

A Review of Climate Change and the Effects of Heat Stress on Crop Plants

Abbas Abhari¹

1- Research Center for Geographical Sciences and Social Studies, Hakim Sabzevari University, Iran;
and Associate Professor of Research Core for Environmental Stress and Climate Change Studies,
Hakim Sabzevari University, Sabzevar, Iran. ORCID: 0000-0002-1451-725x

Extended Abstract

Introduction

Climate change has become one of the most important challenges facing agriculture and global food security in recent decades. Rising air temperatures, changes in precipitation patterns, frequent droughts, and heat waves have seriously affected the growth and yield of many crop plants. Among environmental stresses, heat stress is one of the major limiting factors of crop production; by disrupting physiological and biochemical processes in plants, it leads to yield reduction, especially during sensitive developmental stages such as flowering and grain filling. Heat and drought stresses impose several adverse consequences on plant physiological parameters, especially photosynthetic efficiency and accelerated leaf senescence. However, in determining the final crop yield, the most critical effects reported include reduced grain number when heat stress occurs at or around pollination stages, as well as reduced grain weight due to stress exposure during the grain filling period. Heat stress is particularly important during critical growth stages such as flowering, pollination, and grain formation, as high temperatures during these stages can reduce pollen viability, disrupt fertilization, and reduce grain number and weight. In many crops, especially cereals, increased temperatures during grain filling shorten this stage, resulting in reduced accumulation of photosynthetic materials in the grain, which ultimately leads to reduced yield.

Materials and Methods

This study was conducted as a review article with the aim of investigating the effects of heat stress on growth, physiological characteristics, and yield of crop plants, in the period from 1990 to 2026. To collect information, a systematic search of scientific resources was conducted in reputable international and domestic databases. Among the databases used are Web of Science, Scopus, ScienceDirect, SpringerLink, and Google Scholar. Also, in order to access Persian resources, SID and Magiran databases were also examined.

Results and Discussion

The results indicate that temperatures above the optimal growth range reduce grain formation and filling through enzyme denaturation, decreased photosynthesis, increased respiration, damage to cell membranes, reduced chlorophyll stability, and disruption of pollination. The simultaneous occurrence of heat and drought stress causes more severe effects, leading to reductions in growth, leaf area, and yield. Plants respond to these stresses through mechanisms such as activation of antioxidant systems, accumulation of osmolytes, and regulation of hormones such as abscisic acid and salicylic acid. The application of compounds such as salicylic acid, humic acid, brassinolide, brassinosteroids, and others, along with management strategies including breeding and use of heat-tolerant cultivars, adjustment of sowing dates, and optimal irrigation and nutrient management, can be effective in enhancing heat tolerance and maintaining production stability under climate change conditions.

Conclusion

Heat stress, as one of the key consequences of climate change, disrupts the carbon balance in crop plants and reduces total biomass by disrupting the photosynthetic electron transport chain, weakening stomatal conductance, and increasing the rate of dark respiration. The findings of this review study confirm that stress at sensitive reproductive stages (such as pollination and grain filling) directly reduces yield and yield components by inducing pollen sterility and reducing the grain filling period. On the other hand, plant physiological responses to temperatures beyond the

optimal threshold are associated with the production of reactive oxygen species (ROS) and oxidative damage in membranes, the modulation of which requires the stimulation of the antioxidant defense system and the accumulation of compatible osmolytes such as proline. In addition, the inhibition of morphological indices of root and shoot growth under high temperatures further limits the potential for water and nutrient uptake. In this regard, the findings showed that new management approaches, including optimizing planting dates to deviate from heat peaks, along with exogenous and foliar application of physiological modifiers such as salicylic acid and humic acid, have high potential in improving growth indices and ultimately moderating the destructive effects of heat stress in climate change scenarios by improving the stability of photosynthetic pigments and enhancing the secretion of scavenger enzymes.

Keywords: Antioxidant, Climate change, Growth regulator, Photosynthesis, Catalase.

مجله علمی پژوهشی
فصلنامه علمی پژوهشی
پژوهش‌های زیست‌محیطی
پژوهش‌های زیست‌محیطی

مروری بر تغییر اقلیم و اثرات گرما بر گیاهان زراعی

عباس ابهری^۱

۱- مرکز پژوهشی علوم جغرافیا و مطالعات اجتماعی، دانشگاه حکیم سبزواری، ایران؛ و دانشیار هسته پژوهشی مطالعات تنش‌های

محیطی و تغییر اقلیم، دانشگاه حکیم سبزواری، سبزوار، ایران. abbasabhari@hsu.ac.ir

چکیده

تغییرات اقلیمی در دهه‌های اخیر به یکی از مهم‌ترین چالش‌های کشاورزی و امنیت غذایی جهان تبدیل شده است. افزایش دمای هوا، تغییر الگوی بارش، خشکسالی‌های مکرر و موج‌های گرما، رشد و عملکرد بسیاری از محصولات زراعی را به‌طور جدی تحت تأثیر قرار داده‌اند. در میان تنش‌های محیطی، تنش گرما از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید است که با اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان، موجب کاهش عملکرد، به‌ویژه در مراحل حساس رشدی مانند گلدهی و پر شدن دانه می‌شود. این مقاله مروری با استفاده از منابع علمی معتبر داخلی و بین‌المللی به بررسی اثرات تنش گرما بر رشد و عملکرد گیاهان زراعی پرداخته است. نتایج نشان می‌دهد دمای بالاتر از دامنه مطلوب رشد، با تخریب ساختار آنزیم‌ها، کاهش فتوسنتز، افزایش تنفس، آسیب به غشاهای سلولی، کاهش پایداری کلروفیل و اختلال در گرده‌افشانی، تشکیل و پر شدن دانه را کاهش می‌دهد. هم‌زمانی تنش گرما و خشکی اثرات شدیدتری ایجاد کرده و به کاهش رشد، سطح برگ و عملکرد منجر می‌شود. گیاهان در پاسخ به این تنش‌ها سازوکارهایی مانند فعال‌سازی سیستم آنتی‌اکسیدانی، تجمع اسمولیت‌ها و تنظیم هورمون‌هایی نظیر اسید آبسازیک و اسید سالیسیلیک را به کار می‌گیرند. استفاده از ترکیباتی مانند اسید سالیسیلیک، اسید هیومیک، براسینولید، براسینواسترونید و... و نیز راهکارهای مدیریتی شامل اصلاح ارقام متحمل، تنظیم تاریخ کاشت و مدیریت بهینه آبیاری و تغذیه، می‌تواند در افزایش تحمل به گرما و پایداری تولید در شرایط تغییر اقلیم مؤثر باشد.

کلمات کلیدی: آنتی‌اکسیدان، تنظیم‌کننده رشد، فتوسنتز، کاتالاز.

مقدمه

تغییرات اقلیمی در دهه‌های اخیر به‌عنوان یکی از مهم‌ترین چالش‌های زیست‌محیطی و توسعه‌ای جهان شناخته می‌شود و آثار آن بر بسیاری از سامانه‌های طبیعی و انسانی به‌طور گسترده مورد توجه قرار گرفته است. بر اساس گزارش‌های هیئت بین‌دولتی تغییر اقلیم، روند افزایش دمای جهانی، تغییر الگوهای بارش، افزایش غلظت دی‌اکسید کربن و تشدید رخدادهای حدی اقلیمی مانند موج‌های گرما و خشکسالی در دهه‌های آینده ادامه خواهد داشت (IPCC, 2007). این تغییرات نه تنها تعادل اکولوژیکی بسیاری از مناطق جهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد، بلکه می‌تواند پیامدهای عمیقی برای تولیدات کشاورزی، پایداری منابع طبیعی و امنیت غذایی در سطح جهانی به همراه داشته باشد. بخش کشاورزی به دلیل وابستگی مستقیم به شرایط اقلیمی از جمله دما، بارش و دسترسی به منابع آب، یکی از حساس‌ترین بخش‌ها در برابر تغییرات اقلیمی محسوب می‌شود و هرگونه نوسان در این عوامل می‌تواند بر رشد، توسعه و عملکرد محصولات زراعی تأثیر قابل توجهی داشته باشد (Rivero et al., 2022).

تنش‌های حرارتی و خشکی پیامدهای نامطلوب متعددی بر شاخص‌های فیزیولوژیک گیاه، به‌ویژه کارایی فتوسنتزی و تسریع روند پیری برگ‌ها تحمیل می‌کنند. با این حال، در تعیین عملکرد نهایی محصول، بحرانی‌ترین اثرات گزارش شده شامل کاهش تعداد دانه در صورت وقوع تنش حرارتی در مراحل پیش یا حوالی گرده‌افشانی، و همچنین افت وزن دانه در اثر مواجهه با تنش در طول دوره پر شدن دانه است (Porter and Gawith, 1999).

افزون بر این، برخلاف خشکی که ماهیتی تدریجی و فرآیندی توسعه‌یافته دارد، تنش گرما می‌تواند به‌صورت ناگهانی رخ دهد؛ به‌گونه‌ای که حتی دوره‌های کوتاه‌مدت دمای بالا نیز به افت شدید عملکرد دانه منجر می‌شود. هم‌زمانی متداول این دو تنش در شرایط مزرعه، ارزیابی سهم مستقل تنش گرما را دشوار ساخته و پتانسیل بروز اثرات مخدوش‌کننده (Confounding effects) را به‌شدت افزایش می‌دهد (Rajala et al., 2009).

تنش خشکی زمانی رخ می‌دهد که میزان آب در دسترس گیاه کمتر از نیاز فیزیولوژیک آن باشد و در نتیجه فرآیندهای حیاتی گیاه دچار اختلال شوند (Abhari et al., 2023). این تنش می‌تواند با کاهش پتانسیل آب در بافت‌های گیاهی، محدود شدن بازشدگی روزنه‌ها، کاهش تبادل گازها و افت فعالیت فتوسنتزی همراه باشد و در نهایت به کاهش رشد رویشی و تولید زیست‌توده منجر شود. علاوه بر این، تنش خشکی می‌تواند جذب و انتقال عناصر غذایی را مختل کرده و از طریق کاهش سطح برگ، محدود شدن گسترش ریشه و کاهش کارایی فتوسنتز، عملکرد نهایی گیاه را تحت تأثیر قرار دهد (Wahid et al., 2007).

افزایش دما فراتر از دامنه تحمل گیاه می‌تواند موجب برهم خوردن تعادل فیزیولوژیک و متابولیسمی در سلول‌های گیاهی شود. دمای بالا با ایجاد اختلال در ساختار و فعالیت آنزیم‌ها، کاهش پایداری غشاهای سلولی، افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن و تسریع فرآیند پیری برگ‌ها، فرآیندهای حیاتی گیاه را مختل می‌کند (Hasanuzzaman et al., 2013). این تنش به‌ویژه در مراحل حساس رشد مانند گلدهی، گرده‌افشانی و تشکیل دانه اهمیت بیشتری دارد، زیرا دمای بالا در این مراحل می‌تواند موجب کاهش زنده ماندن گرده، اختلال در فرآیند لقاح و کاهش تعداد و وزن دانه‌ها شود. در بسیاری از محصولات زراعی، به‌ویژه غلات، افزایش دما در دوره پر شدن دانه باعث کوتاه شدن این مرحله و در نتیجه کاهش تجمع مواد فتوسنتزی در دانه می‌شود که نهایتاً به کاهش عملکرد منجر خواهد شد.

تیمارهای شیمیایی و تغذیه‌ای با بهبود تنظیم اسمزی و تقویت سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه، موجب کاهش آثار تنش گرمایی می‌شوند؛ به‌گونه‌ای که کاربرد عناصری نظیر پتاسیم، کلسیم و سیلیسیم، همچنین محلول‌پاشی ترکیباتی مانند پرولین، گلیسین

بتائین، سالیسیلیک اسید و اسید آسکوربیک، با حفظ پتانسیل آب سلولی، پایداری غشاها و کاهش پراکسیداسیون لیپیدی، به تثبیت ساختارهای سلولی و تداوم فعالیت‌های متابولیک کمک می‌کند. این تیمارها از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نظیر سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT) و پراکسیداز (POD)، موجب مهار تجمع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) شده و در نهایت از افت کارایی فتوسنتزی و کاهش رشد جلوگیری می‌کنند (Feng et al., 2023; Iqbal et al., 2023).

در مقابل، محرک‌های زیستی میکروبی از جمله باکتری‌های محرک رشد گیاه (PGPR) و قارچ‌های هم‌زیست نظیر میکوریزا، از طریق ایجاد تعاملات سودمند ریزوسفری، تحمل گیاه به تنش گرما را افزایش می‌دهند. این میکروارگانیسم‌ها با بهبود جذب آب و عناصر غذایی، تنظیم تولید هورمون‌های گیاهی مانند اکسین و سیتوکینین، القای مقاومت سیستمیک و تحریک مسیرهای دفاعی، موجب بهبود تعادل هورمونی و فیزیولوژیک گیاه در شرایط دمایی بالا می‌شوند. افزون بر این، برخی از این ریزجانداران با تولید ترکیبات محافظ اسمزی و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، به کاهش آسیب اکسیداتیو و حفظ عملکرد فتوسیستم‌ها کمک می‌کنند. در مجموع، بهره‌گیری هم‌زمان از راهبردهای شیمیایی، تغذیه‌ای و زیستی می‌تواند رویکردی تلفیقی و کارآمد برای کاهش خسارت‌های ناشی از تنش گرمایی در سامانه‌های تولیدی باشد (Feng et al., 2023; Iqbal et al., 2023).

در بسیاری از مناطق جهان، افزایش دما معمولاً با کاهش رطوبت خاک و بروز خشکسالی همراه است و در نتیجه گیاهان با تنش ترکیبی گرما و خشکی مواجه می‌شوند. این وضعیت می‌تواند اثرات فیزیولوژیک پیچیده‌تری در گیاه ایجاد کند و توان سازگاری آن را به شدت کاهش دهد. به عنوان مثال، رهنما و همکاران (Rahnama et al., 2024) گزارش کردند که هم‌زمانی تنش گرما و خشکی موجب کاهش قابل توجه رشد رویشی، اختلال در انتقال مواد فتوسنتزی و کاهش معنی‌دار عملکرد در گیاهان زراعی می‌شود. علاوه بر این، بررسی‌های جهانی نشان داده‌اند که وقوع هم‌زمان این دو تنش یکی از مهم‌ترین عوامل کاهش عملکرد محصولات در مقیاس جهانی محسوب می‌شود (Lesk et al., 2016). اثر هم‌افزایی تنش‌های گرما و خشکی می‌تواند از طریق مکانیسم‌های مختلفی بر گیاهان تأثیر بگذارد. افزایش دما معمولاً باعث افزایش تبخیر و تعرق و تشدید کمبود آب در خاک می‌شود و در نتیجه شدت تنش خشکی افزایش می‌یابد. از سوی دیگر، محدودیت آب در خاک نیز می‌تواند توانایی گیاه در تنظیم دمای برگ و انجام فرآیندهای فیزیولوژیک را کاهش دهد و حساسیت آن را نسبت به دمای بالا افزایش دهد. این تعامل پیچیده میان تنش‌های محیطی باعث ایجاد تغییرات گسترده در فرآیندهای متابولیکی، تعادل هورمونی، فعالیت فتوسنتزی و رشد گیاه می‌شود. در این زمینه، دیناروندی و همکاران (Dinarvandi et al., 2025) نشان دادند که ترکیب تنش گرما و خشکی می‌تواند موجب تشدید استرس‌های فیزیولوژیک، کاهش کارایی مصرف آب، کاهش فعالیت فتوسنتزی و محدود شدن رشد و عملکرد گیاهان شود.

تنش دمای بالا با ایجاد اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیک حیاتی، به‌ویژه بازده فتوسنتزی که شاخص اصلی عملکرد فتوسیستم‌هاست، رشد و نمو گیاه را به شدت محدود می‌کند. در این میان، پارامترهای کلیدی نظیر حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (PSII)، میزان هدایت روزنه‌ای و نرخ تعرق، در اثر تنش گرما به‌طور قابل‌توجهی دچار افت می‌شوند که این امر کاهش رشد گیاه را در پی دارد (Zheng et al., 2025).

مطالعات نشان داده است که پیش‌تیمار بذر هم مقاومت گیاه را در برابر تنش‌های مختلف افزایش می‌دهد. پرایمینگ بذر از طریق ارتقای فعالیت آنتی‌اکسیدانی، القای حافظه محیطی (Stress Memory) و حتی ایجاد تاب‌آوری بین‌نسلی، به‌طور مؤثری تحمل حرارتی گیاه را افزایش می‌دهد (Louis et al., 2023; Liu et al., 2022).

با توجه به پیش‌بینی‌های اقلیمی مبنی بر افزایش فراوانی و شدت موج‌های گرما و دوره‌های خشکسالی در بسیاری از مناطق جهان، انتظار می‌رود که تنش‌های گرما در آینده نقش مهم‌تری در محدود کردن تولیدات کشاورزی ایفا کنند. این موضوع به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک که منابع آب محدود بوده و نوسانات دمایی شدیدتر است، اهمیت بیشتری دارد. از این رو، درک بهتر پاسخ‌های فیزیولوژیک و رشدی گیاهان به تنش گرما و بررسی اثرات آن می‌تواند نقش مهمی در توسعه راهکارهای مدیریتی و اصلاحی برای افزایش پایداری تولیدات کشاورزی داشته باشد. در چنین شرایطی، مطالعه واکنش گیاهان زراعی به تنش‌های گرما، خشکی و ترکیب این دو عامل می‌تواند اطلاعات ارزشمندی در زمینه سازوکارهای تحمل تنش، شناسایی صفات فیزیولوژیک مؤثر در مقاومت گیاهان و بهبود مدیریت زراعی فراهم کند. شناخت این پاسخ‌ها نه تنها به انتخاب و معرفی ارقام متحمل‌تر کمک می‌کند بلکه می‌تواند در تدوین راهبردهای مدیریتی مناسب برای مقابله با اثرات تغییر اقلیم و افزایش تاب‌آوری سیستم‌های کشاورزی نیز مؤثر باشد.

مواد و روش‌ها

این مطالعه به‌صورت یک مقاله مروری با هدف بررسی اثرات تنش گرما بر رشد، ویژگی‌های فیزیولوژیک و عملکرد گیاهان زراعی، در بازه زمانی ۱۹۹۰ تا ۲۰۲۶ انجام شد. برای گردآوری اطلاعات، جست‌وجوی نظام‌مند منابع علمی در پایگاه‌های داده معتبر بین‌المللی و داخلی انجام گرفت. از جمله پایگاه‌های مورد استفاده می‌توان به ScienceDirect، Scopus، Web of Science، SpringerLink و Google Scholar اشاره کرد. همچنین به‌منظور دستیابی به منابع فارسی، پایگاه‌های اطلاعاتی SID و Magiran نیز مورد بررسی قرار گرفتند.

نتایج و بحث

عمده اثرات مورفو-فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی تنش گرما (جدول ۱):

۱- اختلال در ساختار و عملکرد آنزیم‌ها ۲- کاهش فعالیت فتوسنتزی ۳- افزایش تنفس ۴- کاهش تجمع مواد فتوسنتزی ۵- آسیب به غشاهای سلولی ۶- کاهش پایداری کلروفیل ۷- اختلال در گرده‌افشانی و لقاح ۸- بسته شدن روزنه‌ها ۹- کاهش تبادل گازی ۱۰- افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن ۱۱- آسیب اکسیداتیو در سلول‌ها ۱۲- کاهش سطح برگ ۱۳- کاهش وزن تر و خشک ریشه و ساقه (جدول ۴ و شکل ۳) ۱۴- کاهش ارتفاع ۱۵- اختلال در متابولیسم ۱۶- درنهایت افت عملکرد

جدول ۱. اثرات تنش دمای بالا در گونه‌های مختلف زراعی

Table 1. Effects of high-temperature stress on different crop species

منابع References	اثرات Effects	دوره رشد Growth period	محدوده دما (درجه سانتی‌گراد) Temperature range (C°)	گونه گیاهی Plant species
(Dinarvandi et al., 2025)	Disruption of plant physiological and biochemical processes has significant negative consequences on the formation of reproductive organs, seed formation, and yield	Reproductive stage	28-38	<i>Brassica napus</i>

Hasanuzzaman et al.,) (2013)	Occurrence of morphological, anatomical, and biochemical changes and significant reduction in function Impact on grain size, duration and speed of grain filling, and ultimately on grain yield	Vegetative and reproductive	32-35	<i>Zea mays</i>
(Iqbal et al., 2017)	For every degree increase in temperature, there is a 16 and 15 percent decrease in seed number and seed yield, respectively	Reproductive stages and seed filling	31	<i>Triticum aestivum</i>
(Nuttall et al., 2018)	By reducing the speed and duration of grain filling, it reduces grain weight in wheat.	Before pollination	Over 32	<i>Triticum aestivum</i>
(Viswanathan et al., 2001)	High genetic variation observed for seed filling speed and period among several cultivars	Grain filling	30	<i>Triticum aestivum</i>
(Garatuza-payan et al., 2018)	Production of small and wrinkled grains and reduction in height, number of grains per spike, grain weight, grain yield, biological yield and harvest index	Grain filling	30	<i>Triticum aestivum</i>
.(Kadar et al., 2019)	Seed yield of varieties reduced by about 43 percent	End of season	30-32	<i>Triticum aestivum</i>
(Omidi et al., 2013)	During the flowering stage, high temperatures have negative effects on the number of florets, the number of silks, and seed development.	End of season	29-31	<i>Triticum aestivum</i>
(Rivero et al., 2022)	Silk dryness, pollen sterility, and reduced seed germination capacity	Flowering	34-34	<i>Zea mays</i>
(Tian et al., 2019)	Increasing leaf area index (LAI) and accelerating leaf aging	Flowering	34-36	<i>Zea mays</i>
(Hussain et al., 2019)	Reduced carbon dioxide exchange rate (17 percent), reduced crop growth rate (17 to 29 percent), reduced grain number (7 to 45	Vegetative growth stage	10-35	
(Neiff et al., 2016)		Before and after flowering	33-36	<i>Zea mays</i>

	percent), and ultimately reduced grain yield (10 to 45 percent).			
(Hasanuzzaman et al., 2013)	Reduced germination, growth, development, photosynthesis, and reproduction	Vegetative and reproductive	30-32	<i>Triticum aestivum</i>
(Kumar et al., 2012)	Effects on photosynthesis, cellular and intracellular compounds, protein content, and antioxidant activity, and reduced yield	Reproductive stage	28-30	<i>Triticum aestivum</i>
(Djanaguiraman et al., 2011)	Reducing the rate of carbon dioxide assimilation	Vegetative growth stage	25	<i>Oryza sativa</i>
(Yun-Ying et al., 2009)	The reduction in fruit width and fruit weight resulted in an increase in the proportion of abnormal seeds per fruit	Reproductive growth and harvest	30-38	<i>Capsicum annuum</i>
(Rahman et al., 2009)	Shortening of grain filling and maturation period, reduction in grain weight and yield	Grain filling	38-38	<i>Triticum aestivum</i>
(Mohammed and Tarpley, 2010)	Decreased chlorophyll and net photosynthesis, increased reactive oxygen species	Two months after planting until the end	30-40	<i>Sorghum bicolor L.</i>
(Gunawardhana and Silva, 2012)	Decreased net leaf photosynthesis, damage to plasma membrane, chloroplast membrane, and thylakoid membrane, mitochondrial dysfunction	Flowering	28-38	<i>Glycine max</i>
(Gunawardhana and Silva, 2012)	Slowing down the rate of photosynthesis carboxylation, reducing enzyme activity	Start of growth	Two hours of 43 degrees	<i>Nicotiana tabacum</i>
(Edreira and Otegui, 2012)	Yield loss and damage to quality parameters of the cone	During the growth stages	32-34	<i>Abelmoschus esculentus</i>

گرما و پایداری غشا

غشاهای سلولی یکی از بنیادی‌ترین ساختارهای حفظ‌کننده فشار تورگور و فعالیت‌های فیزیولوژیک سلول‌های گیاهی هستند و تحت تنش‌های محیطی نقش آن‌ها برجسته‌تر می‌شود. بر اساس گزارش رهنما و همکاران (Rahnama et al., 2004)، میزان پایداری غشا یکی از شاخص‌های معتبر برای تمایز ژنوتیپ‌های متحمل و حساس نسبت به تنش‌های محیطی است (Hu et al., 2010). در این

زمینه‌کننده و همکاران (Conde et al., 2011) تأکید می‌کنند که نشت الکترولیت، پارامتری کلیدی برای تخمین میزان سلامت و کارایی غشا محسوب می‌شود؛ زیرا هرگونه برهم‌خوردن ساختار لیپید-پروتئین غشا می‌تواند باعث خروج یون‌ها و اختلال در عملکرد سلول گردد. همچنین، افزایش دما می‌تواند مستقیماً موجب آسیب غشایی شود و به اتلاف بیشتر آب از بافت برگ و کاهش یکپارچگی غشا منجر گردد (Rahman et al., 2004).

یکی از مهم‌ترین عوامل ایجاد آسیب غشایی، تنش اکسیداتیو است. تجمع گونه‌های فعال اکسیژن سبب تخریب ساختار غشا شده و این آسیب را می‌توان از طریق اندازه‌گیری مالون‌دی‌آلدئید، به‌عنوان محصول پراکسیداسیون لیپیدی، ارزیابی کرد (Candalios et al., 1993). افزون بر این، اوکادا و همکاران (Okuda et al., 1991) افزایش سریع پراکسید هیدروژن را در شرایط تنش گزارش کرده‌اند که یکی از نشانه‌های بارز استرس اکسیداتیو محسوب می‌شود. رادیکال هیدروکسیل به‌ویژه توانایی بالایی در حمله به اسیدهای چرب غیراشباع غشا دارد و این فرآیند به تسریع پراکسیداسیون لیپیدی و تخریب غشا منجر می‌شود (Candalios, 1993). از آنجا که حفظ ثبات و یکپارچگی غشا یکی از ارکان اصلی تحمل گیاه به تنش‌هاست، پژوهشگران مختلف، از جمله استوانوویچ و همکاران (Stevanović et al., 1997) بر اهمیت استفاده از نشت الکترولیت یا پایداری حرارتی غشا به‌عنوان معیار ارزیابی مقاومت ارقام گیاهی نسبت به تنش گرما تأکید کرده‌اند. به همین دلیل، این شاخص می‌تواند ابزاری ارزشمند برای گزینش ژنوتیپ‌های مقاوم در برنامه‌های اصلاحی باشد.

گرما و تأثیر بر مرحله زایشی و پر شدن دانه

تنش گرما در مراحل زایشی گیاه یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید گندم در بسیاری از مناطق کشت این محصول در جهان محسوب می‌شود (Gibson and Paulsen, 1999). در مطالعه‌ای گزارش شد که تنش گرما عمدتاً بر دانه‌بندی، مدت و سرعت پر شدن دانه و درنهایت بر عملکرد دانه اثر می‌گذارد. با این حال، میزان تأثیر این تنش بر عملکرد به عواملی مانند زمان وقوع، مدت و شدت تنش گرمایی بستگی دارد (Iqbal et al., 2017).

قرار گرفتن گیاهان در معرض دمای بالاتر از ۳۲ درجه سلسیوس در پنج روز پیش از گرده‌افشانی، به ازای هر درجه افزایش دما به‌ترتیب موجب کاهش ۱۶ و ۱۵ درصدی در تعداد دانه و عملکرد دانه می‌شود (Nuttall et al., 2018). وزن نهایی دانه در شرایط تنش و بدون تنش گرما تحت کنترل دو مؤلفه اصلی یعنی سرعت و مدت پر شدن دانه است و هر دو عامل می‌توانند تحت تأثیر دمای بالا تغییر یابند. وقوع گرما در مرحله پر شدن دانه با کوتاه شدن این دوره همراه بوده و در نتیجه کاهش وزن دانه را به دنبال دارد.

بر این اساس، صفات سرعت و مدت پر شدن دانه به‌عنوان دو ویژگی مستقل می‌توانند در برنامه‌های اصلاحی به‌عنوان معیارهایی برای انتخاب ارقام متحمل به تنش گرما مورد استفاده قرار گیرند (Garatuza-Payan et al., 2018). همچنین گزارش شده است که تنش گرمای شدید در مرحله پر شدن دانه از طریق کاهش هر دو مؤلفه سرعت و مدت پر شدن دانه موجب کاهش وزن دانه در گندم می‌شود (Viswanathan et al., 2001). در مقابل، شانگ و همکاران (Shang et al., 2016) بیان کردند که افزایش دما همراه با افزایش مدت تابش خورشید می‌تواند باعث افزایش سرعت پر شدن دانه شود. همچنین در بررسی چهار رقم گندم تحت شرایط تنش گرما، تنوع ژنتیکی قابل توجهی برای صفات سرعت و دوره پر شدن دانه مشاهده شد، در حالی که تغییرات طول دوره پر شدن دانه در میان ارقام در دمای بالا نسبتاً محدود بود (Garatuza-Payan et al., 2018). این پژوهشگران همچنین گزارش کردند که در شرایط

دمای بالا، بین وزن دانه و سرعت پر شدن دانه همبستگی معنی‌داری وجود دارد، اما چنین ارتباطی با طول دوره پر شدن دانه مشاهده نشد که بیانگر اهمیت نقش سرعت پر شدن دانه در شرایط تنش گرما است (Garatuza-Payan et al., 2018).

تنش گرمایی در انتهای فصل رشد موجب تولید دانه‌های کوچک و چروکیده در گندم می‌شود و بر بسیاری از صفات زراعی تأثیر منفی می‌گذارد. در چنین شرایطی صفاتی مانند ارتفاع گیاه، تعداد دانه در سنبله، وزن دانه، عملکرد دانه، عملکرد زیستی و شاخص برداشت کاهش می‌یابد (Kadar et al., 2019). در این زمینه، امید و همکاران (Omidi et al., 2013) با بررسی اثر تنش گرمای آخر فصل بر رشد و عملکرد گندم در شرایط اقلیمی اهواز گزارش کردند که با تأخیر در زمان کاشت و افزایش میانگین دمای فصل رشد، میانگین عملکرد دانه ارقام گندم حدود ۴۳ درصد کاهش یافت.

در طول مرحله گلدهی، دمای بالا اثرات منفی بر تعداد گلچه‌ها، تعداد ابریشم‌ها و رشد دانه در ذرت دارد (Edreira et al., 2011). تنش گرمایی در طول فاز تولیدمثل نیز می‌تواند موجب خشکی ابریشم، عقیمی گرده‌ها و کاهش توان جوانه‌زنی بذر شود که در نهایت کاهش شدید عملکرد را به دنبال دارد (Lesk et al., 2016).

گرما و تأثیر بر فتوسنتز

شاخص سطح برگ (LAI) در گیاه ذرت در محدوده دمایی ۱۰ تا ۳۵ درجه سانتی‌گراد افزایش می‌یابد، در حالی که در دماهای بالاتر از این محدوده، روند پیری برگ‌ها تسریع می‌شود (Hussain et al., 2019). همچنین دماهای بالا در محدوده حدود ۳۳ تا ۳۶ درجه سانتی‌گراد در مراحل قبل و بعد از گلدهی می‌تواند باعث کاهش نرخ تبادل دی‌اکسید کربن (۱۷ درصد)، کاهش نرخ رشد محصول (۱۷ تا ۲۹ درصد)، کاهش تعداد دانه (۷ تا ۴۵ درصد) و در نهایت کاهش عملکرد دانه (۱۰ تا ۴۵ درصد) شود (Neiff et al., 2016). در پاسخ به تنش گرما، گیاهان از سازوکارهای دفاعی مختلفی بهره می‌برند و اغلب از طریق انعطاف‌پذیری فنوتیپی تلاش می‌کنند از دوره تنش فرار کرده یا از آن اجتناب کنند؛ به‌طوری‌که در بسیاری از موارد مدت پر شدن دانه کاهش می‌یابد (Tian et al., 2019). به‌طور کلی، تنش گرما در ذرت از طریق کوتاه شدن چرخه زندگی گیاه، کاهش تشعشع جذب‌شده، افزایش شدت تنفس، کاهش فتوسنتز و نیز عقیمی گرده‌ها می‌تواند عملکرد دانه را به‌طور قابل‌توجهی کاهش دهد (Tian et al., 1990).

تعدیل‌کننده‌های تنش گرما

سالیسیلیک اسید

در مطالعه‌ای روی کلزا، تیمار اسید سالیسیلیک توانست اثرات منفی تنش گرما را از طریق بهبود صفات فتوسنتزی و فعالیت‌های آن‌تی‌اکسیدانی کاهش دهد. این تیمار با کاهش غلظت پراکسید هیدروژن و مالون‌دی‌آلدئید، موجب کاهش آسیب‌های اکسیداتیو در گیاه شد و در نهایت به بهبود عملکرد دانه و روغن انجامید. همچنین نتایج نشان داد که کاربرد اسید سالیسیلیک با غلظت ۲۰۰ میکرومولار در لیتر می‌تواند به‌عنوان یک راهبرد مؤثر برای افزایش عملکرد دانه و روغن ارقام کلزا در شرایط تأخیر در کاشت پاییزه در مناطق گرمسیر، مانند خوزستان، مورد استفاده قرار گیرد (Dinarvandi et al., 2025).

تنش گرما فرآیندهای مختلفی از جمله جوانه‌زنی، رشد، نمو، فتوسنتز و تولیدمثل را تحت تأثیر قرار می‌دهد و در نهایت اثرات قابل توجهی بر رشد کلی گیاه و عملکرد آن بر جای می‌گذارد (Hasanuzzaman et al., 2013). اثرات منفی تنش گرما را می‌توان با توسعه گیاهان متحمل به گرما از طریق به‌کارگیری تکنیک‌های مختلف فیزیولوژیکی و ژنتیکی کاهش داد. بر این اساس، شناخت سازوکارهای

تحمل گرما، واکنش‌های فیزیولوژیکی گیاهان به دماهای بالا و همچنین رویکردهای بالقوه برای افزایش بهره‌وری محصول در شرایط تنش از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (Basu et al., 2022).

دماهای بالا موجب ایجاد تنش اکسیداتیو و افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن در سلول‌های گیاهی می‌شوند (Santos et al., 2022). گیاهان برای محافظت در برابر تنش اکسیداتیو و سازگاری با تنش گرما، یک سیستم دفاعی پیچیده آنتی‌اکسیدانی شامل ترکیبات غیرآنزیمی و آنزیمی ایجاد می‌کنند و میزان فعالیت این سیستم‌ها ارتباط نزدیکی با افزایش تحمل گیاه به گرما دارد (Santos et al., 2022).

استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی مانند اسید سالیسیلیک می‌تواند موجب افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های زیستی و غیرزیستی شود و به‌عنوان راهکاری مؤثر برای کاهش اثرات مخرب تنش‌های محیطی مورد توجه قرار گرفته است (Singh et al., 2003). اسید سالیسیلیک به‌عنوان یک ترکیب فنلی و مولکول پیام‌رسان درون‌زا، نقش مهمی در تنظیم رشد و نمو گیاه در شرایط مطلوب و تنش ایفا می‌کند و در کنترل رشد، نمو، برهم‌کنش با سایر تنظیم‌کننده‌های رشد و پاسخ به تنش‌های محیطی دخیل است (Miura and Tada, 2014; Koo et al., 2020).

از آنجا که اسید سالیسیلیک در سیستم‌های دفاعی گیاه در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی نقش دارد، می‌تواند به گیاهان در مقابله با دماهای بالا نیز کمک کند (Sangwan et al., 2022; Clarke et al., 2009; Wong et al., 2015). گزارش‌ها نشان داده‌اند که این ترکیب از طریق تنظیم فرآیندهای فیزیولوژیکی مهمی مانند فتوسنتز، متابولیسم نیتروژن و پرولین، بیوسنتز گلايسين بتائين، فعال‌سازی سامانه‌های آنتی‌اکسیدانی و بهبود وضعیت آبی گیاه، نقش مؤثری در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های غیرزیستی دارد (جدول ۲).

در سال‌های اخیر نقش اسید سالیسیلیک در پاسخ گیاهان به تنش‌های غیرزیستی از جمله ازن، فلزات سنگین، اشعه ماورای بنفش، خشکی، شوری و دماهای بالا و پایین مورد توجه گسترده قرار گرفته است (Boamah et al., 2023; El Sabagh et al., 2023). نتایج پژوهش‌ها نشان می‌دهد که کاربرد برون‌زای اسید سالیسیلیک می‌تواند طیف وسیعی از فرآیندهای فیزیولوژیکی را تحت تأثیر قرار دهد و تحمل به دمای بالا را در گیاهانی مانند یونجه (Wassie et al., 2020) و شنبليله (Choudhary et al., 2024) افزایش دهد. میزان اسید سالیسیلیک درون‌زاد در گیاهان نیز با مرحله رشدی گیاه و مواجهه با محرک‌های خارجی ارتباط دارد (Chavoushi et al., 2020).

از سوی دیگر، کاربرد خارجی اسید سالیسیلیک می‌تواند انعطاف‌پذیری گیاه را در برابر عوامل تنش‌زای مختلف مانند خشکی، شوری، گرما، سرما و فلزات سنگین افزایش دهد (Huang et al., 2020; Yang et al., 2023). به‌عنوان نمونه، در یک آزمایش گزارش شد که تنش دمای بالا موجب کاهش فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز شد، در حالی که پیش‌تیمار با اسید سالیسیلیک فعالیت این آنزیم‌ها را افزایش داد (Cingoz and Gurel, 2016).

اگرچه مطالعات متعددی در زمینه بررسی اثرات تنش گرما بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی در گیاهان زراعی مختلف انجام شده است، اما پژوهش‌های محدودی درباره تأثیر اسید سالیسیلیک بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه کلزا در شرایط تنش گرما وجود دارد. مطالعات پیشین نشان داده‌اند که کاربرد اسید سالیسیلیک می‌تواند تحمل گیاه به دماهای بالا را افزایش دهد (Wong et al., 2015; Wassie et al., 2020). بر این اساس، این فرضیه مطرح می‌شود که این تنظیم‌کننده رشد گیاهی

از طریق ایجاد تغییر در ویژگی‌های فتوسنتزی و تقویت سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی، می‌تواند تحمل گیاه کلزا به تنش گرما را در شرایط دمای بالا افزایش دهد.

جدول ۲. راهکارها جهت کاهش اثرات تنش دمای بالا در گونه های مختلف زراعی

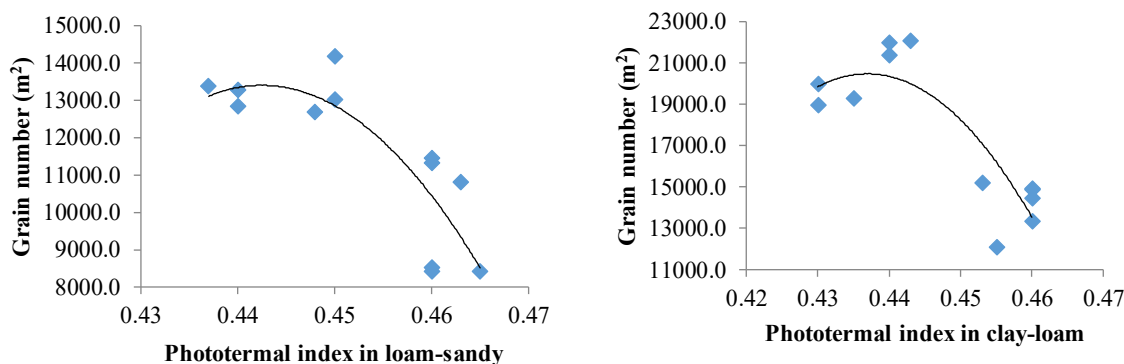
Table 2. Strategies for reducing the adverse effects of high-temperature stress in different crop species

منابع References	راهکار و نحوه اثر Strategy and mechanism of action	دوره رشد Growth period	محدوده دما (درجه سانتی گراد) Temperature range (C°)	غلظت Concentration	ترکیب ضد تنش Anti-stress compound	گونه گیاهی Plant species
(Abhari, 2023)	Increasing the chlorophyll index and proline amino acid, by prolonging the grain filling period	Tilling	18-30	10 to 15 grams per thousand	Humic acid	<i>Triticum aestivum</i>
(Abhari, 2026)	Increased metabolism within cells	Tilling-stalking	18-30	10 to 15 grams per thousand	Fulvic acid and humic acid	<i>Triticum aestivum</i>
(Chhabra et al., 2009)	Increase content Protein, better growth	Grain filling	40°C for 5 hours and repeat for three days	1 µmolar/liter for 8 hours	Brassinolide	<i>Brassica juncea</i>
(Chhabra et al., 2009)	Increased growth	Seedling stage	47	100 µmolar/liter for 4 hours	Indole acetic acid	<i>Brassica juncea</i>
(Chhabra et al., 2009)	Reduce seedling mortality, increase growth	Seedling stage	47	100 µmolar/liter	Gibberellic acid	<i>Brassica juncea</i>
(Kumar et al., 2012)	Increase growth and reduce oxidative damage	Vegetative growth	30 to 45 degrees Celsius day and night	2.5 µmolar/liter	Absciscic acid	<i>Cicer arietinum</i>
(El-Bassiony et al., 2012)	Increase pod growth and quality	Genital	35	25 to 50 mg	Brassinosteroid	<i>Phaseolus vulgaris</i>
(Dinarvandi et al., 2025)	Increasing grain and oil yield	After pollination	25-30	200 µmolar/liter	Salicylic acid	<i>Brassica napus</i>
Wassie et al., (2020)	Increasing plant physiological tolerance	Length of growth period	25-38	180 µmolar/liter	Salicylic acid	<i>Medicago sativa</i>
Choudhary et al., 2024	Increasing plant physiological tolerance	Length of growth period	25-30	200 µmolar/liter	Salicylic acid	<i>Trigonella foenum-graecum</i>
Cingoz and (Gurel, 2016)	Increased activity of superoxide dismutase and catalase enzymes	Length of growth period	25-28	150 µmolar/liter	Salicylic acid	<i>Digitalis trojana</i>
Wong et al., (2015; Wassie et al., 2020)	Changes in photosynthetic characteristics and enhancement of the antioxidant defense system	Length of growth period	25-30	180 µmolar/liter	Salicylic acid	<i>Brassica napus</i>

(Makvandi et al., 2023)	The combined use of various nutritional sources with plant growth-promoting bacteria has been recommended to increase wheat growth and yield under late-season heat stress conditions.	End of season	28-37	Inoculation	Growth-promoting bacteria	<i>Triticum aestivum</i>
-------------------------	--	---------------	-------	-------------	---------------------------	--------------------------

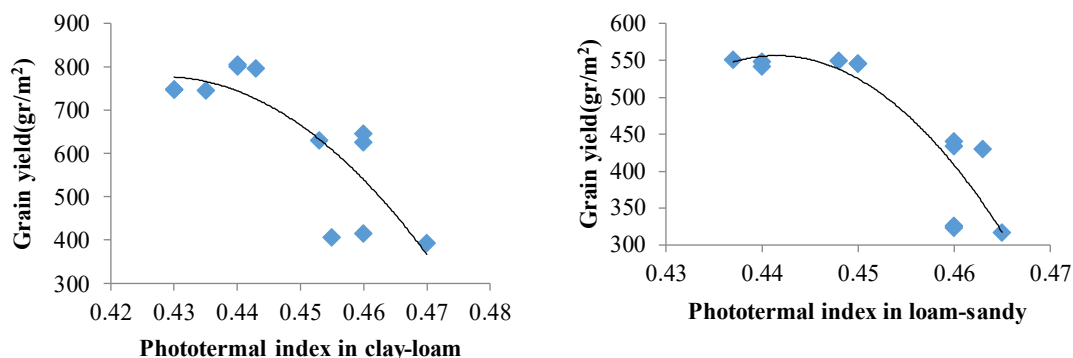
اسید هیومیک

در مطالعه ای تاثیر محلول پاشی اسید هیومیک بر گندم در دو نوع خاک رسی-لومی و لوم-شنی مورد بررسی قرار گرفت و اثر آن با توجه به فتوترمال دریافتی و اثر بر تعداد دانه و عملکرد بررسی شد و مشخص شد که در شرایط خاک رسی-لومی با توجه به مدل پیشنهادی در ۰/۴۳۵ فتوترمال حداکثر عملکرد حاصل شد و زمانی که فتوترمال به ۰/۴۷ رسید در این صورت عملکرد صفر شد. اسید هیومیک با افزایش کلروفیل (از ۵۳/۳ به ۵۷/۲۶ اسپاد)، پرولین (از ۲۹۵ به ۳۷۶/۱ میلی گرم بر کیلوگرم) و وزن خشک کل (از ۹۲۵۰/۸ به ۱۳۱۵۰/۹ کیلوگرم در هکتار) سبب تعدیل تنش گرمایی و افزایش مراحل رشد (روز تا طویل شدن ساقه ها (مرحله ۳۰ زادوکس) (دو روز)، مرحله تورم غلاف برگ پرچم (مرحله ۴۳ زادوکس) (یک روز) و گرده افشانی (مرحله ۶۱-۶۰ زادوکس) (سه روز)) شد (شکل ۱ و ۲) (Abhari, 2023).



شکل ۱. تغییرات تعداد دانه (در متر مربع) در مقابل نسبت فتوترمال (مگاژول در متر مربع در روز بر درجه سانتی گراد) از مرحله تورم غلاف برگ پرچم تا گرده افشانی در خاک رسی-لومی و لومی-شنی (Abhari, 2023)

Fig 1. Variation in grain number per unit area (grains m⁻²) as a function of the photothermal quotient (MJ m⁻² day⁻¹ °C⁻¹) during the period from flag leaf sheath swelling to anthesis under clay-loam and loam-sandy soil conditions (Abhari, 2023)



شکل ۲. تغییرات عملکرد دانه (گرم در متر مربع) در مقابل نسبت فتوترمال (مگاژول در متر مربع در روز بر درجه سانتی گراد) از مرحله آبستنی تا گرده افشانی در خاک رسی-لومی و لوم-شنی (Abhari, 2023)

Fig 2. Changes in grain yield (g m^{-2}) as a function of the photothermal quotient ($\text{MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$) from the booting stage to anthesis under clay-loam and loam-sandy soil conditions (Abhari, 2023)

راهکارهای به‌نژادی برای تحمل به تنش دمای بالا

تنوع ژنتیکی چشمگیری در صفات سرعت و دوره پر شدن دانه مشاهده شده است؛ این در حالی است که نوسانات طول دوره پر شدن دانه در ارقام تحت تنش گرما محدود بود. از آنجا که این دو ویژگی به‌صورت مستقل عمل می‌کنند، می‌توانند به‌عنوان شاخص‌های گزینشی جهت انتخاب ارقام متحمل به گرما در برنامه‌های به‌نژادی مورد استفاده قرار گیرند. یکی از سازوکارهای اصلی گیاه برای مقابله با تنش گرما، القای بیان پروتئین‌های شوک حرارتی با هدف جلوگیری از تغییر شکل ساختاری (دنا تورا سیون) پروتئین‌های درون سلولی و حفظ پایداری و عملکرد طبیعی آن‌هاست (جدول ۳).

جدول ۳. راهکارهای اصلاح نژاد جهت تحمل به اثرات تنش دمای بالا در گونه‌های مختلف زراعی

Table 3. Breeding strategies to improve tolerance to high-temperature stress in different crop species

منابع References	راهکار Strategy
(Garatuza-payan et al., 2018)	Considerable genetic variation was observed for the traits speed and grain filling period, while variation in grain filling period length among cultivars at high temperatures was relatively limited. These two independent traits can be used in breeding programs as criteria for selecting heat-stress tolerant cultivars
(Baniwal et al., 2004)	Using the expression of heat shock proteins to prevent the abnormalization of intracellular proteins, and help maintain their stability and proper function

راهکارهای مقابله با تنش گرما

پیش‌بینی می‌شود تغییرات اقلیمی در آینده با تأثیر بر الگوهای آب‌وهوایی، کمیت و کیفیت محصولات کشاورزی را نیز تحت تأثیر قرار دهد (Rahnama et al., 2024). در این میان، تاریخ کاشت یکی از عوامل مهم در بهینه‌سازی مراحل فنولوژیک گیاه به‌منظور دستیابی به حداکثر رشد و عملکرد محصول محسوب می‌شود. تاریخ کاشت نخستین عاملی است که هنگام کشت یک گیاه در

منطقه‌ای جدید مورد توجه قرار می‌گیرد و معمولاً بر اساس ویژگی‌های رقم و شرایط اقلیمی منطقه تعیین می‌شود (Baum et al., 2020).

نتایج پژوهش‌های پیشین نشان داده است که کاشت زود هنگام می‌تواند موجب افزایش اتلاف آب از طریق تبخیر و تعرق شود، در حالی که کاشت دیر هنگام ممکن است منجر به کاهش عملکرد دانه گردد (Humphreys and Gaydon, 2015). همچنین گزارش شده است که با توجه به نقش دمای بهینه در افزایش تولید مواد فتوسنتزی و ذخیره آن‌ها در دانه، انتخاب تاریخ کاشت مناسب می‌تواند به افزایش عملکرد دانه منجر شود، در حالی که تاریخ کاشت نامناسب ممکن است باعث قرار گرفتن گیاه در معرض تنش دمایی و در نتیجه کاهش عملکرد گردد (شکل ۲) (Rajinder et al., 2017).

در مطالعه‌ای روی گندم، کاربرد اسید هیومیک موجب افزایش شاخص کلروفیل و اسید آمینه پرولین شد و با طولانی‌تر کردن دوره پر شدن دانه، از طریق افزایش وزن هزار دانه، نقش قابل توجهی در بهبود عملکرد داشت. همچنین اسید هیومیک با تأثیر بر طول مراحل نمو مؤثر در اجزای عملکرد، از جمله تعداد روز تا طویل شدن ساقه‌ها (مرحله ۳۰ زادوکس)، تعداد روز تا مرحله تورم غلاف برگ پرچم (مرحله ۴۳ زادوکس) و مرحله گرده افشانی (مراحل ۶۰ تا ۶۱ زادوکس)، به طور غیرمستقیم بر تعداد دانه در واحد سطح اثر گذاشته و در نهایت موجب افزایش عملکرد شد (Abhari, 2023).

در پژوهشی که بر روی گندم در مناطق دارای تنش گرمایی آخر فصل انجام شد، نتایج نشان داد که استفاده تلفیقی از منابع مختلف تغذیه‌ای می‌تواند موجب بهبود رشد و عملکرد این محصول شود. بر این اساس، کاربرد ترکیبی شامل ۵۰ درصد کود شیمیایی نیتروژن به همراه ۵۰ درصد کود آلی حاصل از کمپوست بقایای نیشکر و همچنین استفاده از باکتری‌های محرک رشد گیاه، به عنوان راهکاری مناسب برای افزایش رشد و عملکرد گندم در شرایط تنش گرمایی آخر فصل توصیه شده است (Makvandi et al., 2023). گندم به ویژه در طول مرحله زایشی به تنش گرما حساس است. تنش گرما بر فرآیند فتوسنتز، ترکیبات سلولی و درون سلولی، محتوای پروتئین‌ها و فعالیت آنتی اکسیدان‌ها تأثیر می‌گذارد و در نهایت می‌تواند به طور قابل توجهی تولید گیاه را محدود کند (Kumar et al., 2012).

گندم یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی جهان به شمار می‌رود که در گستره وسیعی از اراضی کشاورزی کشت می‌شود و نقش اساسی در تأمین غذای جمعیت جهان دارد. با این حال، بخش قابل توجهی از اراضی زیر کشت این محصول با تنش‌های محیطی، به ویژه تنش گرما، مواجه هستند؛ به طوری که برآورد شده است حدود ۴۰ درصد از مزارع آبی گندم در جاتی از تنش گرمایی را تجربه می‌کنند. وقوع این تنش، به ویژه در مراحل حساس رشد مانند مرحله زایشی، می‌تواند اثرات نامطلوبی بر رشد و عملکرد گیاه داشته باشد و از عوامل اصلی کاهش تولید گندم محسوب می‌شود.

دمای بالا از طریق تأثیر بر فرآیندهای فیزیولوژیکی و متابولیکی گیاه، کارایی سیستم‌های زیستی را مختل می‌کند. این شرایط با کاهش کارایی فتوسنتز، تغییر در ترکیب و پایداری غشاها، آسیب به ساختارهای سلولی و درون سلولی، و همچنین تغییر در میزان پروتئین‌ها و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی همراه است. در نتیجه، بروز تنش گرما می‌تواند با کاهش توان فیزیولوژیکی گیاه، رشد و عملکرد گندم را به طور قابل توجهی محدود کند.

در این میان، اسید آبسزیک به عنوان یکی از مهم‌ترین هورمون‌های گیاهی در تنظیم پاسخ گیاهان به تنش‌های محیطی شناخته می‌شود. در شرایطی که تنش‌های محیطی منجر به کاهش وضعیت آبی گیاه می‌شوند، میزان این هورمون در بافت‌های گیاهی افزایش می‌یابد و به عنوان یک پیام‌رسان به سلول‌های نگهبان روزه منتقل می‌شود. اسید آبسزیک با القای بسته شدن روزه‌ها در این

سلول‌ها، موجب کاهش تعرق و اتلاف آب شده و در نتیجه به حفظ تعادل آبی گیاه کمک می‌کند. در طول دوره تنش، غلظت این هورمون در سیتوزول سلول‌های نگهبان روزنه افزایش می‌یابد که این افزایش می‌تواند ناشی از زیست‌ساخت آن در برگ‌ها، انتقال از ریشه‌ها و یا بازتوزیع آن از سایر اندام‌های گیاه باشد. پس از برطرف شدن تنش و تأمین مجدد رطوبت، مقدار اسید آبسزیک به دلیل تجزیه، خروج از برگ‌ها و کاهش میزان سنتز آن کاهش می‌یابد.

علاوه بر این، اسید سالیسیلیک نیز به‌عنوان یکی از مولکول‌های پیام‌رسان مهم در تنظیم پاسخ‌های دفاعی گیاهان شناخته می‌شود. این ترکیب با القای تجمع ترکیبات حفاظتی نظیر پرولین و همچنین تنظیم فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی، نقش مؤثری در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی ایفا می‌کند. بخش مهمی از سازوکار عملکرد اسید سالیسیلیک در مقابله با تنش‌ها به توانایی آن در کنترل و خنثی‌سازی گونه‌های فعال اکسیژن مربوط می‌شود؛ به‌گونه‌ای که از طریق تقویت سامانه‌های آنتی‌اکسیدانی، از بروز آسیب‌های اکسیداتیو در سلول‌های گیاهی جلوگیری می‌کند. همچنین گزارش شده است که کاربرد این ترکیب می‌تواند باعث افزایش میزان پلی‌آمین‌هایی نظیر پوترسین، اسپرمیدین و اسپرمین در گیاه شود که این ترکیبات در حفظ پایداری غشاهای سلولی و افزایش تحمل گیاه به شرایط تنش نقش دارند.

مطالعات مختلف نشان داده‌اند که تیمار گیاهان با اسید سالیسیلیک می‌تواند سبب افزایش وزن دانه شود که این امر عمدتاً ناشی از انتقال بیشتر مواد فتوسنتزی تولیدشده در برگ‌ها به دانه‌ها است. افزون بر این، در شرایط تنش، کاربرد اسید سالیسیلیک با افزایش سطح برگ، وزن خشک اندام‌های هوایی و میزان کلروفیل، موجب بهبود رشد و توسعه گیاه می‌شود. برخی پژوهش‌ها نیز بیان کرده‌اند که محلول‌پاشی برگ‌ها با اسید سالیسیلیک در گندم با بهبود صفات رشدی از جمله افزایش ارتفاع گیاه، افزایش تعداد و سطح برگ سبز، افزایش قطر ساقه و افزایش وزن خشک برگ و ساقه، در نهایت به افزایش تولید و عملکرد محصول منجر می‌شود. به‌طور کلی، استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی به‌عنوان یکی از راهکارهای مؤثر در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی مورد توجه قرار گرفته است. این ترکیبات از طریق فعال‌سازی سازوکارهای دفاعی گیاه، تنظیم فرآیندهای فیزیولوژیکی و کاهش خسارت‌های ناشی از تنش، می‌توانند نقش مهمی در بهبود رشد و عملکرد گیاهان در شرایط نامساعد محیطی ایفا کنند.

جدول ۴. کاهش طول ریشه و ساقه ناشی از تنش گرما (Samat et al., 2025)

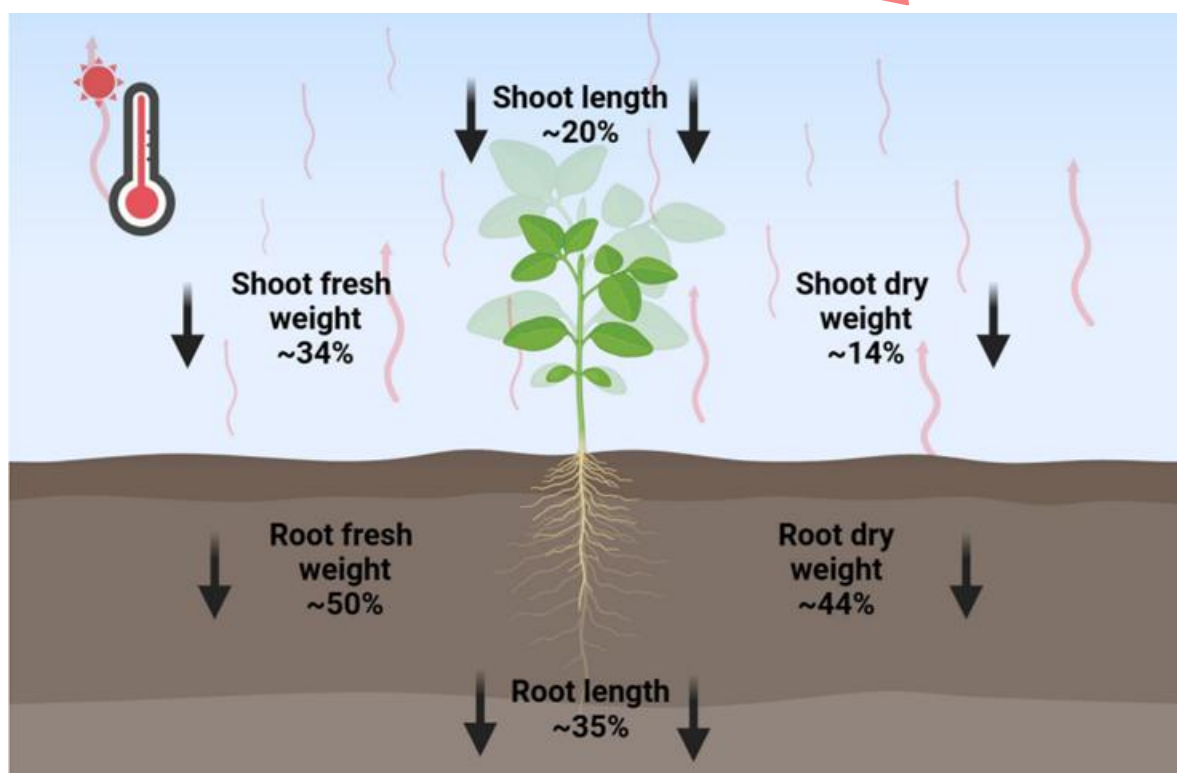
Table 4. Reduction in root and shoot length caused by heat stress

Plant species	Decrease in length	T°C	Duration of heat stress treatment	References
<i>Hordeum vulgare</i>	26% ↓	34°C	12 days	Naz et al., 2022
<i>Oryza sativa</i>	12% ↓	42°C	5 days	Sailaja et al., 2014
<i>Zea mays</i>	35.42% ↓	36°C	8 days	Xia et al., 2021
<i>Solanum lycopersicum</i>	48.07% ↓	40°C	4 weeks	Guo et al., 2022
<i>Arabidopsis thaliana</i>	55% ↓	30°C	10 days	Yang et al., 2017
Shoot length				
<i>Hordeum vulgare</i>	14% ↓	34°C	12 days	Naz et al., 2022
<i>Oryza sativa</i>	14% ↓	42°C	5 days	Sailaja et al., 2014
<i>Zea mays</i>	6.4% - 8.8% ↓	38°C	15 days	Hussain et al., 2016

<i>Solanum lycopersicum</i>	59.1% ↓	40°C	4 weeks	Guo et al., 2022
<i>Arabidopsis thaliana</i>	5 - 10% ↓	28°C	10 days	Ibañez et al., 2017

فلش‌های رو به پایین (↓) نشان دهنده تغییرات منفی هستند. T°C، دما بر حسب سانتی‌گراد.

Arrows heads down (↓) represent negative changes. T°C, temperature in Celsius.



شکل ۳. تأثیر تنش گرما بر پارامترهای رشد ریشه و ساقه. این شکل داده‌های میانگین گونه‌ها را نشان می‌دهد که تأثیر تنش گرما بر گونه‌های مختلف زراعی را نشان می‌دهد، همانطور که در جداول ۲-۴ به تفصیل آمده است. خطوط موج‌دار قرمز نشان دهنده افزایش دما هستند؛ فلش‌های سیاه پررنگ نشان دهنده کاهش پارامترهای رشد هستند (Samat et al., 2025)

Fig 3. Effect of heat stress on root and shoot growth parameters. This figure presents species-averaged data illustrating the impact of heat stress on various crop species, as detailed in Tables 2-4. Red wavy lines indicate an increase in temperature; Bold black arrows represent the reduction of growth parameters

نتیجه‌گیری

تنش گرما؛ تهدیدی بنیادین برای امنیت غذایی در عصر تغییرات اقلیمی

تنش گرما امروزه به‌عنوان یکی از اصلی‌ترین محدودیت‌های محیطی، تولید پایدار محصولات زراعی را در مقیاس جهانی به چالش کشیده است. با افزایش میانگین دمای کره زمین، گیاهان زراعی بیش از هر زمان دیگری با تنش‌های حرارتی مواجه هستند. این تنش با اختلال در فرایندهای حیاتی گیاه، از جمله کاهش بهره‌وری دستگاه فتوسنتزی، به‌ویژه فتوسیستم II، برهم‌خوردن تعادل اسمزی، انباشت گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) و در نتیجه بروز تنش اکسیداتیو، و تخریب ساختار غشاهای سلولی، رشد رویشی و

زایشی را به شدت محدود می‌کند. شدت این خسارت‌ها تابعی از ژنوتیپ گیاه، مرحله فنولوژیک مواجهه با تنش، به‌ویژه در زمان گرده‌افشانی و پر شدن دانه، شدت و مدت زمان وقوع گرما و شرایط اقلیمی منطقه است که در نهایت به افت شدید عملکرد اقتصادی محصول منجر می‌شود.

راهبردهای نوین برای مقابله با تنش‌های حرارتی

برای کاهش پیامدهای منفی تنش گرما، بهره‌گیری از رویکردهای چندجانبه ضروری است. در سطح ژنتیکی، اصلاح و معرفی ارقام متحمل با استفاده از ابزارهای پیشرفته‌ای نظیر ویرایش ژنوم (CRISPR)، نشانگرهای مولکولی و مهندسی مسیرهای بیوسنتزی پروتئین‌های شوک حرارتی (HSPs)، پتانسیل بالایی در ارتقای مقاومت گیاهان دارد. در سطح مدیریت مزرعه، استراتژی‌هایی نظیر مدیریت دقیق تغذیه، به‌ویژه پتاسیم و سیلیکون، استفاده از ترکیبات محافظت‌کننده مانند پرولین و اسید سالیسیلیک، بهینه‌سازی مدیریت آبیاری برای کاهش دمای کانوپی، و همچنین تطبیق تاریخ کاشت با الگوهای تغییر اقلیم، از جمله راهکارهای عملیاتی هستند که می‌توانند اثرات مخرب گرما را تعدیل کنند.

ضرورت مطالعات تلفیقی و رویکردهای چندبعدی

توسعه راهکارهای پایدار، نیازمند گذار از مطالعات تک‌بعدی به سوی پژوهش‌های یکپارچه و چندرشته‌ای است. از آنجا که در بسیاری از اکوسیستم‌های زراعی، تنش گرما به‌طور هم‌زمان با تنش خشکی در مراحل انتهایی فصل رشد رخ می‌دهد، تمرکز بر اصلاح و انتخاب ژنوتیپ‌های دارای تحمل مضاعف به گرما و خشکی باید در اولویت برنامه‌های به‌نژادی قرار گیرد. این امر مستلزم درک عمیق تعاملات پیچیده میان صفات فیزیولوژیک، مانند هدایت روزنه‌ای، واکنش‌های مولکولی و عملکرد نهایی در شرایط تنش ترکیبی است. تنها با تلفیق داده‌های ژنومیکس، پروتئومیکس و متابولومیکس با ارزیابی‌های مزرعه‌ای می‌توان به درک کاملی از سازوکارهای دفاعی گیاه دست یافت و ابزارهای لازم برای اصلاح هوشمند را فراهم کرد.

چشم‌انداز کاربردی: از آزمایشگاه تا مزرعه

یافته‌های حاصل از مطالعات مرور سیستماتیک، نقشه راه ارزشمندی را برای کنشگران عرصه کشاورزی ترسیم می‌کند. برای محققان و اصلاح‌گران، تمرکز بر شناسایی شاخص‌های غربالگری سریع و قابل اعتماد، مانند فلورسانس کلروفیل و پایداری غشا، و تلفیق آن‌ها با تحلیل‌های چندمتغیره، گام اصلی در تسریع فرایند معرفی ارقام جدید است. برای کشاورزان نیز، به‌کارگیری دستورالعمل‌های مدیریتی مبتنی بر شواهد علمی، از انتخاب ارقام اصلاح‌شده و تنظیم بهینه تاریخ کاشت تا مدیریت دقیق نهاده‌ها، می‌تواند ریسک خسارات ناشی از تنش‌های اقلیمی را به حداقل برساند. در نهایت، تقویت ظرفیت انطباق‌پذیری محصولات نه تنها یک هدف علمی، بلکه ضرورتی استراتژیک برای حفظ امنیت غذایی و تضمین پایداری تولید در دهه‌های آینده است.

منابع

Abhari A. Seydabadi, M. & Kermani M. 2023. Study of physiological tolerance of sugar beet to drought stress with salicylic acid consumption. *Journal of Crop Science Research in Arid Regions*, 5(2) 429-446. [10.22034/csrar.2023.356848.1268](https://doi.org/10.22034/csrar.2023.356848.1268)

Abhari, A. (2023). Terminal physiologic heat stress adjustment and changes during developmental stages of wheat with the use of humic acid in two soil types. *Plant Research Journal*, 35(4), 1–13. <https://doi.org/20.1001.1.23832592.1401.35.4.8.8>

Abhari, A. (2026). Study of water productivity and nitrogen use efficiency of wheat in two different soil types. *Journal of Ecohydrology*, 12(4), 1068–1089. <https://doi.org/10.22034/jpr.2025.8578.3392>

Baniwal, S. K., Bharti, K., Chan, K. Y., Fauth, M., Ganguli, A. & Kotak, S. (2004). Heat stress response in plants: A complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors. *Journal of Biosciences*, 29, 471–487. <https://doi.org/10.1007/BF02712120>

Basu, P. S., Chaturvedi, S. K., Gaur, P. M., Mondal, B., Meena, S. K., Das, K., Kumar, V., Tewari, K., & Sharma, K. (2022). Physiological mechanisms of tolerance to drought and heat in major pulses for improving yield under stress environments. In *Plant Response Mechanisms to Abiotic Stresses*, IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.106054>

Baum, M. E., Licht, M. A., Huber, I., & Archontoulis, S. V. (2020). Impacts of climate change on the optimum planting date of different maize cultivars in the central US Corn Belt. *European Journal of Agronomy*, 119, 18–42. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126101>

Boamah, S., Ojangba, T., Zhang, S., Zhu, N., Osei, R., Tiika, R. J., & Xu, B. (2023). Evaluation of salicylic acid (SA) signaling pathways and molecular markers in *Trichoderma*-treated plants under salinity and *Fusarium* stresses: A review. *European Journal of Plant Pathology*, 166(3), 74–259. <https://doi.org/10.1007/s10658-023-02660-9>

Candalios, J. G. (1993). Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiology*, 101(1), 7–12. <https://doi.org/10.1104/pp.101.1.7>

Chavoushi, M., Najafi, F., Salimi, A., & Angaji, S. A. (2020). Effect of salicylic acid and sodium nitroprusside on growth parameters, photosynthetic pigments, and secondary metabolites of safflower under drought stress. *Scientia Horticulturae*, 259, 10–23. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108823>

Chhabra, M., Dhawan, A., Sangwan, N., Dhawan, K., & Singh, D. (2013). *Phytohormones induced amelioration*, 14(5), 9643–9684. <https://doi.org/10.3390/ijms14059643>

Choudhary, S., Bhat, T. M., Alwutayd, K. M., Abd El-Moneim, D., & Naaz, N. (2024). Salicylic acid enhances thermotolerance and antioxidant defense in *Trigonella foenum-graecum* L. under heat stress. *Heliyon*, 11(6), e27227. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e27227>

Cingoz, G. S., & Gurel, E. (2016). Effects of salicylic acid on thermotolerance and cardenolide accumulation under high temperature stress in *Digitalis trojana*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 105, 145–149. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.04.023>

Clarke, S. M., Cristescu, S. M., Miersch, O., Harren, F. J. M., Wasternack, C., & Mur, L. A. J. (2009). Jasmonates act with salicylic acids to confer basal thermotolerance in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 182(1), 175–187. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02735.x>

Conde, A., Chaves, M. M., & Gerós, H. (2011). Membrane transport, sensing and signaling in plant adaptation to environmental stress. *Plant Cell Physiology*, 52(9), 1583–1602. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr107>

Dinarvandi, M., Rahnama, R., Meskarbashee, M., & Zoufan, P. (2025). Foliar application of salicylic acid effects on photosynthesis, antioxidant enzymes, and yield of canola under terminal heat stress. *Plant production*. 18 (2), 87–112. <https://doi.org/10.22069/ejcp.2025.23526.2674>

Djanaguiraman, M., Prasad, P. V. V., & Al-Khatib, K. (2011). Ethylene perception inhibitor 1-MCP decreases oxidative damage in soybean leaves through enhanced antioxidant defense under high temperature stress. *Environmental and Experimental Botany*, 71(2), 215–223. [10.1016/j.envexpbot.2010.12.006](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.12.006)

Edreira, J. I. R., & Otegui, M. E. (2012). Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Differences in crop growth, biomass partitioning, and reserve use. *Field Crops Research*, 130, 87–98. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.02.009>

Edreira, J. I. R., Carpici, E. B., Sammarro, D., & Otegui, M. E. (2011). Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *Field Crops Research*, 123, 62–73. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.04.015>

- El Sabagh, A., Islam, M. S., Hossain, A., Iqbal, M. A., Mubeen, M., Waleed, M. & Abdelhamid, M. T. (2023). Phytohormones as growth regulators during abiotic stress tolerance in plants. *Frontiers in Agronomy*, 4, 1-16. <https://doi.org/10.3389/fagro.2022.765068>
- El-Bassiony, A. M., Ghoname, A. A., El-Awadi, M., Fawzy, Z., & Gruda, N. (2012). Ameliorative effects of brassinosteroids on snap bean productivity under high temperature. *Gesunde Pflanzen*, 64(4), 175–182. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10343-012-0286-x>
- Feng, D., Jia, X., Yan, Z., Li, J., Gao, J. & Xiao, W. (2023). Underlying mechanisms of exogenous substances involved in alleviating plant heat stress. *Plant Stress* 10, 100288. doi: 10.1016/j.stress.2023.100288. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100288>
- Garatuza-Payan, J., Argenteal-Martinez, L., Yapez, E. A., & Arredondo, T. (2018). Initial response of phenology and yield components of wheat under experimental warming in the Yaqui Valley. *PeerJ*, 6, e5064. <https://doi.org/10.7717/peerj.5064>
- Gibson, L. R., & Paulsen, G. M. (1999). Yield components of wheat grown under high temperature stress during reproductive growth. *Crop Science*, 39, 1841–1846. <https://doi.org/10.2135/CROPSCI1999.3961841X>
- Gunawardhana, M., & De Silva, C. (2012). Impact of temperature and water stress on growth and yield of okra. *Tropical Agricultural Research*, 23(1). <https://doi.org/10.4038/TAR.V23I1.4634>
- Guo, T., Gull, S., Ali, M. M., Yousef, A. F., Ercisli, S. & Kalaji, H. M. (2022). Heat stress mitigation in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) through foliar application of gibberellic acid. *Scientific Reports* 12, 11324. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-15590-z>
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M. M., & Fujita, M. (2013). Exogenous nitric oxide alleviates heat-induced oxidative stress in wheat seedlings. *Australian Journal of Crop Science*, 6, 1314–1323. <https://doi.org/full/10.5555/20123284691>
- Hu, X., Liu, R., Li, Y., Wang, W., Tai, F. & Xue, R. (2010). Heat shock protein 70 regulates abscisic acid-induced antioxidant responses in maize under combined drought and heat stress. *Plant Growth Regulation*, 60, 225–235. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06214-5>
- Huang, W., Wang, Y., Li, X., & Zhang, Y. (2020). Biosynthesis and regulation of salicylic acid and N-hydroxyproline in plant immunity. *Molecular Plant*, 13(1), 31–41. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.12.008>
- Humphreys, E., & Gaydon, D. S. (2015). Options for increasing productivity of the rice–wheat system in northwest India while reducing groundwater depletion: Part 2. *Field Crops Research*, 173, 68–80. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.11.018>
- Hussain, H. A., Meh, S., Hussain, S., Chen, Y., Ali, S., Zhang, S. & Liao, C. (2019). Interactive effects of drought and heat stresses on maize hybrids. *Scientific Reports*, 9, 3890. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40362-7>
- Hussain, I., Ashraf, M. A., Rasheed, R., Iqbal, M., Ibrahim, M., & Ashraf, S. (2016). Heat shock increases oxidative stress to modulate growth and physico-chemical attributes in diverse maize cultivars. *International Agrophysics* 30, 519–531. <https://doi.org/https://doi.org/10.1515/intag-2016-0023>
- Ibañez, C., Poeschl, Y., Peterson, T., Bellstädt, J., Denk, K. & Gogol-Döring, A. (2017). Ambient temperature and genotype differentially affect developmental and phenotypic plasticity in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology* 17, 114. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1068-5>
- IPCC. (2007). *The physical science basis: Summary for policymakers*. http://www.ipcc.ch/wg1_spm_17apr07.pdf
- Iqbal, M., Raja, N. I., Yasmeen, F., & Hussain, M. (2017). Impacts of heat stress on wheat: A critical review. *Journal of Advanced Crop Science*, 5 (1), 1-9. <https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000251>
- Iqbal, S., Iqbal, M. A., Li, C., Iqbal, A., & Abbas, R. N. (2023). Overviewing drought and heat stress amelioration—From plant responses to microbe-mediated mitigation. *Sustainability* 15, 1671. <https://doi.org/10.3390/su15021671>
- Kadar, R., Muntean, L., Racz, I., Ona, A. D., Ceclan, A., & Hiriscu, D. (2019). Effect of genotype and nitrogen on spring wheat yield. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici*, 47(2), 515–521. <https://doi.org/10.15835/nbha47211376>
- Koo, Y. M., Heo, A. Y., & Choi, H. W. (2020). Salicylic acid as a safe plant protector and growth regulator. *The Plant Pathology Journal*, 36(1), 1–10. <https://doi.org/10.5423/PPJ.RW.12.2019.0295>

Kumar, R. R., Goswami, S., Sharma, S. K., Singh, K., Gadpayle, K. A., Kumar, N. & Rai, R. D. (2012). Protection against heat stress in wheat involves changes in antioxidants, osmolytes, and HSP transcripts. *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry*, 4(4), 83–91. <https://doi.org/full/10.5555/20123181566>

Kumar, S., Sirhindi, G., Bhardwaj, R., Kumar, M., & Arora, P. (2012). Role of 24-epibrassinolide in mitigating high temperature stress in *Brassica juncea*. *Plant Stress*, 6(1), 55–58. [GSBOnline/images/2012/PS_6\(1\)/PS_6\(1\)55-58o.pdf](https://www.gsbonline.com/images/2012/PS_6(1)/PS_6(1)55-58o.pdf)

Lesk, C., Rowhani, P., & Ramankutty, N. (2016). Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 529, 84–87. <https://www.nature.com/articles/nature16467>

Liu, X., Quan, W., & Bartels, D. (2022). Stress memory responses and seed priming correlate with drought tolerance in plants: an overview. *Planta* 255, 45. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03828-z>

Louis, N., Dhankher, O. P., & Puthur, J. T. (2023). Seed priming can enhance and retain stress tolerance in ensuing generations by inducing epigenetic changes and trans-generational memory. *Physiologia Plantarum* 175, e13881. <https://doi.org/10.1111/ppl.13881>

Makvandi, M., Bakhshandeh, A. M., Moshatati, A., Moradi Telavat, M. R., & Khodaei Joghani, A. (2023). Use of nitrogen + sugarcane compost + PGPR on wheat under terminal heat. *Crop Production Journal*, 16(2), 125–148. doi.org/10.22059/jci.2023.358472.2810

Miura, K., & Tada, Y. (2014). Regulation of water, salinity, and cold stress responses by salicylic acid. *Frontiers in Plant Science*, 5, 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00004>

Mohammed, A. R., & Tarpley, L. (2010). High night temperature effects on rice yield. *European Journal of Agronomy*, 33(2), 117–123. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2009.11.006>

Naz, R., Gul, F., Zahoor, S., Nosheen, A., Yasmin, H., Keyani, R., et al. (2022). Interactive effects of hydrogen sulphide and silicon enhance drought and heat tolerance by modulating hormones, antioxidant defence enzymes and redox status in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Biology*. 24, 684–696. <https://doi.org/10.1111/plb.13374>

Neiff, N., Trachsel, S., Valentinuz, O. R., Balbi, C. N., & Andrade, F. H. (2016). High temperatures around flowering in maize. *Crop Science*, 56, 2702–2712. <https://doi.org/10.2135/cropsci2015.12.0755>

Nuttall, J. G., Barlow, K. M., Delahunty, A. J., Christy, B. P., & O'Leary, G. J. (2018). Acute high-temperature response in wheat. *Crop Ecology & Physiology*, 110(4), 1296–1308. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.07.0392>

Okuda, T., Matsuda, Y., Yamanaka, A., & Sagisaka, S. (1991). Cold-induced hydrogen peroxide accumulation in wheat leaves. *Plant Physiology*, 97(3), 1265–1267. <https://doi.org/10.1104/pp.97.3.1265>

Omid, M., Siahpoosh, M. R., Mamghani, R., & Modarresi, M. (2013). Effects of terminal heat stress on wheat traits. *Journal of Crop Production*, 6(4), 33–53. (In Persian) <https://doi.org/10.29252/jcb.12.33.102>

Porter J. R. & Gawith M. 1999. Temperatures and the growth and development of wheat: a review *European Journal of Agronomy*, 10 23–36. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(98\)00047-1](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(98)00047-1)

Rahman, M. A., Chikushi, J., Yoshida, S., & Karim, A. (2009). Wheat genotypes under high temperature. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, 34(3), 360–372. <https://doi.org/10.4161/psb.24564>

Rahnama, A., Salehi, F., Meskarbasheh, M., Khanlou, M., Ghorbanpour, M., & Harrison, M. T. (2024). High temperature alters physicochemical parameters of safflower. *BMC Plant Biology*, 24, 1080. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05781-3>

Rajala A., Hakala K., Makela P., Muurinen S. & Peltonen-Sainio P. 2009. Spring wheat response to timing of water deficit through sink and grain filling capacity. *Field Crop Research*. 114: 263-271. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.08.007>

Rajinder, P., Mahajan, G., Sardana, V., & Chauhan, B. S. (2017). Sowing date effects on rice. *Field Crops Research*, 206, 138–148. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.01.025>

Rivero, R. M., Mittler, R., Blumwald, E., & Zandalinas, S. I. (2022). Developing climate-resilient crops. *The Plant Journal*, 109(2), 373–389. <https://doi.org/10.1111/tpj.15483>

- Sailaja, B., Anjum, N., Vishnu Prasanth, V., Sarla, N., Subrahmanyam, D. & Voleti, S. R. (2014). Comparative study of susceptible and tolerant genotype reveals efficient recovery and root system contributes to heat stress tolerance in rice. *Plant Molecular Biology Reporter*. 32, 1228–1240 . <https://doi.org/10.1007/s11105-014-0728-y>
- Samat AT, Soltabayeva A, Bekturova A, Zhanassova K, Auganova D, Masalimov Z, Srivastava S, Satkanov M & Kurmanbayeva A. 2025. Plant response to heat stress and advanced to mitigation strategies. *Frontiers in plant science*. 1-19. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1638213>.
- Sangwan, S., Shameem, N., Singh, Y., Tanwar, H., Parray, J. A., Jatav, H. S. & Poczar, P. (2022). Role of salicylic acid in combating heat stress. *Frontiers in Bioscience*, 27(11), 310. <https://doi.org/10.31083/f.b.12711310>.
- Santos, T. B., Ribas, A. F., Souza, S. G. H., Budzinski, I. G. F., & Domingues, D. S. (2022). Physiological responses to drought, salinity, and heat in plants. *Stresses*, 2, 113–135. <https://doi.org/10.3390/stresses2010009>
- Shang, M. R., Shang, S., Yu, J., Wu, J., & Jiang, D. (2016). Grain filling and climate change in wheat. *Pakistan Journal of Botany*, 48(6), 2359–2366. <https://doi.org/10.22069/EJCP.2021.18042.2334>
- Singh, B., & Usha, K. (2003). Salicylic acid induced changes in wheat seedlings under water stress. *Plant Growth Regulation*, 39, 137–141. <https://doi.org/10.1023/A:1022556103536>
- Stevanović, B., Šinžar, J., & Glišić, O. (1997). Electrolyte leakage in Gesneriaceae species. *Biologia Plantarum*, 40, 299–303. <https://doi.org/10.1023/A:1001037124251>
- Tian, B., Zhu, J., Nie, Y., Xu, C., Meng, Q., & Wang, P. (2019). Adjusting sowing date to mitigate heat and chilling stress in maize. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 205(1), 77–87. <https://doi.org/10.1111/jac.12299>
Digital Object Identifier (DOI)
- Tian, R. C., Sinclair, T. R., & Bennett, J. M. (1990). Temperature and radiation effects on maize yield. *Agronomy Journal*, 82, 338–343. <https://doi.org/10.2134/agronj1990.00021962008200020033x>
- Rahman, H., Malik, S. A., & Saleem, M. (2004). Heat tolerance of cotton during fruiting stage. *Field Crops Research*, 85(2–3), 149–158. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(03\)00159-X](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(03)00159-X)
- Viswanathan, C., & Khanna-Chopra, R. (2001). Heat stress effects on grain growth and protein synthesis in wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 186(1), 1–7. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037x.2001.00432>
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61(3), 199–223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
- Wassie, M., Zhang, W., Zhang, Q., Ji, K., Cao, L., & Chen, L. (2020). Exogenous salicylic acid reduces heat-induced damage in alfalfa. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 191, 110206. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110206>
- Wong, W. S., Tan, S. N., Ge, L., Chen, X., & Yong, J. W. H. (2015). Importance of phytohormones and microbes in biofertilizers. In D. K. Maheshwari (Ed.), *Bacterial Metabolites in Sustainable Agroecosystems* (pp. 58–105). Springer. <https://doi.org/10.1002/9781394211548>
- Xia, Z., Zhang, G., Zhang, S., Wang, Q., Fu, Y., & Lu, H. (2021). Efficacy of root zone temperature increase in root and shoot development and hormone changes in different maize genotypes. *Agriculture* 11(6), 1-13. <https://doi.org/10.3390/agriculture11060477>.
- Yang, W., Zhou, Z., & Chu, Z. (2023). Emerging roles of salicylic acid in plant saline stress tolerance. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(4), 33-88. <https://doi.org/10.3390/ijms24043388>
- Yang, X., Dong, G., Palaniappan, K., Mi, G., & Baskin, T. I. (2017). Temperature- compensated cell production rate and elongation zone length in the root of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 40, 264–276. <https://doi.org/10.1111/pce.12855>.
- Yun-Ying, C., Hua, D., Li-Nian, Y., Zhi-Qing, W., Li-Jun, L., & Jian-Chang, Y. (2009). Effect of high temperature on grain yield and physiological traits in rice. *Acta Agronomica Sinica*, 35(3), 512–521. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1006.2009.00512>
- Zheng, Y., Cai, Z., Wang, Z., Maruza, T. M., & Zhang, G. (2025). The genetics and breeding of heat stress tolerance in wheat: advances and prospects. *Plants* 14, 148-160. <https://doi.org/10.3390/plants14020148>