al. Genetic diversity of root system architecture in response to drought stress in grain legumes. *Journal of Experimental Botany*. 2018;69(13):3267-77.
101. Garg B. Nutrient uptake and management under drought: nutrient-moisture interaction. 2003.
102. Huang B, Rachmilevitch S, Xu J. Root carbon and protein metabolism associated with heat tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 2012;63(9):3455-65.
103. Tuteja N, Gill SS. *Climate change and plant abiotic stress tolerance*: John Wiley & Sons; 2013.
104. Ahuja I, De Vos RC, Bones AM, Hall RD. Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plant Science*. 2010;15(12):664-74.
105. Mittler R, Blumwald E. Genetic engineering for modern agriculture: challenges and perspectives. *Annual Review of Plant Biology*. 2010;61(1):443-62.
106. Suzuki N, Koussevitzky S, Mittler R, Miller G. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant, Cell & Environment*. 2012;35(2):259-70.

107. Yun-Ying C, Hua D, Li-Nian Y, Zhi-Qing W, Li-Jun L, Jian-Chang Y. Effect of high temperature during heading and early filling on grain yield and physiological characteristics in indica rice. *Acta Agronomica Sinica*. 2009;35(3):512-21.
108. Hurkman WJ, Vensel WH, Tanaka CK, Whitehand L, Altenbach SB. Effect of high temperature on albumin and globulin accumulation in the endosperm proteome of the developing wheat grain. *Journal of Cereal Science*. 2009;49(1):12-23.
109. Rahman MA, Chikushi J, Yoshida S, Karim A. Growth and yield components of wheat genotypes exposed to high temperature stress under control environment. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*. 2009;34(3):360-72.
110. Djanaguiraman M, Prasad PV, Seppanen M. Selenium protects sorghum leaves from oxidative damage under high temperature stress by enhancing antioxidant defense system. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010;48(12):999-1007.
111. Mohammed AR, Tarpley L. Effects of high night temperature and spikelet position on yield-related parameters of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *European Journal of Agronomy*. 2010;33(2):117-23.
112. Suwa R, Hakata H, Hara H, El-Shemy HA, Adu-Gyamfi JJ, Nguyen NT, et al. High temperature effects on photosynthate partitioning and sugar metabolism during ear expansion in maize (*Zea mays* L.) genotypes. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010;48(2-3):124-30.
113. Yin Y, Li S, Liao W, Lu Q, Wen X, Lu C. Photosystem II photochemistry, photoinhibition, and the xanthophyll cycle in heat-stressed rice leaves. *Journal of Plant Physiology*. 2010;167(12):959-66.
114. Djanaguiraman M, Prasad P, Al-Khatib K. Ethylene perception inhibitor 1-MCP decreases oxidative damage of leaves through enhanced antioxidant defense mechanisms in soybean plants grown under high temperature stress. *Environmental and Experimental Botany*. 2011;71(2):215-23.
115. Tan W, Wei Meng Q, Brestic M, Olsovska K, Yang X. Photosynthesis is improved by exogenous calcium in heat-stressed tobacco plants. *Journal of Plant Physiology*. 2011;168(17):2063-71.
116. Gunawardhana M, De Silva C. Impact of temperature and water stress on growth yield and related biochemical parameters of okra. *Tropical Agricultural Research*. 2012;23(1).
117. Edreira JIR, Otegui ME. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use. *Field Crops Research*. 2012;130:87-98.
118. Zhang X, Cai J, Wollenweber B, Liu F, Dai T, Cao W, et al. Multiple heat and drought events affect grain yield and accumulations of high molecular weight glutenin subunits and glutenin macropolymers in wheat. *Journal of Cereal Science*. 2013;57(1):134-40.
119. Saitoh H. *Ecological and physiology of vegetable*. Tokyo: Nouryoson Bunka Kyokai. 2008.
120. Adams S, Cockshull K, Cave C. Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. *Annals of Botany*. 2001;88(5):869-77.

121. Fitter AH, Hay RK. Environmental physiology of plants: Academic Press; 2012.
122. Sarieva G, Kenzhebaeva S, Lichtenthaler H. Adaptation potential of photosynthesis in wheat cultivars with a capability of leaf rolling under high temperature conditions. Russian Journal of Plant Physiology. 2010;57:28-36.
123. Hassan MU, Chattha MU, Khan I, Chattha MB, Barbanti L, Aamer M, et al. Heat stress in cultivated plants: Nature, impact, mechanisms, and mitigation strategies—A review. Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology. 2021;155(2):211-34.
124. Wang W, Vinocur B, Shoseyov O, Altman A. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. Trends in Plant Science. 2004;9(5):244-52.
125. Nagesh Babu R, Devaraj V. High temperature and salt stress response in French bean (*Phaseolus vulgaris*). Aust J Crop Sci. 2008;2(2):40-8.
126. Xu S, Li J, Zhang X, Wei H, Cui L. Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress. Environmental and Experimental Botany. 2006;56(3):274-85.
127. Gong M, Chen S-N, Song Y-Q, Li Z-G. Effect of calcium and calmodulin on intrinsic heat tolerance in relation to antioxidant systems in maize seedlings. Functional Plant Biology. 1997;24(3):371-9.
128. Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Annual Review of Plant Biology. 2004;55(1):373-99.
129. Sairam R, Srivastava G, Saxena D. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. Biologia Plantarum. 2000; 43:245-51.
130. Kocsy G, Szalai G, Galiba G. Effect of heat stress on glutathione biosynthesis in wheat. Acta Biologica Szegediensis. 2002;46(3-4):71-2.
131. Ahmad P, Bhardwaj R, Tuteja N. Plant signaling under abiotic stress environment. Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change. 2012:297-323.
132. Hasanuzzaman M, Hossain MA, Fujita M. Nitric oxide modulates antioxidant defense and the methylglyoxal detoxification system and reduces salinity-induced damage of wheat seedlings. Plant Biotechnology Reports. 2011; 5:353-65.
133. Alhaithloul HA, Soliman MH, Ameta KL, El-Esawi MA, Elkelish A. Changes in ecophysiology, osmolytes, and secondary metabolites of the medicinal plants of *Mentha piperita* and *Catharanthus roseus* subjected to drought and heat stress. Biomolecules. 2019;10(1):43.
134. Hanif S, Saleem MF, Sarwar M, Irshad M, Shakoor A, Wahid MA, et al. Biochemically triggered heat and drought stress tolerance in rice by proline application. Journal of Plant Growth Regulation. 2021; 40:305-12.

135. Kishor PK, Sangam S, Amrutha R, Laxmi PS, Naidu K, Rao KS, et al. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*. 2005;424-38.
136. Parvaiz A, Satyawati S. Salt stress and phyto-biochemical responses of plants—a review. *Plant Soil and Environment*. 2008;54(3):89.
137. Parry MA, Andralojc PJ, Scales JC, Salvucci ME, Carmo-Silva AE, Alonso H, et al. Rubisco activity and regulation as targets for crop improvement. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64(3):717-30.
138. Alcázar R, Cuevas JC, Patron M, Altabella T, Tiburcio AF. Abscisic acid modulates polyamine metabolism under water stress in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*. 2006;128(3):448-55.
139. Hussain SS, Ali M, Ahmad M, Siddique KH. Polyamines: natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Biotechnology Advances*. 2011;29(3):300-11.
140. Kusano T, Yamaguchi K, Berberich T, Takahashi Y. Advances in polyamine research in 2007. *Journal of Plant Research*. 2007; 120:345-50.
141. Königshofer H, Lechner S. Are polyamines involved in the synthesis of heat-shock proteins in cell suspension cultures of tobacco and alfalfa in response to high-temperature stress? *Plant Physiology and Biochemistry*. 2002;40(1):51-9.
142. Rasheed R, Wahid A, Farooq M, Hussain I, Basra SM. Role of proline and glycinebetaine pretreatments in improving heat tolerance of sprouting sugarcane (*Saccharum* sp.) buds. *Plant Growth Regulation*. 2011; 65:35-45.
143. Kaushal N, Gupta K, Bhandhari K, Kumar S, Thakur P, Nayyar H. Proline induces heat tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.) plants by protecting vital enzymes of carbon and antioxidative metabolism. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2011; 17:203-13.
144. Kumar S, Sirhindi G, Bhardwaj R, Kumar M, Arora P. Role of 24-epibrassinolide in amelioration of high temperature stress through antioxidant defense system in *Brassica juncea* L. *Plant Stress*. 2012;6(1):55-8.
145. Lu J, Zhang R, Zong X-F, Wang S-G, He G-H. Effect of salicylic acid on heat resistance of rice seedling under heat stress. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*. 2009;17(6):1168-71.
146. Wang L-J, Fan L, Loescher W, Duan W, Liu G-J, Cheng J-S, et al. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under heat stress and accelerates recovery in grapevine leaves. *BMC Plant Biology*. 2010;10:1-10.
147. Chhabra M, Dhawan A, Sangwan N, Dhawan K, Singh D. Phytohormones induced amelioration of high temperature stress in *Brassica juncea* (L.) Czern and Coss. *Proceedings of 16th Australian Research Assembly on Brassicas, Ballarat, Australia*. 2009:9-11.

148. El-Bassiony AM, Ghoname AA, El-Awadi M, Fawzy Z, Gruda N. Ameliorative effects of brassinosteroids on growth and productivity of snap beans grown under high temperature. *Gesunde Pflanzen*. 2012;64(4):175-82.
149. Chen P, Yu S, Zhan Y, Kang X. Effects of jasmonate acid on thermotolerance of grape seedlings. *Journal of Shihezi University Natural Sciences*. 2006;24:87-91.
150. Song L, Ding W, Zhao M, Sun B, Zhang L. Nitric oxide protects against oxidative stress under heat stress in the calluses from two ecotypes of reed. *Plant Science*. 2006;171(4):449-58.
151. Yang X, Chen X, Ge Q, Li B, Tong Y, Zhang A, et al. Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: A comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions. *Plant Science*. 2006;171(3):389-97.
152. Khalil S, El-Bassiouny H, Hassanein R, Mostafa H, El-Khawas S, El-Monem A. Antioxidant defense system in heat shocked wheat plants previously treated with arginine or putrescine. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*. 2009;3(3):1517-26.
153. Cheng L, Sun R-r, Wang F-y, Peng Z, Kong F-l, Wu J, et al. Spermidine affects the transcriptome responses to high temperature stress in ripening tomato fruit. *Journal of Zhejiang University Science B*. 2012;13(4):283-97.
154. Bibi A, Oosterhuis D, Gonias E. Exogenous application of putrescine ameliorates the effect of high temperature in *Gossypium hirsutum* L. flowers and fruit development. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2010;196(3):205-11.
155. Asthir B, Koundal A, Bains N. Putrescine modulates antioxidant defense response in wheat under high temperature stress. *Biologia Plantarum*. 2012; 56:757-61.
156. Vinocur B, Altman A. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current Opinion in Biotechnology*. 2005;16(2):123-32.
157. Baniwal SK, Bharti K, Chan KY, Fauth M, Ganguli A, Kotak S, et al. Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors. *Journal of Biosciences*. 2004; 29:471-87.
158. Prasinos C, Krampis K, Samakovli D, Hatzopoulos P. Tight regulation of expression of two *Arabidopsis* cytosolic Hsp90 genes during embryo development. *Journal of Experimental Botany*. 2005;56(412):633-44.
159. GA M. Global Climate Projections. In: *Climate Change 2007. The Physical Science Basis Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC*. 2007:747-846.
160. Terminal physiologic heat stress adjustment and changes during developmental stages of wheat with the use of humic acid in two soil types. *Journal of Plant Research (Iranian Journal of Biology)*. 2022;35(4):644-56.