

## Adaptation Strategies to Improve the Resistance of Oilseed Crops to Heat Stress Under a Changing Climate

استراتژی‌های سازگاری برای بهبود مقاومت محصولات دانه‌های روغنی در برابر تنش گرمایی تحت شرایط تغییرات آب و هوایی

بهناز دولت‌آبادی

پیش بینی می‌شود در دو دهه ی آینده به دلیل تغییرات آب و هوایی، درجه حرارت زمین ۱.۵ درجه سانتی گراد افزایش یابد (IPCC, 2018). دما یکی از عوامل محیطی تعیین کننده و تاثیر گذار بر ویژگی‌های زیست توده، فنولوژی و فیزیولوژی و صفات دخیل در عملکرد مختلف گیاهان زراعی همچون دانه‌های روغنی است. دانه‌های روغنی مانند سویا، آفتابگردان، کلزا، بادام زمینی، پنبه دانه، نارگیل، نخل روغنی، کنجد، گلرنگ، زیتون و غیره در سراسر دنیا به طور گسترده کشت می‌شوند (Abiodun, 2017). افزایش دمای اقلیمی، ثبات عملکرد و کیفیت سنتز روغن را در این محصولات تهدید می‌کند. سیستم دفاع طبیعی در این محصولات نمی‌تواند اثرات مضر تنش گرمایی را تحمل کند، بنابراین باعث کاهش قابل توجهی در عملکرد دانه و روغن می‌شود (Lu et al., 2011). درک صحیح مکانیسم‌های زیربنایی برهمکنش‌های ژنوتیپ-محیط که می‌تواند بر مسیرهای سنتز روغن تأثیر بگذارد، یک نیاز اصلی در توسعه ارقام پایدار است. تحمل تنش گرمایی یک صفت کمی پیچیده است که توسط ژن‌های زیادی کنترل می‌شود و مطالعه و توصیف آن چالش برانگیز است. با این وجود تا به امروز، مطالعات پیرامون تحمل گیاهان به تنش گرمایی به چندین مکانیسم پیچیده برای مقابله با تنش دمای بالا اشاره کرده است، از جمله مسیرهای سیگنالینگ هورمونی برای سنجش محرک‌های گرما و تحمل در برابر تنش گرمایی، حفظ یکپارچگی غشاء، تولید پروتئین‌های شوک حرارتی<sup>۱</sup> (HSPs) حذف گونه‌های اکسیژن فعال<sup>۲</sup> (ROS)، تجمع آنتی‌اکسیدان‌ها، تجمع املاح سازگار، بیان ژن اصلاح‌شده برای ایجاد تغییرات، فناوری‌های کشاورزی هوشمند و چندین تکنیک زراعی دیگر برای رشد و بقا (Teixeira et al., 2013). دستکاری ژن‌های متعددی که مسئول القای تحمل به دمای بالا هستند و بررسی بیان بالای آن‌ها، تأثیر زیادی بر کاربرد بالقوه آن‌ها با استفاده از ویرایش ژنوم<sup>۳</sup> CRISPR/Cas و فناوری OMICS دارد (Song et al., 2016).

### آستانه تحمل تنش گرمایی در دانه های روغنی

به طور کلی، سطح آستانه تنش گرمایی به عنوان نقطه ای تعریف می‌شود که پس از آن ممکن است برخی تغییرات برگشت ناپذیر باشد. در این حالت گیاهان ممکن است پایداری غشاء خود را از دست دهند. تاثیر مخرب تنش در دمای بالا را می‌توان با مدت زمان قرار گرفتن در معرض، شدت تمرکز و درجه حرارت بالا تعریف کرد. محدودیت‌های دمایی ۳۵ درجه سانتیگراد در مناطق گرمسیری و نیمه گرمسیری از عوامل استرس‌زا در نظر گرفته می‌شوند (Bitu and Gerats, 2013; Awais et al., 2017a; Ahmad et al., 2021a; Waraich et al., 2021a). با این حال، دمای بالای ۲۵ درجه سانتیگراد به عنوان عوامل تنش‌زا در محصولات زمستانه محسوب می‌شوند (Wahid et al., 2017; Abbas et al., 2007). تأثیر تنش گرمایی و دمای آستانه در برخی از گیاهان دانه های روغنی در مراحل مختلف رشد در جدول ۱ ارائه شده است.

جدول ۱: تاثیر تنش گرمایی بر گیاهان دانه‌های روغنی در مراحل مختلف رشد

مرجع	مرحله رشدی	اثر روی گیاه	تنش گرما/مدت زمان	دانه روغنی
Allen Jr et al., 2018	پر شدن دانه	طول بین گره ها و میانگره ها کاهش یافت	۳۴ تا ۴۲ درجه سانتی‌گراد	سویا ( <i>Glycine max</i> L.)
Khan et al., 2020	مرحله ی زایشی	محتوای کلروفیل و عملکرد	۴۵ درجه سانتی‌گراد، ۶ روز	
Cohen et al., 2021	حضور اولین گل	کاهش تولید بذر	۲۸ درجه سانتی‌گراد، ۸ ساعت	
Djanaguiraman et al., 2011	پر شدن دانه	کاهش تولید و عملکرد بذر	۴۰ درجه سانتی‌گراد، ۱۴ روز	
Jumrani et al., 2017	مرحله ی زایشی	وزن برگ، تراکم روزه، فتوسنتز و میزان کلروفیل	۲۸ تا ۴۲ درجه سانتی‌گراد	

<sup>1</sup> Heat shock proteins

<sup>2</sup> Reactive Oxygen Species

<sup>3</sup> clustered regularly interspaced short palindromic repeats

Chimenti et al., 2001	مرحله ی زایشی	کاهش اندازه جنین	۲۵/ درجه سانتی گراد، ۷ روز پس از اولین گرده افشانی تا بلوغ فیزیولوژیکی	آفتابگردان ( <i>Helianthus annuus</i> L.)
Razik et al., 2021	مرحله ی زایشی	افزایش پراکسیداسیون لیپیدی و محتوای پراکسید هیدروژن	۳۸/ درجه سانتی گراد، ۳ هفته	
Rondanini et al., 2003	مرحله پر شدن بذر/مرحله زایشی	کاهش وزن دانه در بوته، کاهش محتوای روغن	۲۵ درجه سانتی گراد، ۷ روز	
De la Haba et al., 2014	رویشی	کاهش رشد برگ در آفتابگردان	۳۸ درجه سانتی گراد، ۳ هفته	
Ahmad et al., 2021c	مرحله ی زایشی	کاهش تبادل گاز و رطوبت	۳۵ درجه سانتی گراد، ۱۴ روز	کلزا ( <i>Brassica napus</i> L.)
Huang et al., 2019a	مرحله ی زایشی	سیستم فتوسنتز بذر، اختلال در ترکیب کربوهیدرات ها	۳۷ درجه سانتی گراد، ۲ روز	
Chen et al., 2021a	مرحله ی زایشی	رشد رویشی غیر طبیعی	۳۵ درجه سانتی گراد، ۷ روز	
Chen et al., 2021b	مرحله ی زایشی	حساسیت بالای اندام های زایشی ماده نسبت به اندام های نر	۳۵ درجه سانتی گراد، ۷ روز	
Waraich et al., 2021b	مرحله ی زایشی	کاهش رابطه همبستگی آب و عملکرد دانه	۲۸ درجه سانتی گراد، ۱۰ روز	
Prasad et al., 2000	مرحله ی زایشی	کاهش تعداد جوانه ها و غلاف ها	۳۴ درجه سانتی گراد، ۶ روز	بادام زمینی ( <i>Arachis hypogaea</i> L.)
Prasad et al., 2001	اسپوردهی	کاهش ۹۰ درصدی در تشکیل غلاف	۴۰ درجه سانتی گراد، ۶ روز	
Yang et al., 2013	رویشی	بازده فتوشیمیایی PSII کاهش می یابد	۴۰ درجه سانتی گراد	
Lwe et al., 2020	گلدهی	تاثیر منفی بر پروفایل اسید چرب	۴۱ درجه سانتی گراد، ۱۸ روز	
Mohamed and Abdel-Hamid, 2013	مرحله ی زایشی	کاهش مواد فتوسنتزی، قندهای محلول کل و محتوای پرولین	۴۰ درجه سانتی گراد، ۶ ساعت	پنبه ( <i>Gossypium hirsutum</i> L.)
Saleem et al., 2021	مرحله ی زایشی	کاهش فتوسنتز و پایداری غشای سلولی	۴۵ درجه سانتی گراد	
Sarwar et al., 2019	مرحله ی زایشی	افزایش آسیب غشای لیپیدی از طریق افزایش مالون دی آلدئید (MDA)	۳۸ و ۴۵ درجه سانتی گراد، ۱ هفته	
Ribeiro et al., 2014	جوانه زنی	تاثیر منفی بر روی تولید زیست توده	۳۵ درجه سانتی گراد، ۱۳ روز	کرچک ( <i>Ricinus communis</i> L.)
Ribeiro et al., 2015	جوانه زنی	بر پروتئین های شوک حرارتی تاثیر می گذارد	۳۵ درجه سانتی گراد، ۷ روز	

Gusta et al., 1997	مرحله ی زایشی	مدت زمان زنده ماندن گرده	بیشتر از ۳۰ درجه سانتی گراد، ۷ روز	کتان ( <i>Linum usitatissimum</i> L.)
Saha et al., 2021	مرحله ی زایشی	افزایش یا کاهش بیان برخی ژن ها	۴۲ درجه سانتی گراد، ۱ روز	
Carmo-Silva and Salvucci, 2012	مرحله ی زایشی	کاهش سرعت فتوسنتز	۲۵ الی ۳۵ درجه سانتی گراد، ۳ ساعت	کاملینا ( <i>Camelina sativa</i> Crantz)
Ahmad et al., 2021a	مرحله ی زایشی	کاهش تبادل گاز و روابط رطوبت	۳۵ درجه سانتی گراد، ۱۴ روز	
Ahmad et al., 2021b	مرحله ی زایشی	آسیب اکسیداتیو	۳۵ درجه سانتی گراد، ۱۰ روز	
Ahmad et al., 2021c	مرحله ی زایشی	نرخ فتوسنتز و وضعیت آب کاهش یافت	۳۵ درجه سانتی گراد، ۱۴ روز	
Waraich et al., 2021a	مرحله ی زایشی	کاهش نرخ رشد و تبادل گاز	۳۲ درجه سانتی گراد، ۱۲ روز	

### درک و سیگنال دهی تنش گرمایی

یک گیاه سالم به شبکه‌ای فشرده و قوی از سیستم‌های به هم پیوسته نیاز دارد که به سرعت به محرک‌ها پاسخ می‌دهد، پاسخ‌های متابولیکی را آغاز می‌کند و برای سازگاری با شرایط نامطلوب انعطاف پذیری منحصر به فردی از خود نشان می‌دهد. تنش گرمایی می‌تواند با بی‌ثبات کردن سیالیت غشاء، پروتئین‌های متعدد، سیستم‌های انتقال، کارایی آنزیم‌ها، پایداری RNA و پلیمریزاسیون اسکلت سلولی بر عملکرد گیاه به طرق مختلف تأثیر بگذارد (Hasanuzzaman et al., 2013). فرآیند سازگاری با تنش پیچیده است و به طور مکانیکی از طریق ژن‌ها، متابولیت‌ها و پروتئین‌هایی که در مجموع در بسیاری از مسیرهای تنظیمی نقش دارند، رخ می‌دهد. مرحله اولیه درک استرس شامل تغییرات مولکولی یا ساختاری است که از طریق آن یک آبشار سیگنال دهی ایجاد می‌شود که منجر به پاسخ‌های سیالیت غشاء، تغییرات تطبیقی در پروتئین‌ها و تغییر توالی‌های DNA و RNA می‌شود (Lohani et al., 2020). محل اولیه درک تنش عمدتاً غشای پلاسمایی است که فعال شدن کانال‌های  $Ca^{+2}$  را در غشای پلاسمایی تحریک می‌کند و در نتیجه، نوسانات سطح  $Ca^{+2}$  سیتوزولی ایجاد می‌شود.  $Ca^{+2}$  به عنوان یک پیام رسان ثانویه عمل می‌کند و سیگنال‌ها به حسگرهای  $Ca^{+2}$  و سایر حسگرها مانند پروتئین‌های شبه کلسینورین  $B^+$  (CBLs)، کالمودولین<sup>۵</sup> (CaMs)، پروتئین‌های شبه کالمودولین<sup>۶</sup> (CMLs)، پروتئین‌های کینازهای وابسته به کلسیم<sup>۷</sup> (CDPKs/CPKs)، گیرنده‌های جفت شده با پروتئین<sup>۸</sup> G (GPCR)، پروتئین‌های کیناز فعال شده با میتوز<sup>۹</sup> (MAPKs)، پروتئین شبه مقاوم به پیراباکتین<sup>۱۰</sup> (PYR/PYL)، متالوپروتئینازهای ماتریکس<sup>۱۱</sup> (MMPs) و سایر آنزیم‌ها وابسته هستند. مکانیسم تشخیص کلسیم در چندین گیاه مدل و همچنین در گیاهان دانه‌های روغنی مشخص شده است.

### تنش گرمایی در مرحله جوانه زنی و رویشی

نسبت جوانه زنی و سبز شدن یک محصول، مسئله مهمی برای بدست آوردن تراکم کاشت بهینه و عملکرد محصول در مزرعه است. دمای بالا منجر به جوانه زنی ضعیف و استقرار ضعیف توده در ژرم پلاسما می‌شود (Azharudheen et al., 2013). تنش گرمایی به مورفولوژی گیاه آسیب می‌زند و با علائمی بر روی قسمت‌های رویشی مانند آفتاب سوختگی برگ، کاهش نسبت ریشه به ساقه، تأثیر بر میزیم گیاه و پیری برگ ظاهر می‌شود (De la Haba et al., 2014). علائم اختلال رشد و نمو در براسیکا (Angadi et al., 2000)، سویا (Piramila et al., 2012) و بذر کتان (Gusta et al., 1997) تحت تنش دمای بالا مشاهده شده است. گزارش شده است که دمای بالا (۳۵ درجه سانتی گراد) در طول گرده افشانی باعث کاهش محتوای کلروفیل، سرعت فتوسنتز و میزان آب برگ در ژنوتیپ‌های کاملیا و کلزا می‌شود

<sup>4</sup> calcineurin b-like proteins

<sup>5</sup> Calmodulin

<sup>6</sup> Calmodulin -like proteins

<sup>7</sup> Calcium-dependent protein kinases

<sup>8</sup> G protein coupled receptors

<sup>9</sup> mitogen-activated protein kinase

<sup>10</sup> pyrabactin resistance 1-like protein

<sup>11</sup> matrix metalloproteinases

که منجر به کاهش رشد گیاه و عملکرد دانه می‌شود (Ahmad et al., 2021a). رشد کلزا در دمای بالای ۲۸ درجه سانتیگراد با کاهش ارتفاع گیاه، طول ریشه و تجمع زیست توده به دلیل اختلال در سرعت فتوسنتزی و هدایت روزنه ای تحت تأثیر منفی قرار گرفت (Waraich et al., 2021b). پیامدهای تنش گرمایی برای رشد و نمو گیاه در شکل ۱ ارائه شده است.



شکل ۱: تأثیر تنش گرمایی بر پاسخ‌های فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی، رشد و عملکرد در گیاهان

### تنش گرمایی در مرحله زایشی

تمام مراحل رشد گیاه می‌تواند تحت تأثیر تنش حرارتی قرار گیرد، اما بزرگترین نگرانی دنیای کشاورزی مرحله زایشی است. بخش زیادی از غذای جهان از طریق تولید مثل جنسی از گیاهان گلدار تامین می‌شود. چند ساعت اول مرحله تولید مثل در لقاح مهم است، زیرا اگر یک تنش جزئی گرمایی رخ دهد می‌تواند برای کل فرآیند کشنده باشد (Xi, 1991). به طور مشابه، مرحله تولید مثل، حساس‌ترین مرحله تحت تأثیر استرس گرمایی در براسیکا در نظر گرفته می‌شود (Young et al., 2004; Ihsan et al., 2019). اختلال در عملکردهای متابولیک گیاه به دلیل دمای بالا با کاهش انرژی دریافتی از نور باعث کوتاه شدن مراحل رشد از نظر اندازه و زمان شده است. همچنین تأثیر نامطلوبی بر جذب کربن دارد و منجر به تشکیل اندامک‌های کوچک و تغییر شکل یافته می‌شود (Maestri et al., 2002). یک واکنش استرس گرمایی بسیار کشنده در قسمت‌های تولید مثل نر و ماده مشاهده شده است که باعث کاهش زنده‌مانی و جوانه‌زنی گرده، مهار رشد لوله‌های گرده، اختلال در پذیرش و عملکرد کلاله و تخمدان، توقف لقاح، مهار جنین‌زایی، اختلال در زنده‌مانی تخمک و باعث نابودی تخمدان و تشکیل دانه ضعیف می‌شود. گیاهان براسیکا وقتی در معرض تنش گرمایی قرار می‌گیرند، بذر ضعیفی تولید می‌کنند (Angadi et al., 2000; Morrison et al., 2016).

### کمیت و کیفیت روغن

در میان ذخایر گیاهی، روغن‌ها پرانرژی‌ترین ذخایر هستند که بسیاری از اسیدهای چرب ضروری و کالری‌هایی را که باید بخشی از رژیم غذایی روزانه باشند، در اختیار انسان قرار می‌دهند. روغن در پلاستیدها، oil bodies و مولکول‌های تری گلیسرول<sup>۱۲</sup> (TAG) که خارج از

<sup>12</sup> Triacylglycerol molecules

پلاستیدها در شبکه آندوپلاسمی<sup>۱۳</sup> (ER) تجمع می‌یابند، سنتز می‌شود. قرار گرفتن در معرض گرما اثرات مضر بر اندامک‌های سلولی (پلاستیدها، ER و oil bodies) دارد، همچنین باعث دنا توره شدن آنزیم‌ها می‌شود که می‌تواند منجر به اختلال در مکانیسم سنتز روغن شود. (Haung et al., 2019). اگرچه در شرایط تنش گرمایی، مکانیسم کامل تجمع روغن و فتوسنتز در *B. napus* نامشخص است، اما مشخص شده است که در این شرایط، محتوای قند افزایش می‌یابد زیرا تجمع روغن دانه کاهش می‌یابد و منجر به اختلال در ادغام کربوهیدرات‌ها در TAG می‌شود (Haung et al., 2019). تنش گرمایی باعث کاهش فعالیت تعدادی از ژن‌های انتقال دهنده قند و منجر به ترکیب ناقص کربوهیدرات‌ها در واحدهای تری گلیسرول می‌شود. در مجموع، نتایج تأیید کرد که اختلالات در مکانیسم فتوسنتز بذری، اختلال در ادغام کربوهیدرات‌ها در تری گلیسرول و بی نظمی در رونویسی مسیر BnWRI1 به دلیل تنش گرمایی، دلایل اصلی تجمع کمتر روغن هستند. رابطه غلظت روغن با دما خطی است. با افزایش دما، غلظت اسید اولئیک به صورت خطی افزایش می‌یابد و در همان زمان، اسید لینولئیک به صورت خطی کاهش می‌یابد (Haung et al., 2019). علاوه بر این،<sup>۱۴</sup> لینولئیک<sup>۱۵</sup>، میزان ایزوفلاون و مقدار ید نیز کاهش یافت. همه این عوامل باعث کاهش محتوای روغن در دانه‌های سویا می‌شود. عملکرد روغن یک همبستگی خطی با وزن هزار دانه، طول غلاف و دانه در گونه *Brassica* دارد، در محیط‌هایی با دمای بالا نشان داد که بطور بالقوه می‌تواند برای تولید سوخت زیستی در شرایط گرمسیری استفاده شود (Bassegio and Zanotto, 2020).

### مکانیسم تحمل تنش گرمایی در گیاهان

آب و هوای جهانی به دلیل عوامل مختلف انسانی که بر روی دما تأثیر می‌گذارد در حال تغییر است (Ahmad et al., 2020). مکانیسم‌های متعددی از جمله مکانیسم‌های فنولوژیکی، فیزیولوژیکی، مورفولوژیکی و بیوشیمیایی وجود دارد که گیاهان برای بقای خود در شرایط دمای بالا از خود نشان می‌دهند (Ghaffar et al., 2020)، از آنجاییکه گیاهان در طبیعت بدون تحرک هستند، آن‌ها را محدود به طیف خاصی از پاسخ‌ها به محرک‌های خارجی می‌کند که در شرایط مختلف رشد متفاوت است. نشانه‌های استرس (مانند تغییرات دما، اثرات یونی، اثرات اسمزی، عدم قطعیت غشاء) سیگنال دهی و کنترل رونوشت را فعال می‌کند که این فرایند، مکانیسم‌ها پاسخ به استرس را برای بازیابی هموستازی و ترمیم غشای پلاسمایی تحریک می‌کند (Ahmad et al., 2021a). بوهنرت و همکاران (۲۰۰۶) مرگ سلول که به دلیل تخریب پروتئین‌های ساختاری و عملکردی و آسیب غیرقابل برگشت در هموستازی سلول به دلیل پاسخ ناکافی در مراحل مختلف سیگنال دهی و فرآیندهای بیان ژن رخ می‌دهد را بررسی کردند. درک مکانیسم‌های مختلف واکنش گیاهان به تنش و اهمیت آن‌ها در کسب تحمل گرمایی از اهمیت بالایی برخوردار است. تحت تنش گرمایی، گیاهان مکانیسم‌های مختلفی را فعال می‌کنند، از جمله تجمع متابولیت‌ها (HSPs)، محافظت‌کننده‌های اسمزی، آنتی‌اکسیدان‌ها، حامل‌های یون، پروتئین‌های LEA، جذب‌کننده‌های رادیکال‌های آزاد، کنترل رونویسی و عوامل دخیل در سیگنال دهی، که اساساً برای سیگنال دهی بسیار مهم هستند (Bokszczanin and Fragkostefanakis, 2013). با مشاهده گرما، سیگنال دهی و تولید متابولیت که به گیاه کمک می‌کند در شرایط نامطلوب زنده بماند و زنجیره‌ای از مکانیسم‌ها و تغییرات آغاز می‌شود. اثرات تنش گرمایی در مراحل مختلف و در جنبه‌هایی مانند سیالیت غشای پلاسمایی، مکانیسم‌های بیوشیمیایی در اندامک‌های سیتوپلاسمی و سیتوزول مشهود است (Sung et al., 2003). استرس گرمایی منجر به تولید ROS در اندامک‌های مختلف (پراکسی زوم‌ها، کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها) می‌شود که در مکانیسم سیگنال دهی، فعال شدن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، HSPها و بازگرداندن تعادل غلظت اسمولیت که تعادل آب سلول را حفظ می‌کند، مهم هستند (Bohnert et al., 2006).

### فناوری CRISPR

تنش‌های غیرزیستی مانند گرما، شوری، خشکی و غرقابی عوامل محدودکننده حیاتی هستند که بر رشد، نمو، عملکرد دانه و کیفیت در محصولات دانه‌های روغنی تأثیر می‌گذارد (Elferjani and Soolanayakanahally, 2018). تا به امروز، مکانیسم‌های مختلفی برای تجزیه و تحلیل مکانیسم تحمل تنش گرمایی در دانه‌های روغنی کشف شده است، از جمله بیان بیش از حد miRNA های مختلف (Arshad et al., 2017) et al., آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (Saxena et al., 2020) و همچنین ژن‌هایی که بسیاری از فاکتورهای رونویسی را کد می‌کنند

13 Endoplasmic reticulum

14 linoleic

15 linolenic

(Zhu et al., 2018)، پروتئین های دخیل در فعالیت های آنتی اکسیدانی (Kim et al., 2019) یا محافظت کننده های اسمزی، و پروتئین هایی که مسیرهای سیگنالینگ فیتوهورمونی را تسهیل می کنند (Sahni et al., 2016). موفقیت تکنیک های معمولی اصلاح نباتات برای تنظیم مکانیسم های تحمل تنش گرمایی در محصولات مختلف از جمله دانه های روغنی به طور گسترده مورد مطالعه قرار گرفته است، اما این تکنیک ها بسیار زمان بر و دست و پا گیر هستند. به عنوان یک جایگزین، ویرایش ژنوم با استفاده از تکرارهای کوتاه پالیندرومی با فاصله منظم خوشه ای/پروتئین مرتبط با CRISPR<sup>16</sup> (CRISPR/Cas) به عنوان یک تکنیک نوآورانه برای دستکاری های ژنتیکی دقیق و کارآمد در ژنوم گیاهان مطرح شده است (Subedi et al., 2020). اگرچه، فقدان اطلاعات در مورد تنظیم کننده های منفی در پاسخ به تنش گرمایی وجود دارد، و بنابراین مطالعات مربوط به افزایش مکانیسم های تحمل تنش در دمای بالا با واسطه CRISPR/Cas نایاب است. سیستم مولتی پلکس CRISPR/Cas9 در تنظیم تحمل تنش غیرزیستی به طور کامل در کلزا بررسی شده است (Chikkaputtaiah et al., 2017).

### نتیجه گیری و چشم اندازهای آینده

دانه های روغنی منبع مهمی از غذا برای مصرف انسان هستند و به عنوان سوخت زیستی و محصولات مختلف صنعتی استفاده می شوند. در جریان تغییرات آب و هوایی، احتمال زیادی وجود دارد که دما از آستانه تحمل دانه های روغنی فراتر رود. بویژه در مرحله زایشی که زمان نمود ارزش اقتصادی دانه های روغنی است، به دمای بالا شدید حساس است

در پاسخ به تنش در دمای بالا، مکانیسم های سازگاری متعددی در گیاهان ظاهر می شوند، از جمله طیف وسیعی از مکانیسم های مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و مولکولی، که بقای گیاه را ممکن می سازد. مکانیسم های فیزیولوژیکی و مولکولی برای کمک به اصلاح کنندگان برای ایجاد ژنوتیپ های برتری که می توانند تحت تنش گرمایی بهتر عمل کنند، ضروری هستند.

آبشارهای سیگنالینگ منجر به تغییرات عمیقی در بیان ژن نامشخص می شود که برای سازگاری با تنش گرمایی مهم است. اگرچه چندین مولکول سیگنالینگ در دماهای بالا فعال/بیان می شوند، تنظیم  $Ca^{2+}$  حیاتی است. بیان  $HSPs^{17}$ ،  $HSFs^{18}$ ، و سایر عوامل مرتبط با استرس که برای تا کردن و باز کردن پروتئین های اساسی تحت تنش به کار می روند، با حفظ ساختار پروتئین های غشایی باعث تداوم و عملکرد پایدار سلولی تحت تنش دمای بالا می شوند. پراکسیداسیون لیپیدی که منجر به تولید بیش از حد ROS، تغییر در آنتی اکسیدان ها و پیکربندی مجدد سنتز متابولیت ها می شود، نیز نقش مهمی ایفا می کند.

کاربرد بالقوه و محبوبیت ویرایش ژنوم باعث توسعه پایدار مقاومت گیاه در برابر تنش غیرزیستی می شود. اگرچه استفاده و توسعه فناوری های CRISPR/Cas در محصولات دانه های روغنی هنوز در مراحل ابتدایی خود است، اما واضح است که این ابزارهای اصلاح مولکولی با دقت بالا، پتانسیل ارائه سطوح بی سابقه ای از بهبود بهره وری در محصولات دانه های روغنی با ارزش را دارند و بنابراین می توانند سهم قابل توجهی داشته باشند تا ما بتوانیم پاسخگوی تقاضای آینده برای محصولات مشتق شده از دانه های روغنی باشیم.

سیستم ویرایش ژنوم CRISPR/Cas9 و فناوری های omics آینده ای را با بهبود پایدار صفات زراعی کیفی و کمی و حفظ بهره وری محصول در آب و هوایی که به سرعت در حال تغییر است، نوید می دهند. استراتژی های زراعی از جمله مدیریت مواد مغذی، تلقیح میکروبی، تنظیم رشد گیاه و فناوری های نوآورانه کشاورزی نقش اساسی در کاهش اثرات مضر استرس گرمایی دارند. همه این تلاش ها بدون شک به کاهش اثرات منفی استرس گرمایی کمک می کند و به بهبود بهره وری گیاهان و امنیت غذایی تحت سناریوهای فعلی تغییرات آب و هوا و گرم شدن کره زمین کمک می کند.

منابع

<sup>16</sup> clustered regularly interspaced short palindromic repeats

<sup>17</sup> heat shock proteins

<sup>18</sup> heat shock transcription factors

1. Abbas, G., Ahmad, S., Ahmad, A., Nasim, W., Fatima, Z., Hussain, S., et al. 2017. Quantification the impacts of climate change and crop management on phenology of maize-based cropping system in Punjab, Pakistan. *Agric. Forest Meteorol.* 247, 42–55. doi: 10.1016/j.agrformet.2017.07.012
2. Abiodun, O. A. 2017. *The Role of Oilseed Crops in Human Diet and Industrial Use in Oilseed Crops*. Chichester, NY: John Wiley & Sons Ltd. doi: 10.1002/9781119048800.ch14
3. Ahmad, M., Waraich, E. A., Zulfiqar, U., Ullah, A., and Farooq, M. 2021a. Thiourea application improves heat tolerance in camelina (*Camelina sativa* L. Crantz) by modulating gas exchange, antioxidant defense and osmoprotection. *Ind. Crops Prod.* 170:113826. doi: 10.1016/j.indcrop.2021. 113826
4. Ahmad, S., Ghaffar, A., Khan, M. A., and Mahmood, A. 2020. Evaluation of different production systems in combination with foliar sulphur application for sunflower (*Helianthus annuus* L.) under arid climatic conditions of Pakistan. *Sarhad J. Agric.* 36:1278. doi: 10.17582/journal.sja/2020/36.4.1266.1278
5. Ahmad, M., Waraich, E. A., Hussain, S., Ayyub, C. M., Ahmad, Z., and Zulfiqar, U. 2021c. Improving heat stress tolerance in camelina sativa and Brassica napus through thiourea seed priming. *J. Plant Growth Reg.* 54, 1–17. doi: 10.1007/s00344-021-10482-4
6. Allen Jr, L. H., Zhang, L., Boote, K. J., and Hauser, B. A. 2018. Elevated temperature intensity, timing, and duration of exposure affect soybean internode elongation, mainstem node number, and pod number per plant. *Crop J.* 6, 148–161. doi: 10.1016/j.cj.2017.10.005
7. Angadi, S. V., Cutforth, H. W., Miller, P. R., McConkey, B. G., Entz, M. H., Brandt, S. A., et al. 2000. Response of three Brassica species to high temperature stress during reproductive growth. *Cana. J. Plant Sci.* 80, 693–701. doi: 10.4141/P99-152
8. Angadi, S. V., Cutforth, H. W., Miller, P. R., McConkey, B. G., Entz, M. H., Brandt, S. A., et al. 2000. Response of three Brassica species to high temperature stress during reproductive growth. *Cana. J. Plant Sci.* 80, 693–701. doi: 10.4141/P99-152
9. Arshad, M., Feyissa, B. A., Amyot, L., Aung, B., and Hannoufa, A. 2017. MicroRNA156 improves drought stress tolerance in alfalfa (*Medicago sativa*) by silencing SPL13. *Plant Sci.* 258, 122–136. doi: 10.1016/j.plantsci.2017.01.018
10. Awais, M., Wajid, A., Bashir, M. U., Habib-ur-Rahman, M., Raza, M. A. S., Ahmad, A., et al. 2017a. Nitrogen and plant population change radiation capture and utilization capacity of sunflower in semi-arid environment. *Environ. Sci. Poll. Res.* 24, 17511–17525. doi: 10.1007/s11356-017-9308-7
11. Azharudheen, T. P. M., Yadava, D. K., Singh, N., Vasudev, S., and Prabhu, K., V. 2013. Screening Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern & Coss.) germplasm for seedling thermo-tolerance using a new screening protocol. *Africa. J. Agric. Res.* 8, 4755–4760. doi: 10.5897/AJAR2013.7681
12. Azharudheen, T. P. M., Yadava, D. K., Singh, N., Vasudev, S., and Prabhu, K., V. 2013. Screening Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern & Coss.) germplasm for seedling thermo-tolerance using a new screening protocol. *Africa. J. Agric. Res.* 8, 4755–4760. doi: 10.5897/AJAR2013.7681
13. Bassegio, D., and Zanotto, M. D. 2020. Growth, yield, and oil content of Brassica species under Brazilian tropical conditions. *Bragantia* 79, 203–212. doi: 10.1590/1678-4499.20190411
14. Bitá, C., and Gerats, T. 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Front. Plant Sci.* 4:273. doi: 10.3389/fpls.2013.00273
15. Bohnert, H. J., Gong, Q., Li, P., and Ma, S. 2006. Unraveling abiotic stress tolerance mechanisms getting genomics going. *Cur. Opin. Plant Bio.* 9, 180–188. doi: 10.1016/j.pbi.2006.01.003
16. Bokszczanin, K. L., and Fragkostefanakis, S. 2013. Perspectives on deciphering mechanisms underlying plant heat stress response and thermotolerance. *Front. Plant Sci.* 4:315. doi: 10.3389/fpls.2013.00315

17. Carmo-Silva, A. E., and Salvucci, M. E. 2012. The temperature response of CO<sub>2</sub> assimilation, photochemical activities and Rubisco activation in *Camelina sativa*, a potential bioenergy crop with limited capacity for acclimation to heat stress. *Planta* 236, 1433–1445. doi: 10.1007/s00425-012-1691-1
18. Chen, S., Saradadevi, R., Vidotti, M. S., Fritsche-Neto, R., Crossa, J., Siddique, K. H., et al. 2021a. Female reproductive organs of *Brassica napus* are more sensitive than male to transient heat stress. *Euphytica* 217, 1–12. doi: 10.1007/s10681-021-02859-z
19. Chen, S., Stefanova, K., Siddique, K. H., and Cowling, W. A. 2021b. Transient daily heat stress during the early reproductive phase disrupts pod and seed development in *Brassica napus* L. *Food Energy Sec.* 10:e262. doi: 10.1002/fes3.262
20. Chikkaputtaiah, C., Debbarma, J., Baruah, I., Prasanna, H., Boruah, D., and Curn, V. 2017. Molecular genetics and functional genomics of abiotic stressresponsive genes in oilseed rape (*Brassica napus* L.): A review of recent advances and future. *Plant Biotech. Rep.* 11, 365–384. doi: 10.1007/s11816-017-0458-3
21. Chimenti, D. A., Hall, A. J., and Sol Lopez, M. 2001. Embryo-growth rate and duration in sunflower as affected by temperature. *Field Great Plains. J. Eco. Ento.* 76, 952–956. doi: 10.1016/S0378-4290(00)00135-0
22. Cohen, I., Zandalinas, S. I., Fritschi, F. B., Sengupta, S., Fichman, Y., Azad, R. K., et al. 2021. The impact of water deficit and heat stress combination on the molecular response, physiology, and seed production of soybean. *Physiol. Plant.* 172, 41–52. doi: 10.1111/ppl.13269
23. De la Haba, P., De laMata, L., Molina, E., and Aguera, E. 2014. High temperature promotes early senescence in primary leaves of sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants. *Can. J. Plant Sci.* 94, 659–669. doi: 10.4141/cjps2013-276doi: 10.3389/fpls.2018.01224
24. Djanaguiraman, M., Prasad, P. V. V., Boyle, D. L., and Schapaugh, W. T. 2011. High-temperature stress and soybean leaves: leaf anatomy and photosynthesis. *Crop Sci.* 51, 2125–2131. doi: 10.2135/crop sci2010.10.0571
25. Elferjani, R., and Soolanayakanahally, R. 2018. Canola responses to drought, heat, and combined stress: shared and specific effects on carbon assimilation, seed yield, and oil composition. *Front. Plant Sci.* 9:1224.
26. Ghaffar, A., Rahman, M. H., Ali, H. R., Haider, G., Ahmad, S., Fahad, S., et al. 2020. Modern concepts and techniques for better cotton production, in *Cotton Production and Uses*, eds S. Ahmad, and M. Hasanuzzaman (Singapore: Springer). doi: 10.1007/978-981-15-1472-2\_29
27. Gusta, L. V., O’Conner, B. J., and Bhatta, R. S. (1997). Flax (*Linum usitatissimum* L.) response to chilling and heat stress on flowering and seed yield. *Can. J. Plant Sci.* 77, 97–99. doi: 10.4141/P95-205
28. Hasanuzzaman, M., Nahar, K., and Fujita, M. 2013. Extreme temperature responses, oxidative stress and antioxidant defense in plants,” in *Abiotic Stress- Plant Responses and Applications in Agriculture* (IntechOpen), 169–205.
29. Huang, J. Y., Barve, I. J., and Sun, C. M. 2019. One-pot synthesis of 4-arylidene imidazolin-5-ones by reaction of amino acid esters with isocyanates and  $\alpha$ - bromoketones. *Org. Biomol. Chem.* 17, 3040–3047. doi: 10.1039/C8OB03111H
30. Huang, R., Liu, Z., Xing, M., Yang, Y., Wu, X., Liu, H., et al. 2019a. Heat stress suppresses *Brassica napus* seed oil accumulation by inhibition of photosynthesis and BnWRI1 pathway. *Plant Cell Physiol.* 60, 1457–1470. doi: 10.1093/pcp/pcz052
31. Ihsan, M. Z., Daur, I., Alghabari, F., Alzamanan, S., Rizwan, S., Ahmad, M., et al. 2019. Heat stress and plant development: role of sulphur metabolites and management strategies. *Acta Agric. Scand, Section B-Soil Plant*
32. IPCC. 2018. Fifth Assessment Report. New York, NY: Cambridge University Press.
33. Ismail, I., Mehmood, A., Qadir, M., Husna, A. I., Hamayun, M., and Khan, N. 2020. Thermal stress alleviating potential of endophytic fungus *rhizopus oryzae* inoculated to sunflower (*Helianthus annuus* L.) and soybean (*Glycine max* L.). *Pak. J. Bot.* 52, 1857–1865. doi: 10.30848/PJB2020-5(10)



34. Jumrani, K., Bhatia, V. S., and Pandey, G. P. 2017. Impact of elevated temperatures on specific leaf weight, stomatal density, photosynthesis and chlorophyll fluorescence in soybean. *Photo. Res.* 131, 333–350. doi: 10.1007/s11120-016-0326-y
35. Khan, M. A., Asaf, S., Khan, A. L., Jan, R., Kang, S. M., Kim, K. M., et al. 2020. Thermotolerance effect of plant growth-promoting *Bacillus cereus* SA1 on soybean during heat stress. *BMC Micro.* 20, 1–14. doi: 10.1186/s12866-020-01822-7
36. Kim, R. J., Kim, H. U., and Suh, M. C. 2019. Development of camelina enhanced with drought stress resistance and seed oil production by cooverexpression of MYB96A and DGAT1C. *Ind. Crop. Prod.* 138:111475. doi: 10.1016/j.indcrop.2019.111475
37. Lohani, N., Jain, D., Singh, M. B., and Bhalla, P. L. 2020. Engineering multiple abiotic stress tolerance in canola, *Brassica napus*. *Front. Plant Sci.* 11:3. doi: 10.3389/fpls.2020.00003
38. Lu, C., Napier, J. A., Clemente, T. E., and Cahoon, E. B. 2011. New frontiers in oilseed biotechnology: meeting the global demand for vegetable oils for food, feed, biofuel, and industrial applications. *Cur. Opin. Biotech.* 22, 252–259. doi: 10.1016/j.copbio.2010.11.006
39. Lwe, Z. S. Z., Welti, R., Anco, D., Naveed, S., Rustgi, S., and Narayanan, S. 2020. Heat stress elicits remodeling in the anther lipidome of peanut. *Sci. Rep.* 10, 1–18. doi: 10.1038/s41598-020-78695-3
40. Maestri, E., Klueva, N., Perrotta, C., Gulli, M., Nguyen, H. T., and Marmiroli, N. 2002. Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals. *Plant Mol. Bio.* 48, 667–681. doi: 10.1023/A:1014826730024
41. Morrison, M. J., Gutknecht, A., Chan, J., and Miller, S. S. 2016. Characterising canola pollen germination across a temperature gradient. *Crop Pas. Sci.* 67, 317–322. doi: 10.1071/CP15230
42. Mohamed, H. I., and Abdel-Hamid, A. M. E. 2013. Molecular and biochemical studies for heat tolerance on four cotton genotypes. *Rom. Biotechnol. Lett.* 18, 8823–8831.
43. Prasad, P. V. V., Craufurd, P. Q., Kakani, V. G., Wheeler, T. R., and Boote, K. J. 2001. Influence of high temperature during pre-and post-anthesis stages of floral development on fruit-set and pollen germination in peanut. *Fun. Plant Bio.* 28, 233–240. doi: 10.1071/PP00127
44. Prasad, P. V. V., Craufurd, P. Q., Summerfield, R. J., and Wheeler, T. R. 2000. Effects of short episodes of heat stress on flower production and fruit-set of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *J. Exp. Bot.* 51, 777–784. doi: 10.1093/jxb/51.345.777
45. Piramila, B. H. M., Prabha, A. L., Nandagopalan, V., and Stanley, A. L. 2012. Effect of heat treatment on germination, seedling growth and some biochemical parameters of dry seeds of black gram. *Int. J. Pharma. Phyt. Res.* 1, 194–202
46. Razik, A. E. S., Alharbi, B. M., Pirzadah, T. B., Alnusairi, G. S., Soliman, M. H., and Hakeem, K. R. 2021. g-Aminobutyric acid (GABA) mitigates drought and heat stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.) by regulating its physiological, biochemical and molecular pathways. *Physiol. Plant.* 172, 505–527. doi: 10.1111/ppl.13216
47. Ribeiro, P. R., Fernandez, L. G., de Castro, R. D., Ligterink, W., and Hilhorst, H. W. 2014. Physiological and biochemical responses of *Ricinus communis* seedlings to different temperatures: a metabolomics approach. *BMC Plant Biol.* 14, 1–14. doi: 10.1186/s12870-014-0223-5
48. Ribeiro, P. R., Zanotti, R. F., Deflers, C., Fernandez, L. G., de Castro, R. D., Ligterink, W., et al. 2015. Effect of temperature on biomass allocation in seedlings of two contrasting genotypes of the oilseed crop *Ricinus communis*. *Plant Physiol.* 185, 31–39. doi: 10.1016/j.jplph.2015.07.005
49. Rondanini, D., Savin, R., and Hall, A. J. 2003. Dynamics of fruit growth and oil quality of sunflower (*Helianthus annuus* L.) exposed to brief intervals of high temperature during grain filling. *Field Crops Res.* 83, 79–90. doi: 10.1016/S0378-4290(03)00064-9

50. Saha, D., Shaw, A. K., Datta, S., and Mitra, J. 2021. Evolution and functional diversity of abiotic stress-responsive NAC transcription factor genes in *Linum usitatissimum* L. *Environ. Exp. Bot.* 188:104512. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104512.
51. Sahni, S., Prasad, B. D., Liu, Q., Grbic, V., Sharpe, A., Singh, S. P., et al. 2016. Overexpression of the brassinosteroid biosynthetic gene DWF4 in *Brassica napus* simultaneously increases seed yield and stress tolerance. *Sci. Rep.* 6:28298. doi: 10.1038/srep28298
52. Saleem, M. A., Malik, W., Qayyum, A., Ul-Allah, S., Ahmad, M. Q., Afzal, H., et al. 2021. Impact of heat stress responsive factors on growth and physiology of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Mol. Biol. Rep.* 48, 1069–1079. doi: 10.1007/s11033-021-06217-z
53. Sarwar, M., Saleem, M. F., Ullah, N., Ali, S., Rizwan, M., Shahid, M. R., et al. 2019. Role of mineral nutrition in alleviation of heat stress in cotton plants grown in glasshouse and field conditions. *Sci. Rep.* 9, 1–17. doi: 10.1038/s41598-019-49404-6
54. Saxena, S. C., Salvi, P., Kamble, N. U., Joshi, P. K., Majeed, M., and Arora, S. 2020. Ectopic overexpression of cytosolic ascorbate peroxidase gene (Apx1) improves salinity stress tolerance in *Brassica juncea* by strengthening antioxidative defense mechanism. *Acta Physiol. Plant.* 42:45. doi: 10.1007/s11738-020-3032-5
55. Song, G., Jia, M., Chen, K., Kong, X., Khattak, B., Xie, C., et al. 2016. CRISPR/Cas9: a powerful tool for crop genome editing. *Crop J.* 4, 75–82. doi: 10.1016/j.cj.2015.12.002
56. Subedi, U., Jayawardhane, K. N., Pan, X., Ozga, J., Chen, G., Foroud, N. A., et al. 2020. The potential of genome editing for improving seed oil content and fatty acid composition in oilseed crops. *Lipids* 55, 495–512. doi: 10.1002/lipd.12249
57. Sung, D. Y., Kaplan, F., Lee, K. J., and Guy, C. L. 2003. Acquired tolerance to temperature extremes. *Trend. Plant Sci.* 8, 179–187. doi: 10.1016/S1360-1385(03)00047-5
58. Teixeira, E. I., Fischer, G., Van Velthuisen, H., Walter, C., and Ewert, F. 2013. Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change. *Agric. For. Met.* 170, 206–215. doi: 10.1016/j.agrformet.2011.09.002
59. Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., and Foolad, M. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environ. Exp. Bot.* 61, 199–223. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.05.011
60. Waraich, E. A., Ahmad, M., Soufan, W., Manzoor, M. T., Ahmad, Z., Habib-Ur- Rahman, M., et al. 2021a. Seed priming with sulphydral thiourea enhances the performance of *Camelina sativa* L. under heat stress conditions. *Agron* 11:1875. doi: 10.3390/agronomy11091875
61. Waraich, E. A., Hussain, A., Ahmad, Z., Ahmad, M., and Barutçular, C. 2021b. Foliar application of sulfur improved growth, yield and physiological attributes of canola (*Brassica napus* L.) under heat stress conditions. *J. Plant Nut.* 2021, 1–11. doi: 10.1080/01904167.2021.1985138
62. Xi, X. Y. 1991. Development and structure of pollen and embryo sac in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Bot. Gazette* 152, 164–172. doi: 10.1086/337876
63. Young, L. W., Wilen, R. W., and Bonham-Smith, P. C. 2004. High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro- and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production. *J. Exp. Bot.* 55, 485–495. doi: 10.1093/jxb/erh038
64. Yang, S., Wang, F., Guo, F., Meng, J. J., Li, X. G., Dong, S. T., et al. 2013. Exogenous calcium alleviates photoinhibition of PSII by improving the xanthophyll cycle in peanut (*Arachis hypogaea*) leaves during heat stress under high irradiance. *PLoS ONE* 8:e71214. doi: 10.1371/journal.pone.0071214
65. Zhu, X., Wang, Y., Liu, Y., Zhou, W., Yan, B., Yang, J., et al. 2018. Overexpression of BcHsfA1 transcription factor from *Brassica campestris* improved heat tolerance of transgenic tobacco. *PLoS ONE* 13:e0207277. doi: 10.1371/journal.pone.0207277