



A review of physiological and biochemical aspects of heat stress in rice

Soheil Karamniya¹, Pooya Aalae Bazkiaee² & Alireza Haghghi Hasanalideh³ ✉

¹ PhD Student in agrotechnology, Faculty of Agriculture, Guilan University, Rasht, Iran.

² Graduated Ph.D., Department of Agronomy, Plant Production Faculty, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran.

³ Assistant Professor, Rice Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Rasht, Iran.

✉ Corresponding author. E-mail: mailto:haghghi.ag@gmail.com

ABSTRACT

Global warming has increased the earth's average temperature, and the tensions resulting from extreme heat have increased in different regions. Heat stress occurs in the form of an increase in temperature beyond the critical threshold for a certain period of time in different stages of the growth of crop plants. Therefore, the quantitative and qualitative changes in crop plants, including rice, as a result of heat stress caused by the global increase in temperature is one of the most critical concerns in many rice-growing regions of the world, including our country. Plants were adapted to heat stress by changing physiological, biochemical, and molecular metabolism. A stable photosynthetic system can reduce heat damage and increase grain yield under heat-stress conditions. The damage caused by high temperatures can be different in different rice growth stages, from germination to seedling stage, flowering, and seed ripening. The flowering and seed-filling stages are heat-sensitive stages in rice plants. Thermal damage in these stages can cause significant economic losses to rice production. In this article, an attempt has been made to review the physiological changes of rice under the influence of heat stress. The studied changes include the biochemical reaction of the plant during heat stress (electrolyte leakage, lipid peroxidation level and antioxidant enzyme activity), photosynthesis, membrane changes, plant changes to tolerate or escape from heat stress, changes in metabolism at the physiological, biochemical and molecular levels, adaptation to heat, regulating the activity of transcription factors related to heat stress response and changes in the expression pattern of genes under the influence of heat stress. Also, the relationship between heat stress and the biochemical characteristics that determine the quality of rice and the factors affecting the efficiency of rice grain quality, including the metabolic activities of sugar and starch and the gene expression of quality traits of rice under the influence of heat stress, were studied. Finally, the ability of rice breeding to deal with heat stress was reviewed. In the discussion of breeding for heat tolerance in rice, heritability and genetic diversity of traits related to heat stress tolerance, the results of studies conducted in the field of identifying QTLs for heat tolerance, the use of classical crossing to introduce varieties resistant to heat stress, induced mutation in breeding rice was evaluated for increased heat stress tolerance. The results have shown that rice can tolerate non-lethal heat stress by avoiding, escaping, or physical changes at the cellular level, such as changing the physical state of the membrane, synthesis of specialized heat shock proteins, and enhancing anti-oxidative defense. Changes in the physical state of the membrane and its compounds, the production of heat shock proteins, transcription factors, osmolytes, and increasing the level of antioxidant defense are the key processes to maintain the cellular oxidation-reduction balance in heat stress. Investigating the quality changes of rice under heat stress showed that the decrease in the level of enzymes in the synthesis of sucrose and starch causes significant damage to the yield and quality of the grain in hot weather. Also, the identification of several QTLs for heat tolerance, induction mutation, classical breeding using the crossing of a high-quality variety and a heat stress-resistant variety had favorable results in the identification and introduction of heat stress-resistant cultivars. Based on the reviewed results, it can be concluded that heat stress is an inevitable condition in rice cultivation; therefore, identifying and reviewing its physiological changes can be very important and provide appropriate breeding goals.

Keywords: Heat shock protein, biotic stress, rice quality.

Article Type: Research Article

Article history: Received: 24 Dec 2023, Revised: 25 Jan 2023, Accepted: 23 Feb 2023, Published online: 28 Mar 2023

Cite this article: Karamniya, S., Aalae Bazkiaee, P. & Haghghi Hasanalideh, A. (2023). A review of physiological and biochemical aspects of heat stress in rice. *Cereal Biotechnology and Biochemistry*, 2 (1), 105-131. DOI: [10.22126/cbb.2023.8606.1028](https://doi.org/10.22126/cbb.2023.8606.1028)





مروری بر جنبه‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی تنش گرما در برنج

سهیل کرم‌نیا^۱، پویا اعلائی بازکیایی^۲ و علیرضا حقیقی حسنعلیده^۳

^۱ دانشجوی دکتری اگروتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران.

^۲ دانش آموخته دکتری زراعت گرایش اکولوژی، دانشکده تولیدات گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران.

^۳ استادیار، مؤسسه تحقیقات برنج کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران.

✉ نویسنده مسئول. رایانامه: haghighi.ag@gmail.com

چکیده

گرمایش جهانی میانگین دمای زمین را افزایش داده است و تنش‌های حاصل از گرمای شدید در مناطق مختلف افزایش یافته است. تنش گرمایی به صورت افزایش دما فراتر از آستانه بحرانی برای مدت معین در مراحل مختلف رشد گیاهان زراعی رخ می‌دهد. بر این اساس تغییرات کمی و کیفی گیاهان زراعی از جمله برنج در اثر تنش گرمایی ناشی از افزایش جهانی دما یکی از دغدغه‌ها و نگرانی‌های مهم در بسیاری از مناطق برنج خیز دنیا از جمله کشور ما محسوب می‌شود. گیاهان با تغییر متابولیسم در سطوح فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی با تنش گرمایی سازگار می‌شوند. یک سیستم فتوسنتزی پایدار می‌تواند آسیب ناشی از حرارت را کاهش دهد و عملکرد دانه را تحت شرایط تنش گرمایی افزایش دهد. آسیب ناشی از دمای بالا می‌تواند در مراحل مختلف رشد برنج، از مرحله جوانه‌زنی تا گیاهچه‌ای، گلدهی و رسیدگی دانه متفاوت باشد. مراحل گلدهی و پر شدن دانه از مراحل حساس به گرما در گیاه برنج هستند. آسیب حرارتی در این مراحل می‌تواند زیان اقتصادی قابل توجهی را به تولید برنج وارد کند. در این مقاله سعی شده است تا تغییرات فیزیولوژیکی برنج تحت تاثیر تنش گرمایی مورد ارزیابی قرار گیرد. تغییرات مورد بررسی شامل واکنش بیوشیمیایی گیاه (نشت الکترولیت، سطح پراکسیداسیون لیپیدی و فعالیت آنزیم آنتی‌اکسیدانی)، سطح فتوسنتز، تغییرات غشایی، تغییرات گیاه جهت تحمل یا فرار از تنش، تغییر متابولیسم در سطوح فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی در جهت سازگاری به گرما، تنظیم فعالیت عوامل رونویسی مرتبط با پاسخ تنش حرارتی و تغییرات الگوی بیان ژن‌ها تحت تاثیر تنش گرمایی است. همچنین در این مطالعه ارتباط تنش گرما و ویژگی‌های بیوشیمیایی تعیین‌کننده کیفیت برنج و عوامل موثر بر کارایی کیفیت دانه برنج از جمله فعالیت‌های متابولیک قند و نشاسته و بیان ژن صفات کیفی برنج تحت تاثیر تنش گرمایی، مورد ارزیابی قرار گرفت. در نهایت بررسی قابلیت اصلاح ارقام برنج برای مقابله با تنش گرمایی مرور گردید. در بحث اصلاح برای تحمل گرما در برنج، وراثت‌پذیری و تنوع ژنتیکی صفات مرتبط با تحمل تنش، نتایج مطالعات صورت گرفته در زمینه شناسایی QTL های مرتبط با تحمل گرما، کاربرد روش‌های کلاسیک جهت معرفی ارقام متحمل به گرما و جهش القایی در اصلاح برنج برای افزایش تحمل تنش گرمایی مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج نشان داده است گیاه برنج می‌تواند تنش گرمایی غیرکشنده را با اجتناب، فرار یا تغییرات فیزیکی در سطح سلولی مانند تغییر وضعیت فیزیکی غشاء، سنتز پروتئین‌های شوک حرارتی تخصصی و دفاع ضد اکسیداتیو تقویت شده، تحمل کنند. تغییرات در وضعیت فیزیکی غشاء و ترکیبات آن، تولید پروتئین‌های شوک حرارتی، عوامل رونویسی، اسمولیت‌ها و افزایش سطح دفاع آنتی‌اکسیدانی، فرآیندهای کلیدی برای حفظ تعادل اکسایش-کاهش سلولی در تنش گرمایی هستند. بررسی تغییرات کیفی برنج تحت تنش گرما نشان داد که کاهش سطح آنزیم‌ها در سنتز ساکارز و نشاسته آسیب قابل توجهی به عملکرد و کیفیت دانه در هوای گرم وارد می‌کند. همچنین، شناسایی چندین QTL برای تحمل گرما، جهش القایی، اصلاح کلاسیک با استفاده از تلاقی وارپته باکیفیت و وارپته مقاوم به تنش گرمایی، نتایج مطلوبی در زمینه شناسایی و معرفی ارقام مقاوم به تنش گرمایی داشته است. بر اساس نتایج بررسی شده می‌توان این نتیجه‌گیری را حاصل نمود که تنش گرمایی، شرایط اجتناب‌ناپذیری در کشت برنج است؛ بنابراین شناسایی و مرور تغییرات فیزیولوژیکی آن می‌تواند بسیار حائز اهمیت باشد و به تعیین اهداف اصلاحی مناسب کمک نماید.

واژه‌های کلیدی: پروتئین شوک حرارتی، تنش غیر زیستی، کیفیت برنج

نوع مقاله: مقاله پژوهشی

نوع مقاله: دریافت: ۱۴۰۱/۱۰/۰۳ اصلاح: ۱۴۰۱/۱۱/۰۵ پذیرش: ۱۴۰۱/۱۲/۰۴ انتشار آنلاین: ۱۴۰۲/۰۱/۰۸

استناد: کرم‌نیا، س.، اعلائی بازکیایی، پ. و حقیقی حسنعلیده، ع. (۱۴۰۲). مروری بر جنبه‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی تنش گرما در برنج. بیوتکنولوژی و بیوشیمی

غلط، ۲ (۱)، ۱۰۵-۱۳۱. DOI: [10.22126/cbb.2023.8606.1028](https://doi.org/10.22126/cbb.2023.8606.1028)



مقدمه

۱۰ درصد از عملکرد برنج از بین برود (Peng *et al.*, 2004).

تغییرات اقلیمی یکی از بزرگترین چالش‌های جهان در عصر حاضر است. این پدیده به عنوان تغییرات قابل توجه در مقادیر متوسط عناصر هواشناسی مانند بارش و دما تعریف می‌شود که برای یک دوره طولانی محاسبه شده است. پیش‌بینی‌های جهانی زیست محیطی حاکی از آن است که در طول قرن بیست و یکم، سطح دمای جهانی احتمالاً بین ۱/۱ تا ۲/۹ درجه سانتی‌گراد برای سناریوهای انتشار کمترین میزان کربن و ۲/۴ تا ۶/۴ درجه سانتی‌گراد برای سناریوهای بالاترین انتشار کربن، افزایش می‌یابد (IPCC, 2012).

کشاورزی یکی از بخش‌هایی است که به طور مستقیم تحت تاثیر تغییر اقلیم قرار می‌گیرد. افزایش دما می‌تواند صدمات جبران‌ناپذیری بر رشد و نمو گیاهان وارد نماید که پیامدهای عمده‌ای بر عملکرد و کیفیت محصولات دارد (Wahid *et al.*, 2007).

یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی در جهان برنج (*Oryza sativa*) می‌باشد که برای پاسخگویی به تقاضای افزایش جمعیت جهان نیاز به افزایش میزان تولید آن است. برنج در طیف وسیعی از شرایط آب و هوایی کشت می‌شود. حدود ۹۰ درصد از محصول جهانی این محصول در آسیا، جایی که ۵۰ درصد از جمعیت آن به برنج به عنوان یک غذای معمولی و روزانه وابسته هستند، کشت و مصرف می‌شود (Pareek *et al.*, 2010). با این وجود تخمین زده شده است که با افزایش یک درجه سانتی‌گراد ممکن است

آسیب ناشی از دمای بالا می‌تواند در مراحل مختلف رشد برنج، از مرحله جوانه‌زنی (Liu *et al.*, 2019) تا گیاهچه‌ای (Wei *et al.*, 2013; Xiao *et al.*, 2014)، گلدهی و رسیدگی دانه متفاوت باشد (Arshad *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2013). مراحل گلدهی و پر شدن دانه از مراحل حساس به گرما در گیاه برنج هستند. آسیب حرارتی در این مراحل می‌تواند زیان اقتصادی قابل توجهی را به تولید برنج وارد کند (Arshad *et al.*, 2017; Dingkuhn *et al.*, 2016; Yan *et al.*, 2016). در طول مرحله گرده‌افشانی، دماهای بالا می‌تواند بر جداسازی بساک‌ها تأثیر بگذارد و همچنین باعث تولید دانه‌های گرده معیوب و متعاقباً مهار باروری و کاهش عملکرد دانه شود (Liu *et al.*, 2020; Wada *et al.*, 2020). آسیب گرمایی به بساک‌ها با دمای اطراف آن‌ها همبستگی مثبت دارد (Fu *et al.*, 2016). در طول فرآیند رسیدن دانه، به‌ویژه در مراحل اولیه پر شدن دانه، دمای بالا منجر به کاهش وزن دانه و تولید دانه‌های گچی و یا پوک می‌شود (Paul *et al.*, 2020). همچنین خسارت دمای بالا به برنج، در بسیاری از کشورهای مناطق گرمسیری و نیمه گرمسیری مانند پاکستان، هند، بنگلادش، چین، تایلند، سودان و برخی دیگر از کشورهای آفریقایی ثبت شده است (Li *et al.*, 2004; Xia and Qi, 2009; Yang *et al.*, 2004; Tian *et al.*, 2009).

فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در مواجهه با تنش گرمایی

در برنج، قرار گرفتن کوتاه‌مدت گیاهچه‌ها در دمای بالا می‌تواند بر ساختار سلولی گیاه تأثیر بگذارد و تغییرات عمده‌ای در کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها رخ دهد، بنابراین منجر به کاهش متابولیسم و در نتیجه کاهش رشد می‌شود (Pareek *et al.*, 1997). از نظر فیزیولوژیک، گیاهان می‌توانند متابولیسم و مورفولوژی خود را در پاسخ به تنش گرمایی تنظیم کنند (Singla *et al.*, 1997). دمای بالا عموماً بیان پروتئین‌های شوک حرارتی ($HSPs^1$) را القا می‌کند و حداقل تا حدی سنتز پروتئین سلولی طبیعی را سرکوب می‌کند (Shah *et al.*, 2011). پروتئین‌های شوک حرارتی در پاسخ به تنش کوتاه‌مدت القا می‌شوند، اما ممکن است برای سازگاری با تنش گرمایی نیز مهم باشند (Pareek *et al.*, 1995). پروتئین‌های شوک حرارتی می‌توانند فتوسنتز، تقسیم مواد جذب شده، کارایی مصرف مواد مغذی و آب و پایداری حرارتی غشاهای سلولی را بهبود یا تثبیت کنند (Wahid *et al.*, 2007). برخی از این پروتئین‌های شوک حرارتی و نگهبان‌های مولکولی به بازایی پروتئین‌های آسیب‌دیده کمک می‌کنند (Kumari *et al.*, 2013). توسعه ارقام برنج مقاوم به تنش گرمایی مستلزم توجه بیش‌تر به سازوکارهای مقاومت گیاه به تنش در سامانه‌های تولید محصولات کشاورزی است (Sailaja *et*

محققان طی بررسی صورت گرفته گزارش کرده‌اند که قرار گرفتن گیاه برنج در دمای بالاتر از ۳۵ درجه سانتی‌گراد برای دوره‌های کوتاه مدت کمتر از یک ساعت، در طول گرده‌افشانی ممکن است منجر به درجات مختلف عقیمی گرده و گلچه شود که منجر به کاهش قابل توجه عملکرد و کیفیت دانه می‌شود (Ye *et al.*, 2015). همچنین داده‌های عملکرد آزمایش‌های مزرعه‌ای نشان می‌دهد که عملکرد برنج، با افزایش دمای شبانه ناشی از گرم شدن کره زمین، کاهش می‌یابد. افزایش دما باعث کاهش سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در تمام مراحل رشد در چرخه زندگی برنج، در هر دو مرحله رویشی و زایشی می‌شود (Sanchez- Reinoso *et al.*, 2014).

با توجه به مطالب مذکور تنش گرمایی تهدیدی جدی برای تولید برنج حتی در حاصل‌خیزترین مناطق جهان می‌باشد. لذا بررسی دقیق فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی دخیل در پاسخ به تنش گرما، اولین گام در مسیر توسعه ارقام مقاوم به تنش گرما و مقابله با تهدیدات ناشی از تغییرات اقلیمی است. در این مقاله سعی شده تا فرآیندهای مرتبط با تنش گرمایی در گیاه برنج به‌منظور ایجاد زیرساخت‌های لازم جهت توسعه ارقام مقاوم به تنش گرما، مورد بررسی قرار گیرد.

¹ Heat Shock Proteins

می‌شود (Hasanuzzaman *et al.*, 2013). گونه‌های فعال اکسیژن (ROS^2)، از جمله اکسیژن منفرد (O_2^1)، سوپراکسید (O_2^-)، رادیکال‌های هیدروکسیل ($OH\bullet$) و پراکسید هیدروژن (H_2O_2)، محصولات جانبی اجتناب‌ناپذیر فتوسنتز هستند (Imlay, 2008). اگرچه گونه‌های فعال اکسیژن برای حفظ انرژی جریان‌های متابولیک، بهینه‌سازی عملکرد سلول و کنترل مسیرهای سیگنال‌دهی نظام‌مند کل گیاه مهم است ولی تجمع بیش‌ازحد آن‌ها در شرایط تنش مانند دماهای بالا، مولکول‌های ضروری را از بین می‌برد و پروتئین‌ها و سامانه‌های غشایی را تغییر می‌دهد (Miller *et al.*, 2010; Niu and Xiang, 2018). تجمع گونه‌های فعال اکسیژن ناشی از گرما بر رشد و نمو گیاه برنج در طول چرخه زندگی آن، از جوانه‌زنی بذر تا رشد گیاهچه و بلوغ دانه تأثیر می‌گذارد (Zhao *et al.*, 2018; Qiu *et al.*, 2019; Rezaul *et al.*, 2019). مطالعات مختلف نشان داده است که گونه‌های برنج دارای ظرفیت آنتی‌اکسیدانی قوی عموماً در برابر دماهای بالا مقاوم‌تر هستند و میزان و فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها با تحمل گرما در گیاهان برنج همبستگی مثبت دارد (El-Esawi and Alayafi, 2019; Chakraborty and Bhattacharjee, 2015). علاوه بر این، گونه‌های فعال اکسیژن در بافت‌های رویشی گیاه برنج می‌تواند به طور مستقیم بر عملکرد و کیفیت دانه آن تأثیر بگذارد. سوپر اکسید دیسموتاز منگنزا (manganese

al., 2015). ژنتیک تحمل گرما به خوبی درک نشده است، اما پیچیده است و توسط چندین ژن کنترل می‌شود (Wahid *et al.*, 2007; Xue *et al.*, 2012; Driedonks *et al.*, 2016).

شاخص‌های کلیدی فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی تحمل تنش گرمایی شامل نشت الکترولیت، سطح پراکسیداسیون لیپیدی یعنی محتوای مالون دی‌آلدئید (MDA) و فعالیت آنزیم آنتی‌اکسیدانی می‌باشند (Campos *et al.*, 2003; Bajji *et al.*, 2001). دمای بالا همچنین ممکن است از طریق پراکسیداسیون لیپیدی بر پایداری غشاء تأثیر بگذارد و منجر به تولید یون‌های پراکسید و MDA شود. تغییر در غلظت مالون دی‌آلدئید، شاخص خوبی برای یکپارچگی ساختاری غشاء تحت تنش دما است (Sanchez-Reinoso *et al.*, 2014). نتایج پژوهش‌ها نشان داده است که افزایش تنش دما ۳۰/۳۷ درجه سانتی‌گراد (روز/ شب) باعث افزایش محتوای MDA و درصد نشت الکترولیتی در برنج می‌شود (Liu *et al.*, 2013). در برنج تنش گرمایی طیف وسیعی از فرآیندهای فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی را تغییر می‌دهد که بر رشد و عملکرد محصول تأثیر می‌گذارند (Hasanuzzaman *et al.*, 2013). فتوسنتز به تنش گرمایی بسیار حساس است و در دمای بالاتر از ۳۵ درجه سانتی‌گراد ۵۰ درصد کاهش می‌یابد. یکی دیگر از پیامدهای عمده فیزیولوژیکی تنش گرمایی، افزایش سطوح گونه‌های اکسیژن فعال در سلول‌ها است که منجر به تنش اکسیداتیو

² Reactive oxygen species

SOD 1) پروتئینی موضعی گلژی/پلاستید است که با بیان بیش از حد به طور قابل توجهی تحمل گرمایی برنج تراریخته را افزایش می‌دهد، که دارای توانایی بیشتر در حذف گونه‌های فعال اکسیژن است و دانه‌هایی با کیفیت بهتر نسبت به برنج وحشی تولید می‌کند (Shiraya et al., 2015). مطالعات نشان می‌دهد که شوک گرمایی باعث می‌شود گیاه برنج بیش از حد گونه‌های فعال اکسیژن تولید کنند. در مقابل، به نظر می‌رسد فعال‌سازی سیستم تقسیم گونه‌های فعال اکسیژن (از بین بردن گونه‌های فعال اکسیژن به‌وسیله برش) در گیاهان آسیب‌دیده یک واکنش متعارف در طول فرآیند سازگاری با این تغییر محیطی باشد و همچنین باید بیان داشت که ظرفیت حذف گونه‌های فعال اکسیژن گیاه آسیب‌دیده معمولاً با کاهش گرمایی به بافت‌های رویشی و دانه‌ها مطابقت دارد. در مرحله بعد تجمع بیش از اندازه رادیکال‌های آزاد اکسیژن در جذب آسمیلات‌های ارسالی به برگ تأثیر می‌گذارد. برای کاهش اثرات سمی گونه‌های فعال اکسیژن، آنزیم‌های مهارکننده رادیکال در سلول‌های آسیب‌دیده فعال می‌شوند. آنزیم‌های مهارکننده رادیکال توسط فرآیندهای تولید ATP، مانند گلیکولیز و مسیرهای چرخه تری‌کربوکسیلیک اسید (TCA) تحریک و انرژی می‌گیرند (Yang et al., 2020). این موضوع نشان‌دهنده مصرف مقادیر زیادی انرژی برای حذف گونه‌های فعال اکسیژن توسط گیاه آسیب‌دیده از سلول‌های روی برگ‌ها در شرایط تنش گرمایی است.

گیاهان می‌توانند تنش گرمایی غیرکشنده را با اجتناب، فرار یا تغییرات فیزیکی در سطح سلولی مانند تغییر وضعیت فیزیکی غشاء، سنتز پروتئین‌های شوک حرارتی تخصصی و دفاع ضد اکسیداتیو تقویت شده، تحمل کنند (Bahuguna and Jagadish, 2015). در جدول ۱ خلاصه مطالعات مربوط به پروتئین‌های شوک حرارتی گیاهی و تنش‌های محیطی غیرزنده در گیاه برنج گردآوری شده است.

پروتئین‌های شوک حرارتی گیاهی با عنوان چاپرون^۳، نقشی محوری در ایجاد تحمل به تنش‌های محیطی زنده و غیرزنده ایفا می‌کنند. علاوه بر این، ثبات غشاء را افزایش می‌دهد و گونه‌های فعال اکسیژن را با تنظیم افزایشی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی سم‌زدایی می‌کنند. از گونه‌های فعال اکسیژن به‌عنوان سیگنالی برای مولکول‌ها جهت القای تولید پروتئین‌های شوک حرارتی استفاده می‌شود. همچنین پروتئین‌های شوک حرارتی با تجمع و پایداری پروتئین‌های مرتبط با بیماری‌زایی (PR^۴) تحت تنش‌های زیستی مختلف، ایمنی گیاه را افزایش می‌دهد. زیرخانواده sHSP فراوان‌ترین پروتئین شوک حرارتی در گیاهان است. در برنج، گزارش شده است که ژن‌های کدکننده sHSP، شامل *OsHSP26.7*، *OsHSP23.2*، *OsHSP17.9A*، *OsHSP17.4* و *OsHSP16.9A* به‌عنوان یک پاسخ حرارتی در مراحل گیاهچه‌ای و همچنین گلدھی تنظیم می‌شوند. تجزیه و تحلیل بیشتر نشان داد که سطح بیان این

³ Chaperones

⁴ Pathogenesis-related

OsHSP82 می‌تواند متابولیسم نیتروژن را تحت تأثیر قرار دهد، درحالی که *OsHSP81-1* در حفظ سنتز قند یا نشاسته در برنج در هوای گرم نقش دارد و شدت بیان هر دو به‌طور مستقیم بر تحمل حرارت برنج تأثیر می‌گذارد (Chen *et al.*, 2014). پروتئین‌های خانواده *HSP100* عمدتاً نقش پروتئین‌زدایی یا تجزیه‌کننده را ایفا می‌کنند و به کاهش استرس گرمایی در برنج کمک می‌کنند. برنج تراریخته با بیان بیش از حد *OsHSP101* نسبت به تیپ وحشی برنج در طول رشد رویشی به دمای بالا مقاوم‌تر بود (Chang *et al.*, 2007)، می‌توان تنظیم سنتز تیمین با برهمکنش واسطه پروتئین-پروتئین در طی شوک حرارتی را به *HSP101* نسبت داده شود (Chen *et al.*, 2014). جالب است که نشان داده شده ارقام برنج Nipponbare (*O. japonica*) و N22 (*O. indica*) به‌دلیل تعامل پیچیده بین *HSP101* و دیگر پروتئین پاسخگو به گرما *HSA32*، تحمل گرمایی اولیه و تحمل گرمایی اکتسابی طولانی‌مدت متضاد دارند (Lin *et al.*, 2014).

پنج ژن کد کننده sHSP با مقاومت حرارتی برنج همبستگی مثبت دارد (Chen *et al.*, 2014). به‌طور مشابه گو و همکاران (Guo *et al.*, 2020) نشان دادند که *OsHSP20* (sHSP) به‌سرعت به تنش گرمایی پاسخ داده (در عرض ۱ ساعت تا ۴۰۰۰ برابر افزایش یافت) و تحمل حرارتی برنج را در مراحل مختلف افزایش داد. علاوه بر *OsHSP20* یک sHSP شناخته شده دیگر به نام *OsHSP26* می‌تواند در تنش گرمایی، از فتوسیستم II (PSII) در برگ برنج محافظت کند (Kim *et al.*, 2012). سایر پروتئین‌های شوک حرارتی برنج نیز در پاسخ به دمای بالا ضروری هستند. مطالعه اخیر نشان داد که علاوه بر *sHSPs OsHSP74.8 HSP70-OsEnS-45* و *OsHSP70* به‌طور متفاوتی بین ژنوتیپ‌های برنج مقاوم به حرارت و حساس به حرارت تحت تیمارهای طولانی‌مدت با دمای بالا بیان شدند (Wahab *et al.*, 2020). این ژن‌ها به‌عنوان ژن‌های علامت‌گذاری عملکردی برای غربالگری گونه‌های برنج مقاوم در برابر حرارت در نظر گرفته می‌شوند.

جدول ۱- مطالعات مربوط به پروتئین‌های شوک حرارتی گیاهی و تنش‌های محیطی غیرزنده در برنج

Table 1- Studies related to plant heat shock proteins and Abiotic environmental stresses in rice

منبع	تکنیک مورد استفاده	الگوی بیان	نوع پروتئین شوک حرارتی	تنش غیرزنده
Reference	Used Technique	Expression Pattern	Type of HSP	Abiotic stress
Cui <i>et al.</i> , 2005	qRT-PCR, MS	بالا Up	HSP75 HSP95	دمای پایین Low
Suzuki <i>et al.</i> , 2015	MS	بالا Up	HSP90	temperature
Singla <i>et al.</i> , 1998	WB	بالا Up	HSP101	دمای بالا High
Xu <i>et al.</i> , 2013 ;Prasad <i>et al.</i> , 2004 Pratt and Toft, 2003	q-PCR	بالا Up	HSP90	temperature
Ngara and Ndimba, 2014	qRT-PCR	بالا Up	HSP70	
Wang <i>et al.</i> , 2018	qRT-PCR	بالا Up	HSP40	شوری Salinity
Muthusamy <i>et al.</i> , 2016	qRT-PCR	بالا Up	ClpD1	
Reddy <i>et al.</i> , 2014	MA, MS, qRT-PCR	بالا Up	HSP70	
Shu <i>et al.</i> , 2011	MS	بالا Up	HSP101	خشکی Drought
Agrawal <i>et al.</i> , 2016	qRT-PCR	بالا Up	HSP17.7	

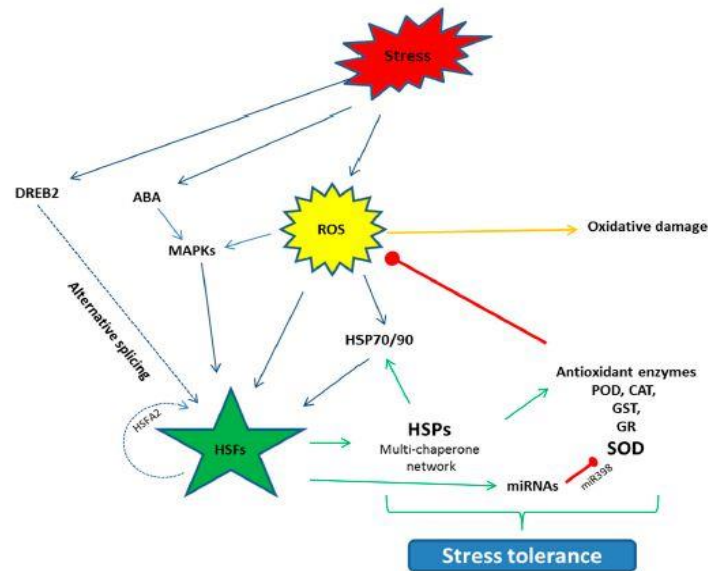
ادامه جدول ۱- مطالعات مربوط به پروتئین‌های شوک حرارتی گیاهی و تنش‌های محیطی غیرزنده در برنج

Continuation of Table 1- Studies related to plant heat shock proteins and Abiotic environmental stresses in rice

منبع	تکنیک مورد استفاده	الگوی بیان	نوع پروتئین شوک حرارتی	تنش غیرزنده
Reference	Used Technique	Expression Pattern	Type of HSP	Abiotic stress
Rodriguez-Celma <i>et al.</i> , 2010	MS, SDS-PAGE	بالا Up	HSP70	عناصر سنگین
Ahsan <i>et al.</i> , 2007	MA	بالا Up	HSP80 HSP17.9	Heavy metal
Huther <i>et al.</i> , 2017	qRT-PCR	بالا Up	HSP70	غرقاب Flooding

آنزیم‌های مهارکننده گونه‌های فعال اکسیژن، آنزیم‌های متابولیک و پروتئین‌های شوک حرارتی را کد می‌کنند (Gong *et al.*, 2020). HSFها به‌طور مستقیم یا غیرمستقیم از طریق اتصال جایگزین فعال می‌شوند. HSFها HSPهای پایین دست، ژن‌های آنزیم آنتی‌اکسیدانی و miRNAها را تنظیم می‌کنند که به گیاهان کمک می‌کند تا تحمل تنش را ایجاد کنند. در شکل ۱ نمودار شماتیک فعال شدن HSFها و تعامل آن‌ها با سایر مسیرها برای مقابله با تنش نشان داده شده است (Ul Haq *et al.*, 2019).

گیاهان با تغییر متابولیسم در سطوح فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی به تنش گرمایی سازگار می‌شوند. تغییرات در وضعیت فیزیکی غشاء و ترکیبات آن، تولید پروتئین‌های شوک حرارتی، عوامل رونویسی، اسمولیت‌ها و افزایش سطح دفاع آنتی‌اکسیدانی، فرآیندهای کلیدی برای حفظ تعادل اکسایش-کاهش سلولی در تنش گرمایی هستند (Krasensky and Jonak, 2012). عوامل تنش حرارتی (HSF) مهم‌ترین شبکه تنظیم‌کننده رونویسی پیچیده پاسخ به تنش حرارتی در گیاهان هستند و مسئول ایجاد یک آبشار رونویسی برای فعال کردن ژن‌های پایین‌دستی هستند که عوامل رونویسی ناشی از HSR.



شکل ۱- نمودار شماتیک فعال شدن فاکتورهای رونویسی شوک حرارتی و تعامل آن‌ها با سایر مسیرها برای مقابله با شرایط استرس. فلش‌ها نشان دهنده تعامل مثبت و میله‌های قرمز نشان دهنده تعامل منفی هستند. گونه‌های فعال اکسیژن (ROS)، اسید آبسزیک (ABA)، پروتئین کیناز فعال شده با میتوزن (MAP)، پروتئین اتصال دهنده عنصر پاسخ‌دهنده به کم آبی (DREB)، پراکسیداز (POD)، کاتالاز (CAT)، گلوکاتیون S ترانسفراز (GST)، گلوکاتیون ردوکتاز (GR)، سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، (Ul Haq *et al.*, 2019).

Figure 2. Schematic diagram of the activation of the HSFs and their interaction with the other pathways to counter stress situations. HSFs are activated directly or indirectly through the event of alternative splicing. Arrows denote the positive while red bars stand for negative interaction. ROS (Reactive oxygen species), ABA (Abscisic acid), MAP (Mitogen-activated Protein Kinase), DREB (Dehydration responsive element binding protein), POD (Peroxidase), CAT (Catalase), GST (Glutathione S transferase), GR (Glutathione reductase), SOD (Superoxide dismutase).

هستند که با اتصال به HSF به عنوان تنظیم‌کننده منفی در پاسخ به تنش حرارتی (HSR) عمل می‌کنند و گیاهان دارای بیان بیش از حد این پروتئین‌ها نرخ بقای کمتری را پس از تیمارهای حرارتی نشان می‌دهند (Rana *et al.*, 2012). عوامل رونویسی شوک حرارتی^۵ (HSFs) را می‌توان به سه نوع A، B و C تقسیم کرد. عامل A، مهم‌ترین عامل رونویسی شوک حرارتی است. به‌طور کلی، HSFها به عنوان یک مونومر در سیتوپلاسم وجود دارد. هنگامی که در معرض

بسیاری از فعل و انفعالات پروتئین-پروتئین و تغییرات پس از ترجمه نیز در تنظیم فعالیت عوامل رونویسی مرتبط با پاسخ تنش حرارتی عمل می‌کنند و در نتیجه در پاسخ تنش حرارتی مشارکت می‌کنند (Ohama *et al.*, 2017). مطالعات نشان داده است که برنج دارای ۲۵ عامل تنش حرارتی است که بیان ۲۲ مورد از این ژن‌ها توسط دمای بالا القا می‌شود (Mittal *et al.*, 2009). همچنین باید بیان داشت که در گیاه برنج *OsHSBP1* و *OsHSBP1* پروتئین‌های متصل‌شونده به عامل تنش گرمایی (HSF)

⁵ Heat Shock Transcription Factors

آن‌ها در تحریک بیان ژن‌های پایین‌دست در برنج در آغاز افزایش دما است.

تنش گرمایی الگوی بیان ژن‌ها را نیز تغییر می‌دهد (Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki, 2007) که منجر به تحمل و یا سازگاری به تنش گرمایی از طریق بهبود دفاع آنتی‌اکسیدانی و سطوح بالاتر پروتئین‌های شوک حرارتی، می‌شود که می‌تواند تعادل پروتئین‌ها و سایر مولکول‌های بیولوژیکی را محافظت کند (Moreno and Orellana, 2011). این پروتئین‌ها شامل محافظت‌کننده‌های اسمزی، انتقال‌دهنده‌ها، آنتی‌اکسیدان‌ها و پروتئین‌های تنظیم‌کننده هستند (Krasensky and Moreno and Orellana, 2012). مورنو و اورلانا (Jonak, 2012) نشان دادند که در تنش گرمایی، تغییرات در فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ناشی از بیان ژن به تدریج منجر به ایجاد تحمل گرما به شکل سازگاری می‌شود، اما ممکن است با عملکرد مرتبط نباشد. علاوه بر این، گیاهان می‌توانند متابولیسم خود را به طرق مختلف در پاسخ به تنش گرمایی تغییر دهند، به‌ویژه با تولید محلول‌های سازگار که قادر به سازمان‌دهی پروتئین‌ها و ساختارهای سلولی، حفظ فشار سلولی و اصلاح مکانیسم‌های آنتی‌اکسیدانی برای برقراری مجدد تعادل اکسایش-کاهش سلولی، هستند (Janska et al., 2010). یک سیستم فتوسنتزی پایدار می‌تواند آسیب ناشی از حرارت را کاهش دهد و عملکرد دانه را در برنج تحت شرایط تنش گرمایی

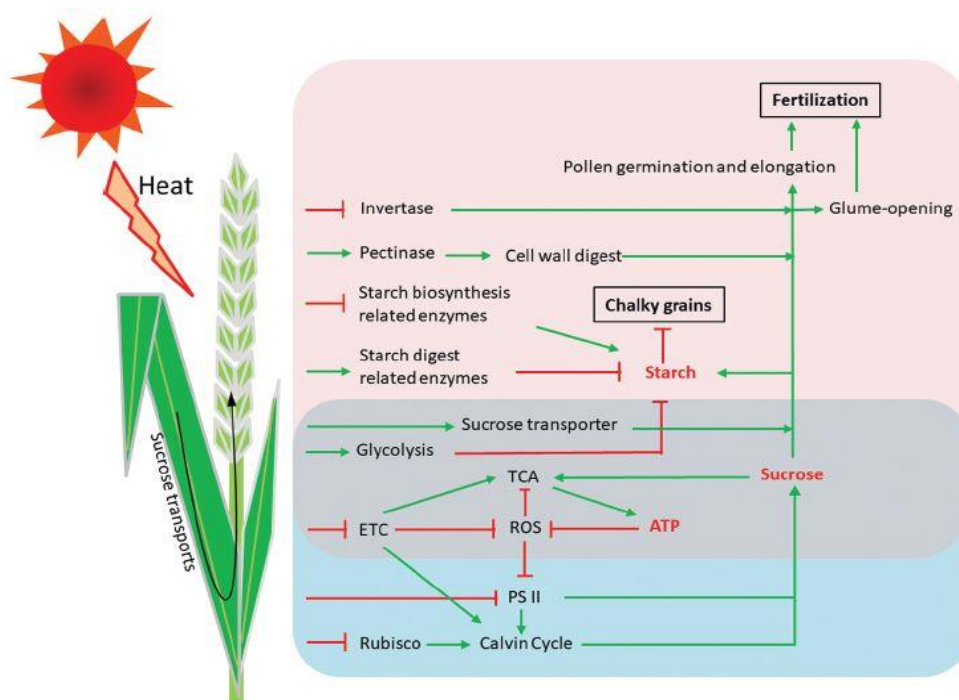
استرس گرمایی قرار می‌گیرند، به سرعت در یک تریمر جمع، سپس عنصر شوک حرارتی^۶ (HSE) را در ناحیه پروموتور ژن کدکننده پروتئین شوک حرارتی شناسایی و به آن متصل شده و در نتیجه منجر به فعال شدن بیان ژن پایین‌دستی برای مقابله با دمای نامطلوب محیطی می‌شوند (Rezaul, et al., 2019). با شواهد تأییدکننده این موضوع ثابت شده است که پروتئین HSFA2 اصلی‌ترین عامل رونویسی شوک حرارتی در گیاهانی است که از استرس گرمایی رنج می‌برند (Li et al., 2015; Miyazaki et al., 2007; Yamakawa et al., 2013). الگوی بیان و عملکرد HSFs مختلف در برنج متفاوت است. در میان ده‌ها ژن HSF، *OsHSFA1* بیان پایداری در بافت‌های مختلف و تحت محرک‌های مختلف تنش دارد، ولی *OsHSFA2a* با بیان قوی ژن‌های هدف پایین‌دست خود، در زمان تنش حرارتی نشان می‌دهد که مهم‌ترین نقش را در سازگاری برنج در دماهای بالا ایفا می‌کند (De Storme and Geelen, 2014). تجزیه و تحلیل مطالعات رونویسی در گیاه برنج نشان داد که ۱۲ مورد از ۲۱ عامل رونویسی شوک حرارتی یعنی *OsHsfA2a*، *OsHsfA2b*، *OsHsfA2c*، *OsHsfA2d*، *OsHsfA3*، *OsHsfA4b*، *OsHsfA4d*، *OsHsfA7*، *OsHsfBH2*، *OsHsfB2*، *OsHsfBa2* و *OSHsfA4d* به‌طور قابل‌توجهی در مراحل اولیه تنظیم شده بودند (Zhang et al., 2013) که بیان‌کننده نقش مهم

روبیسکو را قادر می‌سازد در دمای بالا فعال بماند (Scafaro *et al.*, 2016). هم‌زمان با یافته‌های ذکر شده در بالا، ظرفیت سیستم فتوسنتزی برگ به‌طور مستقیم بر رشد برنج و عملکرد دانه آن تأثیر می‌گذارد؛ و تغییر نرخ انتقال الکترون فتوسنتزی از طریق دست‌کاری کمپلکس سیتوکروم b6/f برای افزایش فتوسنتز به عنوان یک راه بالقوه برای افزایش عملکرد دانه برنج پیشنهاد شده است (Yamori *et al.*, 2016).

تنش گرما و ویژگی‌های بیوشیمیایی تعیین‌کننده کیفیت برنج

کارایی باروری و کیفیت دانه برنج تحت تأثیر فعالیت‌های متابولیک قند و نشاسته است. دمای بالا باعث تغییرات قابل توجهی در متابولیسم کربوهیدرات در سلول‌های بافت‌های مختلف برنج و در نتیجه کاهش تولید و کاربرد آسیمیلات می‌شود. همچنین باید بیان داشت که ورودی کافی کربوهیدرات از منبع، و راندمان بالا در استفاده از آنها، آسیب گرمایی در فرایند باروری و رشد دانه در هوای گرم را کاهش می‌دهد. شکل ۲ مسیر جریان‌های کربوهیدرات و متابولیسم آن را در گیاه برنج تحت تنش حرارتی نشان می‌دهد (Qin-Di *et al.*, 2021).

افزایش دهد. مشخص شده است که بهبود فعالیت آنزیم sedoheptulose-1,7-bisphosphatase (SBPase) در چرخه کالوین می‌تواند تا حدی با تأثیر دمای بالا بر فتوسنتز برنج تراریخته مقابله کند (Feng *et al.*, 2010). لذا، گیاهان تراریخته برنج که بیشتر روبیسکو اکتیواز (RCA) را بیان می‌کنند، تحمل حرارتی بالاتری داشته و در دمای بالا بهتر از گیاهان نوع وحشی (WT) رشد می‌کنند (Wang *et al.*, 2010). همین نتیجه از مقایسه بین گونه‌های مختلف برنج حاصل می‌شود. یکی از گونه‌های برنج وحشی، (*O. meridionalis*) که در شمال استرالیا رشد می‌کند با فراوانی بالاتری از آنزیم‌های دخیل در چرخه کالوین در مقایسه با گونه *O. Sativa* نسبت به گرما مقاوم‌تر است (Scafaro *et al.*, 2013). سرعت فتوسنتزی *O. australiensis* در دمای ۴۵ درجه سانتی‌گراد ثابت باقی می‌ماند، در حالی که میزان فتوسنتزی *O. sativa* در همان شرایط تقریباً به نصف کاهش می‌یابد. تحقیقات بیشتر نشان از وجود تفاوت در توالی اسید آمینه روبیسکواکتیواز (RCA) بین *O. sativa* و *O. australiensis* دارد؛ که می‌تواند دلیل تحمل گرما در *O. australiensis* را پایداری حرارتی آنزیم روبیسکواکتیواز (RCA) نسبت داد که در نهایت



شکل ۲- اختلالات ناشی از استرس گرمایی ژن‌ها و فرآیندهای مرتبط با متابولیسم ساکارز و نشاسته در برنج. کادر صورتی تغییرات اندام زایشی برنج با جزئیات ژن‌های بیان شده متفاوت مربوط به فرآیند را نشان می‌دهد. کادر آبی تغییرات برگ برنج را نشان می‌دهد. فلش‌های سبز نشان‌دهنده افزایش تنظیم ژن (ها) یا ادامه یک روند می‌باشند. نشانه‌های قرمز رنگ T نشان‌دهنده تنظیم پایین ژن (ها) یا مهار یک روند. فلش‌های سبز روند رو به جلو و علائم قرمز "T" نشان‌دهنده مهار روند است (Qin-Di *et al.*, 2021).

Figure 2. Heat stress-mediated disturbances of sucrose and starch metabolism-related genes and processes in rice. The pink-framed box shows changes in rice floral organs, with details of differential expressed genes related to the process. The light blue-framed box shows changes in rice leaves. Green arrows stand for up-regulation of gene(s) or promotion of a procedure. Red "T" signs stand for down-regulation of gene(s) or inhibition of a procedure. Green arrows stand promotion of procedure. Red "T" signs stand for inhibition of procedure (Qin-Di *et al.*, 2021).

دماهای بالا قرار می‌گیرند، کاهش می‌یابد. این موضوع با درصد کم گل‌های باز شده ارتباط دارد (Chen *et al.*, 2020) که در نتیجه ممکن است به عملکرد پایین دانه منجر شود. لی و همکاران (۲۰۱۵) با تجزیه و تحلیل تغییرات متابولومیک و مطالعات رونویسی ژن‌ها در بساک، مادگی قبل از گرده‌افشانی و مادگی بعد از گرده‌افشانی در ارقام مختلف برنج ثابت کردند که یک آنزیم مرتبط با متابولیسم قند به نام اینورتاز (*INV4*) جزء مهم متابولیسم و رونویسی است که تحمل یا حساسیت اندام‌های گل به هوای

وو و همکاران (Wu *et al.*, 2015) پنج پکتیناز با تنظیم‌کنندگی بالا را از اندام‌های گل گیاهان برنج تیمار شده با حرارت شناسایی کردند که نشان می‌دهد متابولیسم با واسطه پکتیناز می‌تواند در باروری دانه برنج دخیل باشد. محتویات قند محلول نیز به‌طور قابل‌توجهی در لودیکول‌های^۷ (شهدگاه) برنج زمانی که گیاهان در معرض

^۷ لودیکول (Lodicule) یا بالشتک، بادکنک یا شهدگاه که در واقع در حکم گلپوش (مجموعه جام و کاسه) به حساب می‌آید و در قاعده تخمدان (در بین پرچم و لمانا) قرار دارند که با جذب آب متورم شده و باعث باز شدن و انجام عمل باروری می‌گردد و یا برای باز کردن بعد از عمل باروری است.

می‌شود (Li *et al.*, 2020). علاوه بر این، فعال‌سازی ناقل‌های ساکارز برای حفظ نگهداری آسیمیلات‌های نوری جهت پر کردن دانه‌ها بسیار مهم است و به تجمع نشاسته در دانه‌ها در شرایط دمای بالا کمک می‌کند. طی پژوهش صورت گرفته رقم برنج مقاوم به گرما Genkitsukushi، تحمل بهتری به این تنش نشان داده و دانه‌های گچی کمتری نسبت به رقم حساس به حرارت Tsukushiroman تولید کرد. آزمایش‌های بیشتر نشان داد که بیان بیشتر ناقل ساکارز، *OsSUT1*، در برگ‌ها و اندام‌های گل، مسئول تجمع پایدار نشاسته در دانه‌های رقم مقاوم Genkitsukushi در دمای بالا بود (Miyazaki *et al.*, 2013).

طی رشد دانه‌های برنج پس از عمل باروری، دمای بالا باعث سرکوب چندین ژن مهم هیدرولاز و ترانسفراز ساکارز از جمله: *Os09g0553200*، *Os06g0229800*، *Os02g0141300*، *Os01g0952600*، *Os02g0661100* و *Os02g0528300* می‌شود که این موضوع کاهش فعالیت‌های آلفا و بتا آمیلاز را در پی دارد و نتیجه آن کاهش محتویات ساکارز و نشاسته در دانه‌های آسیب‌دیده است (Zhao *et al.*, 2017). تحقیقات نشان داده است که ساکارز سنتاز ۳ از بیان آلل هاباتاکی (*SUS3*) در فرایند تشکیل نشاسته در دانه‌های برنج ایجاد می‌شود. بیان *SUS3* در شرایط دمای بالا در رقم مقاوم به گرما Habataki نسبت به رقم حساس به گرما Nipponbare به‌طور قابل توجهی

گرم را متمایز می‌کند (Li *et al.*, 2015). جیانگ و همکاران (Jiang *et al.*, 2020) اخیراً دریافتند که رقم برنج مقاوم به گرما (TLY83) در شرایط دمای بالا نسبت به رقم حساس به گرما (LLY72)، (NADH)، ATP و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی بیشتری را فراهم می‌کند. تجزیه و تحلیل بیشتر نشان می‌دهد که کاهش سرکوب فعالیت اسید اینورتاز (*INV*) در رقم TLY83 منجر به فعالیت‌های متابولیکی ساکارز پایدارتر در دانه‌های گرده هنگام مواجهه با دمای بالا می‌شود. سطوح رونویسی همه ژن‌های کدکننده اینورتاز آزمایش شده در این مطالعه، از جمله *CINVI*، *CINV2*، *INV2* و *INV3* به‌طور قابل توجهی توسط دمای بالا در رقم TLY83 القا شدند (Jiang *et al.*, 2020).

اندام زایشی برنج، چه قبل و چه بعد از باروری، مرکز رشد گیاه است و در شرایط تنش گرمایی که تولید کربن کاهش و گرسنگی ایجاد می‌شود، ساکارز را از منبع (برگ‌ها) باز جذب می‌کند. کمبود شدید منابع کربن و انرژی، ناشی از اختلال در متابولیسم ساکارز و نشاسته، اندام‌های جنسی و دانه‌های برنج را در برابر دمای بالای محیطی آسیب‌پذیر می‌کند و بنابراین تولید برنج را تهدید می‌کند؛ اما شواهدی وجود دارد که نشان می‌دهد گیاه برنج ممکن است یک سیستم خودسازگاری برای کاهش آسیب ناشی از گرما به تولید خود فعال کند. افزایش انتقال ساکارز با واسطه هورمون ABA برای حفظ شرایط پایدار انرژی خوشه برنج و کاهش مصرف ATP و متعاقباً بهبود تحمل حرارتی گیاه برنج پیشنهاد

۱۹۸۱). تنوع زیادی برای تحمل تنش گرمایی در برنج وجود دارد زیرا ارقام، لاین‌ها و ژنوتیپ‌هایی گزارش شده‌اند که در پاسخ به تنش گرمایی، حساس، متحمل یا متوسط هستند (Ye et al., 2015). تعداد زیادی پروتئین‌های شوک حرارتی دخیل در تنش گرمایی گزارش و ساختار ژنتیکی آن‌ها (ژن‌های کنترل‌کننده، محل ژن‌ها، غالب/مغلوب بودن) شناخته شده است. با این حال، ترکیبات ژنی خاص برای اصلاح موفق رقم حیاتی هستند، به‌عنوان مثال، ارقام باید ژن‌ها/آلل‌های بهینه را برای زمان گلدهی، ارتفاع و ... داشته باشند و مشخص نیست که ژن‌های پروتئین‌های شوک حرارتی تا چه حد در ساختارهای ژنتیکی برتر مؤثر هستند. طبق مطالعات ژنتیکی اخیر، تحمل گیاه به گرما احتمالاً یک صفت چندژنی است. در گندم اجزای مختلف تحمل که توسط مجموعه‌های مختلف ژن‌ها کنترل می‌شوند، برای تحمل گرما در مراحل مختلف رشد یا در بافت‌های مختلف، حیاتی هستند (Barakat et al., 2011). شاه و همکاران (Shah et al., 2011) تأکید کردند که انواع برنج ایندیکا به‌طور کلی نسبت به انواع برنج ژاپونیکا به گرما مقاوم‌تر است، با این حال تنوع ژنوتیپی در باروری گلچه در دمای بالا در هر دو گونه وجود دارد. درک مبانی ژنتیکی تحمل و افزایش سطح اصلاحی ارقام متحمل به گرما در برنج همچنان ادامه دارد. در برنج، توسعه فن‌آوری نشانگر مولکولی منجر به شناسایی چندین QTL برای تحمل گرما شده است (Xue et al., 2012). جمعیت‌های نقشه‌یابی و فن‌آوری دقیق

افزایش می‌یابد. انتقال ژن *SUS3* رقم Habataki به رقم Nipponbare باعث افزایش تحمل حرارتی برنج تراریخته در طول رسیدن دانه شد (Takehara et al., 2018). همچنین ارتباط قوی بین سنتز ساکارز و سازگاری دانه برنج به دماهای بالا را برجسته کرد. علاوه بر این، ثابت شده است که ممانعت ژن‌های مرتبط با تولید ساکارز/نشاسته به واسطه گرما، از جمله *AGPS2b* و *BEI1b*، *GBSSI*، *cyPPDK* نقش اساسی در تولید دانه‌های گچی برنج در طول دماهای بالای هوا ایفا می‌کند (Liao et al., 2014; Wang et al., 2007; Yamakawa et al., 2015). این مطالعات نشان داد که کاهش سطح آنزیم‌ها در سنتز ساکارز و نشاسته آسیب قابل‌توجهی به عملکرد و کیفیت دانه در هوای گرم وارد می‌کند. علاوه بر این، سنتز آنزیم‌ها برای مصرف و تجزیه نشاسته مانند سنتز آنزیم‌های آلفا آمیلاز (α -Amy) (از جمله *Amy1A*، *Amy3D* و *Amy3E*) و ایزوفرم‌های سنتز نشاسته محلول (SSS^8) (*SSS1c*، *SSS1b*) (*SSS1a* و *SSS1b*) رخ می‌دهد که سبب تشدید کمبود نشاسته می‌شود. این عارضه باعث تولید دانه‌های گچی برنج می‌شود (Liao et al., 2014; Liao et al., 2015; Nakata et al., 2017).

اصلاح برای تحمل گرما در برنج

تحمل گرما در برنج دارای وراثت‌پذیری نسبتاً بالایی است و بیشتر تنوع ژنتیکی از نوع افزایشی است (Yoshida,

⁸ Soluble starch synthase

پیشرفت‌های ژنتیکی در خصوص انتقال ژن‌های مقاومت به تنش گرما در برنج در جدول ۲ ارائه شده است.

تعیین فنوتیپ، برای مکان‌یابی QTL ضروری است (Zhao *et al.*, 2016). به گفته ژونگ هوآ و همکاران (Wang and Jia, 2014)، پس از شناسایی جهش از طریق فنوتیپ، می‌توان از جهش‌یافته برای کشف ژن استفاده کرد. تحمل گرما در برنج در مرحله گلدهی توسط چندین QTL کنترل می‌شود. هرمی کردن QTL‌های معتبر برای تحمل گرما، می‌تواند مکانیسم مهمی برای افزایش تحمل گرما در برنج در مرحله گلدهی باشد که بر باروری گلچه متمرکز است (Ye *et al.*, 2015). تأیید شده که وجود QTL‌های مغلوب روی کروموزوم ۴ منجر به ۱۵ درصد افزایش باروری گلچه برنج در مقایسه با گیاهان فاقد QTL مورد نظر می‌شود. علاوه بر این، ژائو و همکاران (Zhao *et al.*, 2016) بیان کردند که استفاده از استراتژی اصلاحی انتخاب به کمک نشانگر (MAS⁹) ضروری است، اگرچه بسیاری از QTL‌های فرضی برای تحمل گرما در گرده‌افشانی شناسایی شده‌اند، اثر و پایداری QTL‌های هدف نیاز به اعتبار سنجی بیشتر دارد. تکمیل پروژه تعیین توالی ژنوم برنج و تکنیک‌های توان بالای بررسی ساختار ژنوتیپی و فنوتیپی ابزارهای ارزشمندی هستند که می‌توان جهت شناسایی ژن‌های مرتبط با صفات هدف مانند تحمل به گرما به کار روند (Wang and Jia, 2014). این پیشرفت‌ها تشریح ساختارهای ژنتیکی تحمل گرما در برنج را تسهیل می‌کند که ممکن است در اصلاح برنج مقاوم به گرما مورد استفاده قرار گیرد. برخی از

⁹Marker Assisted Selection

جدول ۲- ژن‌های برنج تراریخته در پاسخ به تنش گرما

Table 2- Transgenic rice genes in response to heat stress

منبع	مکانیسم	پروتئین کد کننده	منشاء	ژن	رقم برنج میزبان
Reference	Mechanism	Coding protein	Origin	Gene	Host rice variety
Sato and Yokoya, 2008	پروموتور CaMV 35S ، افزایش تنش گرما و خشکی CaMV 35S promoter, increased heat and drought stress	HSP17.7	<i>Oryza sativa</i> L.	<i>sHSP17.7</i>	Hoshinoyume
Katiyar-Agarwal <i>et al.</i> , 2003	پروموتور CaMV 35S ، افزایش تنش گرما CaMV 35S promoter, increased heat stress	HSP101	<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>AtHsp101</i>	Pusa basmati
Qi <i>et al.</i> , 2011	پروموتور CaMV 35S ، بیان بیش از حد mtHsp70 مرگ برنامه ریزی شده سلولی و ROS را سرکوب کرد CaMV 35S promoter, mtHsp70 overexpression suppressed programmed cell death and ROS	HSP70	<i>Oryza sativa</i> L.	<i>mtHsp70</i>	Nipponbare
Murakami <i>et al.</i> , 2004	پروموتور CaMV 35S ، افزایش تحمل گرما و UV-B CaMV 35S promoter, increased heat and UV-B tolerance	HSP17.7	<i>Oryza sativa</i> L.	<i>sHsp17.7</i>	Hoshinoyume
Yamanouchi <i>et al.</i> , 2004	پروموتور CaMV 35S CaMV 35S promoter	HSFA4d	<i>Oryza sativa</i> L.	<i>Spl7</i>	Spl7 mutant
Feng <i>et al.</i> , 2007	پروموتور یوبیکوئیتین، بیان بیش از حد SBPase باعث افزایش تحمل می‌شود Ubiquitin promoter, SBPase overexpression promotes tolerance	SBPase	<i>Oryza sativa</i> L.	<i>SBPase</i>	Zhonghua11 <i>Oryza sativa</i> L.

ادامه جدول ۲- ژن‌های برنج تراریخته در پاسخ به تنش گرما

Continuation of Table 2- Transgenic rice genes in response to heat stress

منبع Reference	مکانیسم Mechanism	پروتئین کد کننده Coding protein	منشاء Origin	ژن Gene	رقم برنج میزبان Host rice variety
Scafaro <i>et al.</i> , 2018	بیان بیش از حد رشد و عملکرد را بهبود بخشید Overexpression improved growth and yield	Rubisco activase	<i>Oryza australiensis</i>	RCA	<i>Oryza sativa ssp. Indica</i>
Makino and Sage, 2007	افزایش رویسکو و فتوسنتز در لاین‌ها rbcS-sense نسبت به نوع وحشی Increased Rubisco and photosynthesis in rbcS-sense lines compared to wild type		<i>Oryza sativa</i> L. cv Notohikari	rbcS	<i>Oryza sativa</i> L.
Koh <i>et al.</i> , 2007	تحمل افزایش یافته increased tolerance	Glycogen synthase kinase3-like	<i>Oryza sativa</i> L.	OsGSK1	Dongjin
Wu <i>et al.</i> , 2009	پروموتور HSP101، افزایش تحمل خشکی و میزان بقای قطعات سبز را افزایش داد HSP101 promoter increased drought tolerance and survival rate of green parts	WRKY11	<i>Oryza sativa</i> L. cv. Nipponbare	OsWRKY11	Sasanishiki
Sato <i>et al.</i> , 2016	بیان بیش از حد DPB31، ژن‌های القایی استرس گرمایی تنظیم مثبت شدند DPB31 overexpression, heat stress induced genes were upregulated	DPB3	<i>Arabidopsis thaliana</i>	DPB3-1	<i>Oryza sativa</i> L.

کرد. این ارقام متحمل به گرما در آسیای جنوب شرقی، به-ویژه در فیلیپین، ویتنام، تایلند، اندونزی و کامبوج کشت می‌شوند (Manigbas *et al.*, 2014). علاوه بر این، برنج Pon-Lai با کیفیت بالا از طریق اصلاح کلاسیک با استفاده از تلاقی یک وارسته جهش‌یافته باکیفیت ژاپونیکا و یک وارسته متحمل به تنش گرمایی ایندیکا، به‌منظور اصلاح برنج متحمل به گرما و با کیفیت بالا در تایوان ایجاد شد (Wu *et al.*, 2016). علاوه بر این، پنج رقم ژاپونیکای متحمل به تنش گرمایی از سال ۲۰۰۵ تا ۲۰۱۱ در ژاپن اصلاح و معرفی شدند (Tanamachi *et al.*, 2016). تا به امروز، ژنوتیپ برنج ایندیکا N22، یک جهش‌یافته ناشی از EMS که ریشه عمیقی دارد، متحمل‌ترین ژنوتیپ برای تنش گرمایی و خشکی است (Poli *et al.*, 2013). بسیاری از مطالعات تنوع ژنتیکی را در عقیمی گلچه در دماهای بالا نشان داده‌اند (Prasad *et al.*, 2006) و باروری گل‌ها در دمای بالا می‌تواند به عنوان یک ابزار غربال‌گری برای مرحله زایشی استفاده شود (Shah *et al.*, 2011). رقم برنج N22 دارای چندین صفت مقاومت به تنش گرمایی است. این رقم دارای برخی صفات نامطلوب مانند دانه‌های نسبتاً کوچک و ساقه‌های ضعیف و بلند است که منجر به خوابیدن گیاه و کاهش عملکرد دانه می‌شود. از طرف دیگر، دارای برخی خصوصیات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی مطلوب مانند زودرسی، ظرفیت بالا برای فرآیندهای بازسازی و بازیابی و

جهش‌القایی در اصلاح برنج بسیار موفق بوده است و می‌تواند تداوم تلاش‌های اصلاحی را برای افزایش تحمل تنش گرمایی در برنج و سایر محصولات افزایش دهد (Forster *et al.*, 2014). تاکنون ۸۲۴ رقم برنج با ایجاد جهش با استفاده از پرتودهی گاما و همچنین اتیل‌متان سولفونات (EMS) و نوترون سریع (پایگاه داده وارسته‌های جهش یافته IAEA 2017) تولید و معرفی است. یکی از نمونه‌های قابل توجه در مورد ارقام متحمل به تنش گرمایی، رقم برنج نیمه پاکوتاه Calrose 76 است که با ۱۵ درصد عملکرد بالاتری نسبت به ارقام پابلند دارد و به‌عنوان منبع بسیاری از ارقام پاکوتاه و نیمه پاکوتاه توسط دانشمندان برنج استفاده شده است (Wang and Jia, 2014). نمونه قابل توجه دیگر رقم متحمل به تنش گرمایی، رقم برنج جهش یافته Zhefu 802 است که در چین به میزان ۱۰/۶ میلیون هکتار از سال ۱۹۸۶ تا ۱۹۹۴ کشت شد (Shu *et al.*, 1997). اگرچه ژنوتیپ‌های برنج متحمل به گرما در هر دو زیرگونه یافت شده است (Prasad *et al.*, 2006) اما زیرگونه ایندیکا نسبت به زیرگونه ژاپونیکا به دماهای بالاتر تحمل بیشتری دارد (Satake and Yoshida, 1978). اخیراً ارقام جدید برنج مقاوم به تنش گرمایی با اصلاح کلاسیک به‌واسطه تلاقی تولید شده‌اند. به‌عنوان مثال می‌توان به لاین‌های متحمل به گرما و ارقام آزاد شده مانند Dular, NH 219, Nipponpare و WAB56-125 اشاره

انعطاف‌پذیری در تجمع و انتقال کربوهیدرات‌ها است. با این حال، تحمل به تنش گرمایی یک صفت بارز مرتبط با این رقم است که می‌تواند برای بررسی کنترل ژنتیکی تحمل تنش گرمایی در برنج مورد استفاده قرار گیرد. علاوه بر این، صفات تحمل به تنش گرمایی از "N22" را می‌توان برای انتقال به سایر ارقام برای توسعه برنج آماده برای تغییر آب و هوا استفاده کرد (Kilasi *et al.*, 2018).

گلدهی در اول صبح یک صفت مفید است که می‌تواند برای مقاومت به تنش گرما مورد بررسی قرار گیرد. شناسایی ژن‌های مسئول کنترل زمان گلدهی برای تعیین مکانیسم تحمل و ایجاد تحمل گرما ضروری است. همچنین می‌توان از صفت گلدهی در اول صبح، در اصلاح برای ایجاد تحمل گرما در ژنوتیپ‌های برنج استفاده کرد. محققین توانسته‌اند صفت زود گلدهی را از *Oryza officinalis* (برنج وحشی) به رقم Koshihikari منتقل کنند (Khan *et al.*, 2019). یک QTL برای صفت زودگلدهی (qEMF3) در برنج وحشی (*Oryza officinalis*) برای تولید لاین‌های ایزوژن برنج ایندیکا استفاده شد و زمان باز شدن گل را به ۱/۵ تا ۲ ساعت زودتر در رقم نانجینگ ۱۱ و IR64 تغییر داد که در مرحله گلدهی به تنش گرمایی مقاوم بودند (Hirabayashi *et al.*, 2015). ژانگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2009) دو نشانگر SSR (RM3586 و RM3735) را شناسایی کردند که مسئول ۳ و ۱۷ درصد از تغییرات تحمل تنش

گرمایی بودند و پیشنهاد کردند که این مکان‌های ژنومی می‌توانند در انتخاب به کمک نشانگر استفاده شوند. اصلاح‌گران ژنوتیپ‌های حساس (Azucena) و متحمل (Bala) را تلاقی دادند و جمعیت F6 را مورد بررسی قرار دادند. آن‌ها هشت QTL را روی کروموزوم‌های مختلف شناسایی کردند که با باروری سنبلیچه‌ها تحت تنش گرما مرتبط بودند. مهمترین QTL پاسخگو به دمای بالا، مسئول ۱۸ درصد تغییرات فنوتیپی، بر روی کروموزوم ۱ بود (Prasanth *et al.*, 2016). ژیاو و همکاران (Xiao *et al.*, 2011) از صفت عقیمی گرده به‌عنوان شاخصی برای تحمل گرما استفاده کردند و دو QTL را شناسایی نمودند که باعث افزایش باروری گرده در برنج تحت تنش گرمایی شد. هوانگ و همکاران (Huang *et al.*, 2012) ۹۵۰ ژنوتیپ، از گونه‌های ارقام ایندیکا و ژاپونیکا را بررسی کردند و ۳۲ جایگاه جدید مرتبط با زمان گلدهی را شناسایی نمودند. روش مطالعه GWAS برای شناسایی QTL‌ها برای حفظ باروری سنبلیچه‌ها در دمای بالا توسط لافارژ و همکاران (Lafarge *et al.*, 2017) انجام شد. در این مطالعه ۱۶۷ توده ایندیکا با ۱۳۱۶۲ SNP تعیین ژنوتیپ شدند. چهارده جایگاه شناسایی شدند که با عقیمی سنبلیچه‌ها مرتبط بودند که هشت مورد از آن‌ها با نتایج تحقیقات قبلی هماهنگی داشتند.

References

- Agrawal, L., Gupta, S., Mishra, S. K., Pandey, G., Kumar, S., Chauhan, P. S., Chakrabarty, D., & Nautiyal, C. S. 2016. Elucidation of complex nature of PEG induced drought-stress response in rice root using comparative proteomics approach. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1466.
- Ahsan, N., Lee, S. H., Lee, D. G., Lee, H., Lee, S. W., Bahk, J. D., & Lee, B. H. 2007. Physiological and protein profiles alternation of germinating rice seedlings exposed to acute cadmium toxicity. *Comptes Rendus – Biologies*, 330, 735–746.
- Arshad, M. S., Farooq, M., Asch, F., Krishna, J. S., Prasad, P. V., & Siddique, K.H. 2017. Thermal stress impacts reproductive development and grain yield in rice. *Plant Physiology and Biochemistry*, 115, 57-72.
- Bahuguna, R. N., & Jagadish, K. S. 2015. Temperature regulation of plant phenological development. *Environmental and Experimental Botany*, 111, 83-90.
- Bajji, M., Kinet, J.M., & Lutts, S. 2002. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant growth regulation*, 36(1), 61-70.
- Campos, P. S., nia Quartin, V., chicho Ramalho, J., & Nunes, M. A. 2003. Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of Coffea sp. plants. *Journal of plant physiology*, 160(3), 283-292.
- Chakraborty, A., & Bhattacharjee, S. 2015. Differential competence of redox-regulatory mechanism under extremes of temperature determines growth performances and cross tolerance in two indica rice cultivars. *Journal of plant physiology*, 176, 65–77.
- Chang, C. C., Huang, P. S., Lin, H. R., & Lu, C. H. 2007. Transactivation of protein expression by rice HSP101 in planta and using Hsp101 as a selection marker for transformation. *Plant and Cell Physiology*, 48(8), 1098–1107.
- Chen, J. H., Chen, S. T., He, N. Y., Wang, Q. L., Zhao, Y., Gao, W., & Guo, F.Q. 2020. Nuclear-encoded synthesis of the D1 subunit of photosystem II increases photosynthetic efficiency and crop yield. *Nature Plants*, 6(5), 570-580.
- Chen, X., Lin, S., Liu, Q., Huang, J., Zhang, W., Lin, J., Wang, Y., Ke, Y., & He, H. 2014. Expression and interaction of small heat shock proteins (sHsps) in rice in response to heat stress. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1844(4), 818–828.
- Cui, S., Huang, F., Wang, J., Ma, X., Cheng, Y., & Liu, J. 2005. A proteomic Analysis of cold stress responses in rice seedlings. *Proteomics*, 5, 3162–3172.
- De Storme, N., & Geelen, D. 2014. The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms. *Plant, cell & environment*, 37(1), 1-18.
- Dingkuhn, M., Pasco, R., Pasuquin, J. M., Damo, J., Soulié, J. C., Raboin, L. M., & Kretschmar, T. 2017. Crop-model assisted phenomics and genome-wide association study for climate adaptation of indica rice. 2. Thermal stress and spikelet sterility. *Journal of Experimental Botany*, 68(15), 4389-4406.
- Driedonks, N., Rieu, I., & Vriezen, W. H. 2016. Breeding for plant heat tolerance at vegetative and reproductive stages. *Plant reproduction*, 29(1), 67-79.
- El-ESawi, M. A., & Alayafi, A. A. 2019. Overexpression of rice Rab7 gene improves drought and heat tolerance and increases grain yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Genes*, 10(1), 56.
- Feng, L., Wang, K., Li, Y., Tan, Y., Kong, J., Li, H., & Zhu, Y. 2007. Overexpression of SBPase enhances photosynthesis against high temperature stress in transgenic rice plants. *Plant cell reports*, 26(9), 1635-1646.
- Feng, L., Wang, K., Li, Y., Tan, Y., Kong, J., Li, H., Li Y., & Zhu, Y. 2007. Overexpression of SBPase enhances photosynthesis against high temperature stress in transgenic rice plants. *Plant cell reports*, 26(9), 1635-1646.
- Forster, B. P., Till, B. J., Ghanim, A. M. A., Huynh, H. O. A., Burstmayr, H., & Caligari, P. D. S. 2015. Accelerated plant breeding. *CABI Reviews*, 1-16.
- Fu, G., Feng, B., Zhang, C., Yang, Y., Yang, X., Chen, T., & Tao, L. 2016. Heat stress is more damaging to superior spikelets than inferior of rice (*Oryza sativa* L.) due to their different organ temperatures. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1637.
- Gong, Z., Xiong, L., Shi, H., Yang, S., Herrera-Estrella, L. R., Xu, G., Chao, D. Y., Li, J., Wang, P.Y., Qin, F., Li, J., Ding, Y., Shi, Y., Wang, Y.U., Yang, Y., Guo, Y., & Zhu, J.K. 2020.

- Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. *Science China Life Sciences*, 63(5), 635-674.
- Guo, L. M., Li, J., He, J., Liu, H., & Zhang, H. M. 2020. A class I cytosolic HSP20 of rice enhances heat and salt tolerance in different organisms. *Scientific Reports*, 10(1), 1383.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., & Fujita, M. 2013. Extreme temperature responses, oxidative stress and antioxidant defense in plants. *Abiotic stress-plant Responses and Applications in Agriculture*, 13, 169-205.
- Hirabayashi, H., Sasaki, K., Kambe, T., Gannaban, R. B., Miras, M. A., Mendiolo, M. S., & Ishimaru, T. 2015. qEMF3, a novel QTL for the early-morning flowering trait from wild rice, *Oryza officinalis*, to mitigate heat stress damage at flowering in rice, *O. sativa*. *Journal of experimental botany*, 66(5), 1227-1236.
- Huang, X., Zhao, Y., Li, C., Wang, A., Zhao, Q., Li, W., & Han, B. 2012. Genome-wide association study of flowering time and grain yield traits in a worldwide collection of rice germplasm. *Nature genetics*, 44(1), 32-39.
- Huther, C. M., Martinazzo, E. G., Rombaldi, C. V., & Bacarin, M. A. 2017. Effects of Flooding stress in micro-tom' tomato plants transformed with Different levels of mitochondrial sHSP23. *Brazilian Journal of Biology*, 77, 43-51.
- Imlay, J. A. 2008. Cellular defenses against superoxide and hydrogen peroxide. *Annual Review of Biochemistry*, 77(1), 755-776.
- IPCC. 2012. Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. https://www.ipcc.ch/pdf/special-reports/srex/SREX_Full_Report.pdf
- Janská, A., Maršík, P., Zelenková, S., & Ovesná, J. 2010. Cold stress and acclimation—what is important for metabolic adjustment?. *Plant Biology*, 12(3), 395-405.
- Jiang, N., Yu, P., Fu, W., Li, G., Feng, B., Chen, T., Li, H. Tao, L. & Fu, G. 2020. Acid invertase confers heat tolerance in rice plants by maintaining energy homeostasis of spikelets. *Plant, Cell & Environment*, 43(5), 1273-1287.
- Katiyar-Agarwal, S., Agarwal, M., & Grover, A. 2003. Heat-tolerant basmati rice engineered by over-expression of hsp101. *Plant molecular biology*, 51(5), 677-686.
- Khan, S., Anwar, S., Ashraf, M. Y., Khaliq, B., Sun, M., Hussain, S., & Alam, S. 2019. Mechanisms and adaptation strategies to improve heat tolerance in rice. A review. *Plants*, 8(11), 508.
- Kilasi, N. L., Singh, J., Vallejos, C. E., Ye, C., Jagadish, S. K., Kusolwa, P., & Rathinasabapathi, B. 2018. Heat stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.): Identification of quantitative trait loci and candidate genes for seedling growth under heat stress. *Frontiers in plant science*, 9, 1578.
- Kim, K. H., Alam, I., Kim, Y. G., Sharmin, S. A., Lee, K. W., Lee, S. H., & Lee, B. H. 2012. Overexpression of a chloroplast-localized small heat shock protein OsHSP26 confers enhanced tolerance against oxidative and heat stresses in tall fescue. *Biotechnology letters*, 34(2), 371-377.
- Koh, S., Lee, S. C., Kim, M. K., Koh, J. H., Lee, S., An, G., & Kim, S. R. 2007. T-DNA tagged knockout mutation of rice OsGSK1, an orthologue of Arabidopsis BIN2, with enhanced tolerance to various abiotic stresses. *Plant molecular biology*, 65(4), 453-466.
- Krasensky, J., & Jonak, C. 2012. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of experimental botany*, 63(4), 1593-1608.
- Kumari, S., Roy, S., Singh, P., Singla-Pareek, S., & Pareek, A. 2013. Cyclophilins: proteins in search of function. *Plant signaling & behavior*, 8(1), e22734.
- Lafarge, T., Bueno, C., Frouin, J., Jacquin, L., Courtois, B., & Ahmadi, N. 2017. Genome-wide association analysis for heat tolerance at flowering detected a large set of genes involved in adaptation to thermal and other stresses. *PLoS One*, 12(2), e0171254.
- Li, C. 2004. Characteristic analysis of the abnormal high temperature in 2003's midsummer in Wuhan City. *J. Central China Normal Univ.(Nat. Sci.)*, 38, 379-382.
- Li, G., Zhang, C., Zhang, G., Fu, W., Feng, B., Chen, T., & Fu, G. 2020. Abscisic acid negatively modulates heat tolerance in rolled leaf rice by increasing leaf temperature and regulating energy homeostasis. *Rice*, 13(1), 1-16.
- Li, X., Lawas, L. M., Malo, R., Glaubitz, U., Erban, A., Mauleon, R., & Jagadish, K. S. 2015. Metabolic and transcriptomic signatures of rice floral organs reveal sugar starvation as a factor in reproductive failure under heat and drought stress. *Plant, Cell & Environment*, 38(10), 2171-2192.

- Liao, J. L., Zhou, H. W., Peng, Q., Zhong, P. A., Zhang, H. Y., He, C., & Huang, Y. J. 2015. Transcriptome changes in rice (*Oryza sativa* L.) in response to high night temperature stress at the early milky stage. *BMC genomics*, 16(1), 1-14.
- Liao, J. L., Zhou, H. W., Zhang, H. Y., Zhong, P. A., & Huang, Y. J. 2014. Comparative proteomic analysis of differentially expressed proteins in the early milky stage of rice grains during high temperature stress. *Journal of Experimental Botany*, 65(2), 655-671.
- Lin, M. Y., Chai, K. H., Ko, S. S., Kuang, L. Y., Lur, H. S., & Charng, Y. Y. 2014. A positive feedback loop between HEAT SHOCK PROTEIN101 and HEAT STRESS-ASSOCIATED 32-KD PROTEIN modulates long-term acquired thermotolerance illustrating diverse heat stress responses in rice varieties. *Plant physiology*, 164(4), 2045-2053.
- Liu, G., Zha, Z., Cai, H., Qin, D., Jia, H., Liu, C., & Jiao, C. 2020. Dynamic transcriptome analysis of anther response to heat stress during anthesis in thermotolerant rice (*Oryza sativa* L.). *International journal of molecular sciences*, 21(3), 1155.
- Liu, J., Hasanuzzaman, M., Wen, H., Zhang, J., Peng, T., Sun, H., & Zhao, Q. 2019. High temperature and drought stress cause abscisic acid and reactive oxygen species accumulation and suppress seed germination growth in rice. *Protoplasma*, 256(5), 1217-1227.
- Makino, A., & Sage, R. F. 2007. Temperature response of photosynthesis in transgenic rice transformed with 'sense' or 'antisense' rbc S. *Plant and Cell Physiology*, 48(10), 1472-1483.
- Manigbas, N. L., Lambio, L. A. F., Luvina, B., & Cardenas, C.C. 2014. Germplasm innovation of heat tolerance in rice for irrigated lowland conditions in the Philippines. *Rice science*, 21(3), 162-169.
- Miller, G., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S., & Mittler, R. 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell & Environment*, 33(4), 453-467.
- Mittal, D., Chakrabarti, S., Sarkar, A., Singh, A., & Grover, A. 2009. Heat shock factor gene family in rice: genomic organization and transcript expression profiling in response to high temperature, low temperature and oxidative stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 47(9), 785-795.
- Miyazaki, M., Araki, M., Okamura, K., Ishibashi, Y., Yuasa, T., & Iwaya-Inoue, M. 2013. Assimilate translocation and expression of sucrose transporter, OsSUT1, contribute to high-performance ripening under heat stress in the heat-tolerant rice cultivar Genkitsukushi. *Journal of Plant Physiology*, 170(18), 1579-1584.
- Moreno, A. A., & Orellana, A. 2011. The physiological role of the unfolded protein response in plants. *Biological research*, 44(1), 75-80.
- Murakami, T., Matsuba, S., Funatsuki, H., Kawaguchi, K., Saruyama, H., Tanida, M., & Sato, Y. 2004. Over-expression of a small heat shock protein, sHSP17. 7, confers both heat tolerance and UV-B resistance to rice plants. *Molecular Breeding*, 13(2), 165-175.
- Muthusamy, S.K., Dalal, M., Chinnusamy, V., & Bansal, K.C. 2016. Differential regulation of genes coding for organelle and cytosolic clpATPases under biotic and abiotic stresses in wheat. *Front. Plant Sci*, 7, 929.
- Najeb Barakat, M., Al-Doss, A. A., Elshafei, A. A., & Moustafa, K. A. 2011. Identification of new microsatellite marker linked to the grain filling rate as indicator for heat tolerance genes in F2 wheat population. *Australian Journal of crop science*, 5(2), 104-110.
- Nakata, M., Fukamatsu, Y., Miyashita, T., Hakata, M., Kimura, R., Nakata, Y., Kuroda, M., Yamaguchi, T., & Yamakawa, H. 2017. High temperature-induced expression of rice alpha-amylases in developing endosperm produces chalky grains. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2089.
- Ngara, R., & Ndimba, B.K. 2014. Understanding the complex nature of salinity and drought-stress response in cereals using proteomics technologies. *Proteomics*, 14, 611-621.
- Niu, Y., & Xiang, Y. 2018. An overview of biomembrane functions in plant responses to high-temperature stress. *Frontiers in Plant Science*, 9, 915.
- Ohama, N., Sato, H., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. 2017. Transcriptional regulatory network of plant heat stress response. *Trends in plant science*, 22(1), 53-65.
- Pareek, A., Singla, S. L., & Grover, A. 1995. Immunological evidence for accumulation of two high-molecular-weight (104 and 90 kDa) HSPs in response to different stresses in rice and in response to high temperature stress in diverse plant genera. *Plant molecular biology*, 29(2), 293-301.

- Pareek, A., Sopory, S. K., & Bohnert, H. J. 2009. Abiotic stress adaptation in plants. Dordrecht, Netherlands, Springer.
- Paul, P., Dhatt, B. K., Sandhu, J., Hussain, W., Irvin, L., Morota, G., & Walia, H. 2020. Divergent phenotypic response of rice accessions to transient heat stress during early seed development. *Plant Direct*, 4(1), e00196.
- Peng, S., Huang, J., Sheehy, J. E., Laza, R. C., Visperas, R. M., Zhong, X., & Cassman, K. G. 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(27), 9971-9975.
- Poli, Y., Basava, R. K., Panigrahy, M., Vinukonda, V. P., Dokula, N. R., Voleti, S. R., & Neelamraju, S. 2013. Characterization of a Nagina 22 rice mutant for heat tolerance and mapping of yield traits. *Rice*, 6(1), 1-9.
- Prasad, B. D., Goel, S., & Krishna, P. 2010. In silico identification of carboxylate clamp type tetratricopeptide repeat proteins in arabidopsis and rice as putative co-chaperones of Hsp90/Hsp70. *PLoS ONE*, 5, e12761.
- Prasad, P. V. V., Boote, K.J., Allen Jr, L. H., Sheehy, J. E., & Thomas, J. M. G. 2006. Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field crops research*, 95(2-3), 398-411.
- Prasanth, V. V., Basava, K. R., Babu, M. S., VGN, V. T., Devi, S. J. S., Mangrauthia, S. K., & Sarla, N. 2016. Field level evaluation of rice introgression lines for heat tolerance and validation of markers linked to spikelet fertility. *Physiology and molecular biology of plants*, 22(2), 179-192.
- Pratt, W. B., & Toft, D. O. 2003. Regulation of signaling protein function and tracking by the hsp90/hsp70-based chaperone machinery. *Experimental Biology and Medicine*, 228, 111-133.
- Qi, Y., Wang, H., Zou, Y., Liu, C., Liu, Y., Wang, Y., & Zhang, W. 2011. Over-expression of mitochondrial heat shock protein 70 suppresses programmed cell death in rice. *Febs Letters*, 585(1), 231-239.
- Qi-Hua, L., Xiu, W., Tian, L., Jia-Qing, M., & Xue-Biao, Z. 2013. Effects of elevated air temperature on physiological characteristics of flag leaves and grain yield in rice. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 73(2), 85-90.
- Qin-Di, D., Gui-Hua, J., Xiu-Neng, W., Zun-Guang, M., Qing-Yong, P., Shiyun, C., Yu-Jian, M., Shuang-Xi, Z., Yong-Xiang, H., & Yu, L. 2021. High temperature-mediated disturbance of carbohydrate metabolism and gene expressional regulation in rice: a review, *Plant Signaling & Behavior*, 16:3, 1862564.
- Qiu, Z., Zhu, L., He, L., Chen, D., Zeng, D., Chen, G., & Qian, Q. 2019. DNA damage and reactive oxygen species cause cell death in the rice local lesions 1 mutant under high light and high temperature. *New Phytologist*, 222(1), 349-365.
- Rana, R. M., Dong, S., Tang, H., Ahmad, F., & Zhang, H. 2012. Functional analysis of OsHSBP1 and OsHSBP2 revealed their involvement in the heat shock response in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of experimental botany*, 63(16), 6003-6016.
- Reddy, P. S., Kishor, P. B. K., Seiler, C., Kuhlmann, M., Eschen-Lippold, L., Lee, J., Reddy, M. K., & Sreenivasulu, N. 2014. Unraveling regulation of the small heat shock proteins by the heat shock factor HvHsfB2c in barley: Its implications in drought stress response and seed development. *PLoS ONE*, 9, e89125.
- Rezaul, I. M., Baohua, F., Tingting, C., Weimeng, F., Caixia, Z., Longxing, T., & Guanfu, F. 2019. Abscisic acid prevents pollen abortion under high-temperature stress by mediating sugar metabolism in rice spikelets. *Physiologia Plantarum*, 165(3), 644-663.
- Rodriguez-Celma, J., Rellan-Alvarez, R., Abadia, A., Abadia, J., & Lopez-Millan, A. F. 2010. Changes induced by two levels of cadmium toxicity in the 2-DE protein profile of tomato roots. *Journal of Proteome Research*, 73, 1694-1706.
- Sailaja, B., Subrahmanyam, D., Neelamraju, S., Vishnukiran, T., Rao, Y. V., Vijayalakshmi, P., & Mangrauthia, S. K. 2015. Integrated physiological, biochemical, and molecular analysis identifies important traits and mechanisms associated with differential response of rice genotypes to elevated temperature. *Frontiers in plant science*, 6, 1044.
- Sanchez-Reinoso, A. D., Garces-Varon, G., & Restrepo-Diaz, H. 2014. Biochemical and physiological characterization of three rice cultivars under different daytime temperature conditions. *Chilean journal of agricultural research*, 74(4), 373-379.

- Satake, T., & Yoshida, S. 1978. High temperature-induced sterility in indica rices at flowering. *Japanese Journal of Crop Science*, 47(1), 6-17.
- Sato, H., Todaka, D., Kudo, M., Mizoi, J., Kidokoro, S., Zhao, Y., & Yamaguchi-Shinozaki, K. 2016. The A rabidopsis transcriptional regulator DPB 3-1 enhances heat stress tolerance without growth retardation in rice. *Plant biotechnology journal*, 14(8), 1756-1767.
- Sato, Y., & Yokoya, S. 2008. Enhanced tolerance to drought stress in transgenic rice plants overexpressing a small heat-shock protein, sHSP17. 7. *Plant cell reports*, 27(2), 329-334.
- Scafaro, A. P., Atwell, B. J., Muylaert, S., Reusel, B. V., Ruiz, G. A., Rie, J. V., & Gallé, A. 2018. A thermotolerant variant of Rubisco activase from a wild relative improves growth and seed yield in rice under heat stress. *Frontiers in plant science*, 9, 1663.
- Scafaro, A. P., Haynes, P.A., & Atwell, B. J. 2010. Physiological and molecular changes in *Oryza meridionalis* Ng., a heat-tolerant species of wild rice. *Journal of Experimental Botany*, 61(1), 191-202.
- Scafaro, A.P., Gallé, A., Van Rie, J., Carmo-Silva, E., Salvucci, M. E., & Atwell, B. J. 2016. Heat tolerance in a wild *Oryza* species is attributed to maintenance of Rubisco activation by a thermally stable Rubisco activase ortholog. *New Phytologist*, 211(3), 899-911.
- Shah, F., Huang, J., Cui, K., Nie, L., Shah, T., Chen, C., & Wang, K. 2011. Impact of high-temperature stress on rice plant and its traits related to tolerance. *The Journal of Agricultural Science*, 149(5), 545-556.
- Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. 2007. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of experimental botany*, 58(2), 221-227.
- Shiraya, T., Mori, T., Maruyama, T., Sasaki, M., Takamatsu, T., Oikawa, K., & Mitsui, T. 2015. Golgi/plastid-type manganese superoxide dismutase involved in heat-stress tolerance during grain filling of rice. *Plant biotechnology journal*, 13(9), 1251-1263.
- Shu, L., Lou, Q., Ma, C., Ding, W., Zhou, J., Wu, J., Feng, F., Lu, X., Luo, L., & Xu, G. 2011. Genetic, proteomic and metabolic analysis of the regulation of energy storage in rice seedlings in response to drought. *Proteomics*, 11, 4122-4138.
- Shu, Q. Y., Wu, D. X., & Xia, Y. 1997. The most widely cultivated rice variety 'Zhefu 802' in China and its geneology. *Mutation Breeding Newsletter*, 43, 3-5.
- Singla, S. L., Pareek, A., & Grover, A. 1997. High temperature. In. PRASAD, MNV (Ed.). *Plant ecophysiology*.
- Singla, S. L., Pareek, A., & Grover, A. 1998. Plant Hsp100 family with special reference to rice. *Journal of Biosciences*, 23, 337-345
- Suzuki, K., Aoki, N., Matsumura, H., Okamura, M., Ohsugi, R., & Shimono, H. 2015. Cooling water before panicle initiation increases chilling-induced male sterility and disables chilling-induced expression of genes encoding OsFKBP65 and heat shock proteins in rice spikelets. *Plant, Cell & Environment*, 38, 1255-1274.
- Takehara, K., Murata, K., Yamaguchi, T., Yamaguchi, K., Chaya, G., Kido, S., & Miura, K. 2018. Thermo-responsive allele of sucrose synthase 3 (Sus3) provides high-temperature tolerance during the ripening stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding science*, 18007.
- Tanamachi, K., Miyazaki, M., Matsuo, K., Suriyasak, C., Tamada, A., Matsuyama, K., & Ishibashi, Y. 2016. Differential responses to high temperature during maturation in heat-stress-tolerant cultivars of Japonica rice. *Plant Production Science*, 19(2), 300-308.
- Tian, X., Luo, H., Zhou, H., Wu, C. 2009. Research on heat stress of rice in China: progress and prospect. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 25(22), 166-168.
- Ul Haq S., Khan, A., Ali, M., Mateen Khattak, A., Gai, W. X., Zhang, H. X., Wei, A. M., & Gong Z.H. 2019. Heat Shock Proteins: Dynamic Biomolecules to Counter Plant Biotic and Abiotic Stresses. *International Journal of Molecular Sciences*. 20, 5321
- Wada, H., Hatakeyama, Y., Nakashima, T., Nonami, H., Erra-Balsells, R., Hakata, M., & Nakano, H. 2020. On-site single pollen metabolomics reveals varietal differences in phosphatidylinositol synthesis under heat stress conditions in rice. *Scientific reports*, 10(1), 1-11.
- Wahab, M. M. S., Akkareddy, S., Shanthi, P., & Latha, P. 2020. Identification of differentially expressed genes under heat stress conditions in rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Biology Reports*, 47(3), 1935-1948.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and experimental botany*, 61(3), 199-223.

- Wang, D., Li, X. F., Zhou, Z.J., Feng, X. P., Yang, W. J., & Jiang, D. A. 2010. Two Rubisco activase isoforms may play different roles in photosynthetic heat acclimation in the rice plant. *Physiologia plantarum*, 139(1), 55-67.
- Wang, X., Zhang, H., Shao, L.Y., Yan, X., Peng, H., Ouyang, J.X., & Li, S.B. 2018. Expression and function analysis of a rice OsHSP40 gene under salt stress. *Genes Genom.*, 11, 1-8.
- Wang, Z. H., & Jia, Y. 2014. Development and characterization of rice mutants for functional genomic studies and breeding. *Mutagenesis: exploring novel genes and pathways*, 307-332.
- Wang, Z. M., Li, H. X., Liu, X. F., He, Y., & Zeng, H. L. 2015. Reduction of pyruvate orthophosphate dikinase activity is associated with high temperature-induced chalkiness in rice grains. *Plant Physiology and Biochemistry*, 89, 76-84.
- Wei, H., Liu, J., Wang, Y., Huang, N., Zhang, X., Wang, L., & Zhong, X. 2013. A dominant major locus in chromosome 9 of rice (*Oryza sativa* L.) confers tolerance to 48 C high temperature at seedling stage. *Journal of Heredity*, 104(2), 287-294.
- Wu, L., Taohua, Z., Gui, W., Xu, L., Li, J., & Ding, Y. 2015. Five pectinase gene expressions highly responding to heat stress in rice floral organs revealed by RNA-seq analysis. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 463(3), 407-413.
- Wu, X., Shiroto, Y., Kishitani, S., Ito, Y., & Toriyama, K. 2009. Enhanced heat and drought tolerance in transgenic rice seedlings overexpressing OsWRKY11 under the control of HSP101 promoter. *Plant cell reports*, 28(1), 21-30.
- Wu, Y. C., Chang, S. J., & Lur, H. S. 2016. Effects of field high temperature on grain yield and quality of a subtropical type japonica rice—Pon-Lai rice. *Plant Production Science*, 19(1), 145-153.
- Xia, M. Y., & Qi, H. X. 2004. Effects of high temperature on the seed setting percent of hybrid rice bred with four male sterile lines. *Hubei Agricultural Sciences*, 2, 21-22.
- Xiao Y., Pan Y., Luo L., Deng H., Zhang G., Tang W., & Chen, L. 2011. Quantitative trait loci associated with pollen fertility under high temperature stress at flowering stage in rice (*Oryza sativa*) *Rice Science*, 18, 204-209.
- Xiao, N., Huang, W. N., Zhang, X. X., Gao, Y., Li, A. H., Dai, Y., & Chen, J. M. 2014. Fine mapping of qRC10-2, a quantitative trait locus for cold tolerance of rice roots at seedling and mature stages. *PLoS One*, 9(5), e96046.
- Xu, J., Xue, C., Xue, D., Zhao, J., Gai, J., Guo, N., & Xing, H. 2013. Overexpression of GmHsp90s, a heat shock protein 90 (Hsp90) gene family cloning from soybean, decrease damage of abiotic stresses in *arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*, 8, e69810.
- Xue, D. W., Jiang, H., Hu, J., Zhang, X. Q., Guo, L. B., Zeng, D. L., & Qian, Q. 2012. Characterization of physiological response and identification of associated genes under heat stress in rice seedlings. *Plant physiology and biochemistry*, 61, 46-53.
- Yamakawa, H., Hirose, T., Kuroda, M., & Yamaguchi, T. 2007. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray. *Plant Physiology*, 144(1), 258-277.
- Yamanouchi, U., Yano, M., Lin, H., Ashikari, M., & Yamada, K. 2002. A rice spotted leaf gene, *Spl7*, encodes a heat stress transcription factor protein. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(11), 7530-7535.
- Yamori, W., Kondo, E., Sugiura, D., Terashima, I., Suzuki, Y., & Makino, A. 2016. Enhanced leaf photosynthesis as a target to increase grain yield: insights from transgenic rice lines with variable Rieske FeS protein content in the cytochrome b6/f complex. *Plant, Cell & Environment*, 39(1), 80-87.
- Yan, H., Zhang, B., Zhang, Y., Chen, X., Xiong, H., Matsui, T., & Tian, X. 2017. High temperature induced glume closure resulted in lower fertility in hybrid rice seed production. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1960.
- Yang, H. C., Huang, Z.Q., Jiang, Z. Y., & Wang, X. W. 2004. High temperature damage and its protective technologies of early and middle season rice in Anhui province. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 32(1), 3-4.
- Yang, S., Hao, D., Jin, M., Li, Y., Liu, Z., Huang, Y., & Su, Y. 2020. Internal ammonium excess induces ROS-mediated reactions and causes carbon scarcity in rice. *BMC plant biology*, 20(1), 1-15.
- Ye, C., Tenorio, F. A., Argayoso, M.A., Laza, M. A., Koh, H. J., Redoña, E. D., & Gregorio, G. B. 2015. Identifying and confirming quantitative trait loci associated with heat tolerance at flowering stage in different rice populations. *BMC genetics*, 16(1), 1-10.

- Yoshida, S. 1981. *Fundamentals of Rice Crop Science*, International Rice Research Institute, Los Baños. Laguna.
- Zhang, G. L., Chen, L. Y., Xiao, G. Y., Xiao, Y. H., Chen, X. B., & Zhang, S. T. 2009. Bulk segregant analysis to detect QTL related to heat tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) using SSR markers. *Agricultural Sciences in China*, 8(4), 482-487.
- Zhang, X., Rerksiri, W., Liu, A., Zhou, X., Xiong, H., Xiang, J., & Xiong, X. 2013. Transcriptome profile reveals heat response mechanism at molecular and metabolic levels in rice flag leaf. *Gene*, 530(2), 185-192.
- Zhao, C., Xie, J., Li, L., & Cao, C. 2017. Comparative transcriptomic analysis in paddy rice under storage and identification of differentially regulated genes in response to high temperature and humidity. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 65(37), 8145-8153.
- Zhao, L., Lei, J., Huang, Y., Zhu, S., Chen, H., Huang, R., & Yan, S. 2016. Mapping quantitative trait loci for heat tolerance at anthesis in rice using chromosomal segment substitution lines. *Breeding science*, 15084.
- Zhao, Q., Zhou, L., Liu, J., Du, X., Asad, M.A., Huang, F., Pan, G., & Cheng, F. 2018. Relationship of ROS accumulation and superoxide dismutase isozymes in developing anther with floret fertility of rice under heat stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 122, 90-101.