

بررسی واکنش‌های فیزیولوژیک و سازگاری برخی رقم‌های انگور به گرمای شدید جنوب فارس

محمد جواد کریمی^۱، سعید عشقی^{۲*} و عنایت اله تفضلی^۲

۱. مربی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی فارس و دانشجوی دکترای علوم باغبانی دانشگاه شیراز

۲. استاد، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۷/۸ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۹/۱)

چکیده

امروزه کشت انگور در مناطق نیمه گرم استان فارس توسعه یافته است، اما تنش گرمایی به عنوان یک محدودیت مهم برای موفقیت کشت و کار انگور در این مناطق مطرح است. این پژوهش با هدف دستیابی به رقم یا رقم‌های متحمل به تنش گرمایی در موستان روی تاک‌های سه ساله رقم‌های رطبی، عسکری، منقا و فلیم‌سیدلس در منطقه نیمه گرمسیر قیر و کارزین استان فارس در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار و شمار سه تاک در هر کرت آزمایشی به مدت دو سال انجام شد. میزان انواع سبزینه (کلروفیل)ها، محتوای نسبی آب برگ، نشت یونی، دمای برگ و تبادلات گازی اندازه‌گیری شدند. نتایج نشان داد، تفاوت معنی‌داری بین رقم‌های در نشت یونی، میزان A/Ci ، g_s ، E ، نورساخت (فتوسنتز) و دمای برگ وجود دارد و برای دیگر صفات اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد. اثر گرما بر تعرق برگ در رقم‌های مختلف متفاوت بود. گرما موجب افزایش یکسان در غلظت دی‌اکسید کربن درون محفظه روزنه در همه رقم‌ها شد. همچنین گرما موجب کاهش در هدایت روزنه‌ای و نورساخت در همه رقم‌های شد. رقم فلیم‌سیدلس در گرمای ۴۵ درجه سلسیوس میزان نورساخت مناسبی داشت که نشان‌دهنده تحمل نسبی این رقم به گرمای شدید است. رقم رطبی با نورساخت به نسبت مناسب تحمل گرمایی متوسطی داشت. نورساخت در رقم‌های عسکری و منقا به شدت کاهش یافت که نشان می‌دهد، در مقایسه با رقم‌های فلیم‌سیدلس و رطبی به تنش گرمایی حساس‌تر هستند.

واژه‌های کلیدی: تبادلات گازی، تحمل گرمایی، تنش گرمایی، نورساخت، هدایت روزنه‌ای.

Study on physiological responses and adaptation of some grapevine cultivars against sever heat stress condition in south of Fars province

Mohammad Javad Karami¹, Saeed Eshghi^{2*} and Enayat-ollah Tafazoli²

1. Instructor, Fars Research Center for Agriculture and Natural Resources, Shiraz, Iran

2. Professor, Faculty of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran

(Received: Sep. 30, 2015 - Accepted: Nov. 22, 2015)

ABSTRACT

In recent years grape growing has been extended to warm climate regions in Fars province. In other hand, heat stress is considered as major factor which affected yield and quality of grape production in these regions. The aim of this study was to determine heat tolerance ability in four three-year-old grapevine cultivars (Rotabi, Askari, Monagh and Flame Seedless) against sever heat stress under vineyard condition. This research was carried out in Ghir-O-Karzin region of Fars province for two years. The experimental design was a randomized complete block design with four replicates and three vines in each plot. Leaf chlorophyll content, relative water content (RWC), electrolyte leakage (EL), and leaf gas exchange parameters were measured. The results showed a significantly differences in EL , E , g_s , A/Ci , photosynthetic rate (A) and leaf temperature. No significantly differences were observed for other parameters. Heat stress increased substomatal CO_2 concentration with equal amounts in all cultivars. But heat stress decreased stomatal conductance (g_s) and Photosynthetic rate (A) in all cultivars. Flame Seedless had a relatively desirable photosynthetic rate and was a heat-tolerant cultivar. Photosynthetic rate of 'Rotabi' was less than 'Flame Seedless'. Therefore, it was a moderately-heat-tolerant cultivar. 'Askari' and 'Monagha' were heat-sensitive cultivars compared to 'Flame Seedless' and 'Rotabi'.

Keywords: Gas exchange, heat stress, heat tolerance, photosynthesis, stomatal conductance.

مقدمه

(2001). کلروپلاست، متابولیسم کربن استروما و واکنش‌های فتوشیمیایی در لاملای تیلاکوئید به‌عنوان محل‌های اولیهٔ آسیب‌های ناشی از تنش گرمایی در نظر گرفته می‌شوند (Wang *et al.*, 2009; Marchand *et al.*, 2005). فعالیت فتوسیستم PSII در شرایط گرمایی به‌شدت کاهش می‌یابد و یا حتی متوقف می‌شود (Morales *et al.*, 2003). همچنین شوک گرمایی موجب کاهش رنگ‌دانه‌های نورساختی می‌شود (Morales *et al.*, 2003). تنش گرمایی مسئول تنظیم بالادستی شمار چندی از ژن‌های تحریک گرمایی می‌شوند که ژن‌های شوک گرمایی (HSGs) نامیده می‌شوند این ژن‌ها یک گروه پروتئین تحت عنوان پروتئین‌های شوک گرمایی (HSPs) را رمز می‌کنند (Chang *et al.*, 2007). بیان این پروتئین‌ها در شرایط تنش گرمایی موجب حفاظت پروتئین‌های یاخته و جلوگیری از تغییر شکل آن‌ها می‌شود و راه عمل کاپرونی خود که موجب پیش‌دوباره پروتئین‌ها می‌شود پایداری و عمل پروتئین‌ها را تأمین می‌کند (Baniwal *et al.*, 2004).

دمای بهینه در گونه‌ها و رقم‌های انگور متفاوت است و میزان آن در گونهٔ وینیفرا بیشتر از دیگر گونه‌های خوراکی جنس ویتیس گزارش شده است. دمای بهینهٔ نورساخت در انگور Cynthiana از گونهٔ *aestivalis* ۲۰ درجهٔ سلسیوس در روز و ۱۵ درجهٔ سلسیوس در شب گزارش شده است درحالی‌که این میزان برای رقم‌های Pinot Noir، Chardonnay و Cabernet Sauvignon از گونهٔ وینیفرا ۳۰ درجهٔ سلسیوس در روز و ۲۵ درجهٔ سلسیوس در شب گزارش شده است (Kadir, 2006). به‌طورمعمول دماهای بالای ۳۵ درجهٔ سلسیوس موجب کاهش نورساخت برگ‌های انگور می‌شود و دماهای خیلی بالا، نزدیک به بالای ۴۰ درجهٔ سلسیوس موجب کاهش شدید نورساخت انگور می‌شود (Luo *et al.*, 2011). بیشترین نرخ نورساخت خالص برای هر برگ در تاک *V. vinifera* و دیگرگونه‌های جنس ویتیس حدود ۲۰ میکرومول بر مترمربع در ثانیه است (Gamon & Pearcy, 1990; Kriedemann *et al.*, 1970; Liu *et al.*, 1989; Roper & Williams, 1978). بیشینه اتلاف آن در حدود ۸ تا ۱۳ میکرومول CO₂ بر

اقلیم یکی از عامل‌های مهم مؤثر بر عملکرد و کیفیت انگور در هر منطقه است (van Leeuwen *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2011). که می‌تواند به‌طور مستقیم و غیرمستقیم فیزیولوژی، رشد و مراحل نمو تاک را تحت تأثیر قرار دهد (Magalhaes, 2008). در واقع بدون توجه به همهٔ دستاوردهای فنی و علمی مانند مواد گیاهی با کیفیت بهتر، سامانه‌های تربیت با کارایی بیشتر، مدیریت و تأمین مناسب‌تر آب آبیاری و دست‌ورزی ژنتیکی، تاک‌های گونهٔ وینیفرا برای گسترش پایدار و تولید اقتصادی نیازمند اقلیم مناسب هستند. انگور از گذشته‌های دور در مناطق جغرافیایی با میانگین فصل رشد بین ۱۲ تا ۲۲ درجهٔ سلسیوس پرورش یافته است (Jones, 2006). بنابراین فشار اقلیمی منطقه‌ای و محلی اثر مهمی بر فنولوژی تاک (Jones & Davis 2006)، عملکرد (Bindi *et al.*, 1996; Santos *et al.*, 2011) و کیفیت صنایع تبدیلی انگور (Rodo & Comin, 2000; Esteves & Orgaz 2001; Grifoni *et al.*, 2006; Orlandini *et al.*, 2009) دارد.

انگور یکی از محصولات باغی مهم و اقتصادی در استان فارس است که در سال‌های اخیر به دلیل نیاز آبی کم و بحران کم‌آبی، کشت آن در مناطق نیمه‌گرمسیر گسترش یافته است. به‌طورمعمول در این مناطق، تاک‌ها با دماهای بالا روبه‌رو می‌شوند. از سوی دیگر مشخص شده است که دماهای بالا اثر منفی زیادی بر رفتار فیزیولوژیک گونه‌های گیاهی مناطق معتدله می‌گذارد، به‌طوری‌که گرما می‌تواند فرآیندهای پرشمار فیزیولوژیکی، به‌ویژه تجمع قندها (Sepulveda & Kliever, 1986; Greer & Weston, 2010) گل‌ها (Vara Prasad *et al.*, 2000; Pressman *et al.*, 2002)، عملکرد (Sousa Majer *et al.*, 2004) و تبدلات گازی برگ‌های انگور (Badger *et al.*, 1987; Stafne *et al.*, 2001) را تحت تأثیر قرار دهد.

نورساخت (فتوسنتز) حساس‌ترین فرآیند فیزیولوژیک گیاهان به دما است (Salvucci & Crafts-Brandner, 1990; Moffatt *et al.*, 2004). و پیش از اینکه دیگر نشانه‌های تنش گرمایی ظاهر شود نورساخت می‌تواند متوقف شود (Badger *et al.*, 1982; Stafne *et al.*,

۱۹۰ کیلومتری جنوب شیراز، استان فارس با طول جغرافیایی ۵۳ درجه و ۴۳ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۲۸ درجه و ۲۸ دقیقه شمالی و ۷۱۰ متر ارتفاع از سطح دریا انجام شد. در این پژوهش، از سه رقم انگور استان فارس شامل رطبی، عسکری و منقا و یک رقم خارجی به نام فلیم‌سیدلس استفاده شد. بررسی روی تاک‌های انگور سه‌ساله بافاصله کاشت ۲×۳ در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار و شمار سه تاک در هر واحد آزمایشی انجام شد. در اسفند ۱۳۹۰ قلمه‌های ریشه‌دار رقم‌های مورد نظر در یک قطعه زمین در منطقه قیر و کارزین کاشته شدند و در سال‌های ۱۳۹۲ و ۱۳۹۳ به مدت دو سال یادداشت‌برداری‌های لازم روی تاک‌های جوان که با روش پاجراغی تربیت و با روش قطره‌ای آبیاری می‌شدند انجام شد. در زمان اندازه‌گیری فراسنجه‌های تبادلات گازی، شدت نور محیط ۱۵۴۸ میکرومول فوتون در مترمربع در ثانیه بود. مشخصات خاک محل آزمایش در جدول ۱ و مشخصات اقلیمی بلندمدت (پنج سال) شش ماه اول سال منطقه مورد آزمایش در جدول ۲ نشان داده شده است. بافت خاک لوم سیلتی، اسیدیته (pH) آب آبیاری ۷/۶ و شوری آن ۱/۵۵۴ دسی‌زیمنس بر متر بود.

اندازه‌گیری تبادلات گازی و دیگر یادداشت‌برداری‌ها مانند نمونه‌گیری برگ برای اندازه‌گیری میزان سبزینه (کلروفیل) a، b، کل، محتوای نسبی آب برگ و درصد نشت یونی در مدت دو سال به ترتیب در اواسط مردادماه سال‌های ۱۳۹۲ و ۱۳۹۳ انجام شد. محتوای نسبی آب برگ (RWC) بر پایه رابطه ۱ ارائه شده توسط Barrs & Weatherly (1962) محاسبه و مقادیر به‌صورت درصد نشان داده شدند. محتوای سبزینه a، b و کل برگ‌ها با روش استفاده از دی‌متیل‌سولفوکساید (DMSO) معرفی شده توسط Hiscox & Israeistam (1979) و با استفاده از رابطه‌های ۲، ۳ و ۴ Shoaf & Liem (1976) محاسبه شدند و نشت یونی (EL) با روش تغییر یافته Prasil & Zamecnik (1998) اندازه‌گیری شد که در رابطه ۵ بیان شده است.

(۱) درصد محتوای نسبی آب برگ

$$100 \times \frac{\text{وزن خشک} - \text{وزن تر}}{\text{وزن خشک} - \text{وزن آماس}} = \text{محتوای آب نسبی} (\%)$$

مترمربع در ثانیه است (Archer & Strauss, 1990; Correia et al., 1990; Downton et al., 1987). در شرایط بهینه رشد یعنی دمای ۲۵ درجه سلسیوس میزان نورساخت ۱۰ میکرومول CO₂ در مترمربع در ثانیه، میزان هدایت روزنه‌ای ۰/۱۱ مول در مترمربع در ثانیه و غلظت دی‌اکسید کربن درون محفظه روزنه ۱۸۰ میکرومول گزارش شده است (Greer & Weedon, 2012). میزان تعرق به کمبود فشار بخار هوا و رطوبت خاک بستگی دارد.

تنش گرمایی به‌عنوان یک عامل مهم محدودکننده رشد و کیفیت میوه انگور در مناطق گرم مطرح است. به همین دلیل، بررسی‌ها در زمینه شناسایی رقم‌های متحمل به گرما ضروری است. بررسی صدمات ناشی از تنش گرمایی به گیاهان یا بافت‌های گیاهی در شرایط گرما، قدم مهمی در راه دستیابی به این هدف‌ها است. صفات پرشمار فیزیولوژیکی از جمله فراسنجه‌های تبادلات گازی مانند میزان نورساخت خالص و هدایت روزنه‌ای به‌عنوان شاخص‌های بررسی آسیب‌های ناشی از تنش گرمایی گزارش شده‌اند (Badger et al., 2001; Stafne et al., 1982). اگرچه گزارش‌های زیادی در ارتباط با تأثیر تنش گرمایی بر نورساخت و تبادلات گازی در برگ‌های انگور وجود دارد. (Sepulveda & Kliewer, 1986; Ferrini et al., 1995; Greer & Weston, 2010; Yamori et al., 2011; Huve et al., 2005). اما هنوز اطلاعات اندکی در ارتباط با رفتار تبادلات گازی برگ‌های انگور در برابر تنش گرمایی در شرایط تاکستان در مقایسه با آزمایش‌های گلخانه‌ای وجود دارد.

این پژوهش با هدف آگاهی از میزان تفاوت رفتار فیزیولوژیک و تحمل نسبی رقم‌های انگور و در نهایت دستیابی به رقم یا رقم‌های متحمل به تنش گرمایی در شرایط موستان و همچنین فراهم کردن امکان غربالگری اولیه برای انتخاب رقم یا رقم‌های مناسب برای انجام آزمایش‌های تکمیلی سازگاری رقم‌های در مناطق نیمه‌گرمسیر و برنامه‌های بهنژادی انجام شد.

مواد و روش‌ها

آزمایش در منطقه نیمه‌گرمسیر قیر و کارزین در فاصله

(۲) میزان سبزینه a (میلی گرم در هر گرم برگ)
$$\text{حجم نمونه} \times \frac{12/7 (A_{663}) - 2/69 (A_{645})}{10 \times \text{وزن نمونه}}$$

(۳) میزان سبزینه b (میلی گرم در هر گرم برگ)
$$\text{حجم نمونه} \times \frac{22/9 (A_{645}) - 4/68 (A_{663})}{10 \times \text{وزن نمونه}}$$

(۴) میزان سبزینه کل برگ (میلی گرم در هر گرم برگ)
$$\text{حجم نمونه} \times \frac{20/2 (A_{645}) + 1/02 (A_{663})}{10 \times \text{وزن نمونه}}$$

(۵) درصد نشت یونی
$$\frac{\text{نشت یونی در دمای } 25 \text{ درجه سلسیوس}}{\text{نشت یونی در دمای } 100 \text{ درجه سلسیوس}} \times 100$$

جدول ۱. مشخصات خاک موستان

Table 1. Vineyard Soil characteristics

Electrical conductivity (dS/m)	pH	Soil texture	Sand (%)	Silt (%)	Clay (%)
2.0	8.2	Silty clay	11	63	26

جدول ۲. مشخصات اقلیمی محل اجرای آزمایش در شش ماه اول سال (میانگین پنج سال از ۱۳۸۹ تا ۱۳۹۳)

Table 2. Meteorological indices from April to September for Ghir-o-Karzin region (2010-2014)

Month	Max. Relative Humidity (%)	Min. Relative Humidity (%)	Mean Relative Humidity (%)	Mean Min. Temperature (°C)	Min. Absolute Temperature (°C)	Mean Max. Temperature (°C)	Max. Absolute Temperature (°C)	Mean Temperature (°C)	Mean Precipitation (mm)
April	58.3	26.3	42.3	15.0	10.0	28.0	37.8	21.5	28.3
May	43.3	15.3	29.3	21.8	16.6	36.0	41.2	28.9	5.9
June	33.2	11.8	22.5	27.1	22.8	42.1	45.6	34.6	0.0
July	35.0	13.7	24.3	29.8	26.5	44.3	47.5	37.1	1.6
August	42.2	17.2	29.7	30.0	27.0	43.7	46.5	36.8	0.1
September	45.0	14.0	29.5	27.1	23.8	41.3	43.8	34.2	0.7

دامنه‌ای دانکن مقایسه و برای رسم نمودارها از نرم‌افزار اکسل استفاده شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که میزان سبزینه a، سبزینه b، سبزینه کل و محتوای نسبی آب برگ برای این رقم‌ها از لحاظ آماری معنی‌دار نبود (جدول ۳) اما برای صفت نشت یونی در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود. همچنین نتایج تجزیه واریانس صفات مرتبط با تبادلات گازی نشان داد که تغییر نورساخت و دمای برگ در سطح احتمال ۱ درصد و دیگر صفات مانند میزان تعرق، میزان هدایت روزنه‌ای، کارایی کربوکسیلاسیون (A/Ci) در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود. اما اثر گرما بر تغییرپذیری غلظت دی‌اکسید کربن درون محفظه روزنه (Ci)، کارایی مصرف آب (A/E) و کارایی حقیقی مصرف آب (A/g_s) معنی‌دار نبود.

تبادلات گازی: در شرایط تاکستان با استفاده از

دستگاه نورساخت مدل LCpro+ ساخت شرکت Bioscientific کشور انگلستان تبادلات گازی تاک‌ها مانند میزان نورساخت (A)، هدایت روزنه‌ای (g_s)، غلظت دی‌اکسید کربن درون محفظه روزنه (Ci)، میزان تعرق (E) و دمای برگ اندازه‌گیری شدند. همچنین کارایی کربوکسیلاسیون برگ (A/Ci)، کارایی مصرف آب^۱ (A/E) و کارایی واقعی مصرف آب^۲ (A/g_s) محاسبه شدند. برای بررسی اثر گرما بر شاخص‌های فیزیولوژیکی، اندازه‌گیری تبادلات گازی در گرم‌ترین ماه سال یعنی مردادماه و در گرم‌ترین ساعت روز روی شمار دو برگ از هر تاک انجام شد. تجزیه واریانس داده‌ها و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از نرم‌افزار SPSS انجام شد و میانگین‌ها با آزمون چند

1. Instantaneous leaf transpiration efficiency
2. Intrinsic leaf transpiration efficiency

جدول ۳. تجزیه واریانس صفات ارزیابی‌شده رقم‌های انگور
Table 3. Variance analysis of the studied traits of grapevine cultivars

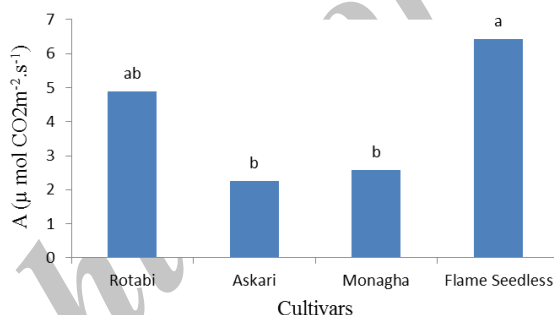
S.O.V.	df	Mean of Squares												
		E	Leaf temperature	A ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	E.L.	A/gs	A/E	Ci	RWC (%)	Total Chlorophyll	Chlorophyll b	Chlorophyll a	gs	A/Ci
Year (Y)	1	4.50 ^{ns}	8.820	7.51 ^{ns}	0.010 ^{ns}	87.55 ^{ns}	0.03 ^{ns}	32.00 ^{ns}	0.007 ^{ns}	0.002 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.011 ^{ns}	0.002 ^{ns}	0.001 ^{ns}
Error	6	4.11	0.054	0.37	0.004	1365.74	0.08	5255.42	0.001	0.005	0.001	0.003 ^{ns}	0.001	0.001
Treatments (T)	3	6.01*	9.605**	28.62**	0.018*	812.04 ^{ns}	0.11 ^{ns}	2960.17 ^{ns}	0.006 ^{ns}	0.050 ^{ns}	0.002 ^{ns}	0.027 ^{ns}	0.001*	0.001*
Y × T	3	4.08 ^{ns}	0.020 ^{ns}	0.33 ^{ns}	0.012 ^{ns}	87.86 ^{ns}	0.31 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.001*	0.001 ^{ns}
Error	18	1.683	0.427	0.86	0.005	324.98	0.40	1155.36	0.004	0.023	0.001	0.011	0.001	0.001
Total	31	20.38	18.926	37.7	0.049	2688.17	0.93	9402.95	0.019	0.081	0.006	0.053	0.006	0.005
C.V. (%)		22.5	2.4	20.5	25.2	31.4	29.8	16.6	7.4	22.1	20.8	20.3	23.7	29.0

ns, ** و * به ترتیب بیانگر در سطح ۵ و ۱ درصد معنی‌دار و غیر معنی‌دار است.

*, ** and ns represent the probability levels of 5% and 1% and non-significant, respectively.

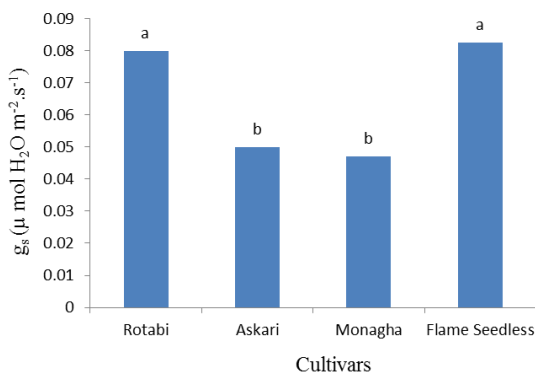
معنی‌داری نداشتند و در یک گروه قرار گرفتند (نمودار ۱). هدایت روزنه‌ای نیز در رقم‌های رطبی و فلیم‌سیدلس یکسان بود و از لحاظ آماری اختلاف معنی‌داری نداشتند. این دو رقم به ترتیب با ۰/۰۸۳ و ۰/۰۸۰ میکرومول H_2O در مترمربع در ثانیه بیشترین هدایت روزنه‌ای را داشتند و کمترین میزان هدایت روزنه‌ای در دو رقم عسکری و منقا مشاهده شد (نمودار ۲).

در رقم فلیم‌سیدلس و پس از آن رطبی به ترتیب با ۶/۴۲ و ۴/۹۰ میکرومول CO_2 در مترمربع در ثانیه بیشترین میزان نورساخت مشاهده شد در حالی که کاهش شدیدی در نورساخت دو رقم عسکری و منقا مشاهده شد. به طوری که نورساخت این دو رقم به ترتیب با ۲/۲۵ و ۲/۵۸ میکرومول CO_2 در مترمربع در ثانیه تا حدودی یکسان بود و از لحاظ آماری با هم اختلاف



نمودار ۱. میزان نورساخت رقم‌های انگور در شرایط گرمای ۴۵ درجه سلسیوس در منطقه قیر و کارزین (ستون‌های دارای حرف‌های ناهمسان در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌دار دارند).

Figure 1. Leaf photosynthesis rate ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) for different grapevine cultivars under heat stress conditions in Ghir-o-Karzin region. Different letters on the columns indicate significance difference ($P<0.05$) among treatments.

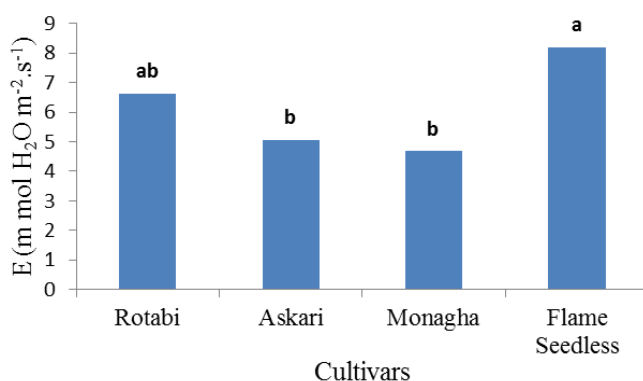


نمودار ۲. هدایت روزنه‌ای رقم‌های انگور در شرایط گرمای ۴۵ درجه سلسیوس قیر و کارزین (ستون‌های دارای حرف‌های ناهمسان در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌دار دارند).

Figure 2. Stomatal conductance ($\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) for different grapevine cultivars under heat stress conditions in Ghir-o-Karzin region. Different letters on the columns indicate significance difference ($P<0.05$) among treatments.

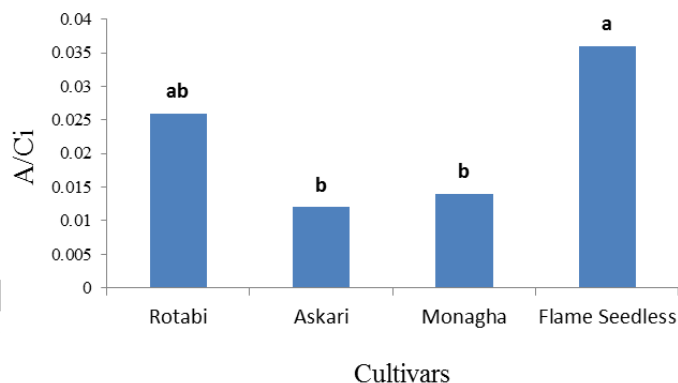
کربوکسیلاسیون رقم‌های مختلف همانند نورساخت بود به‌این ترتیب که بیشترین کارایی کربوکسیلاسیون (میزان نورساخت انجام‌شده به ازای میزان غلظت CO_2 موجود در فضای زیر روزنه) در رقم فلیم‌سیدلس با نسبت $0/036$ و پس از آن در رقم رطبی با نسبت $0/026$ مشاهده شد و کمترین کارایی کربوکسیلاسیون در رقم‌های عسکری و منقا مشاهده شد (نمودار ۴).

میزان تعرق تاک‌ها نیز در بین رقم‌های آزمایشی متفاوت بود. بیشترین میزان آن به ترتیب با $8/203$ و $7/62$ میلی مول H_2O در مترمربع در ثانیه در رقم‌های رطبی و فلیم‌سیدلس مشاهده شد. میزان تعرق در تاک‌های فلیم‌سیدلس بیشتر از رطبی بود و تعرق در تاک‌های رطبی در رده دوم قرار گرفت. کمترین تعرق در دو رقم عسکری و منقا مشاهده شد (نمودار ۳). کارایی



نمودار ۳. میزان تعرق رقم‌های انگور در شرایط گرمای 45 درجه سلسیوس قیر و کارزین (ستون‌های دارای حرف‌های ناهمسان در سطح احتمال 5 درصد تفاوت معنی‌دار دارند).

Figure 3. Transpiration rate ($mmol H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) for different grapevine cultivars under heat stress conditions in Ghir-o-Karzin region. Different letters on the columns indicate significance difference ($P < 0.05$) among treatments.

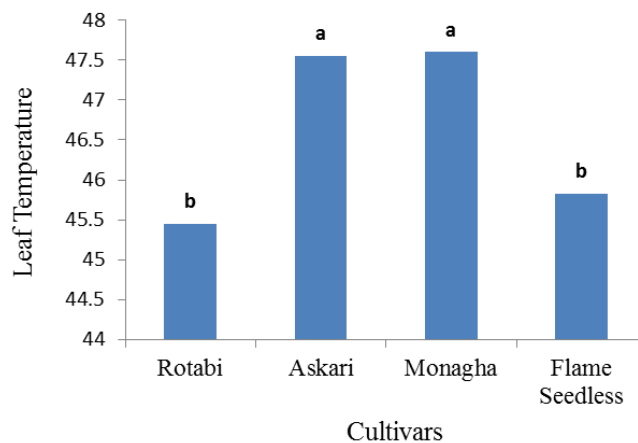


نمودار ۴. کارایی کربوکسیلاسیون رقم‌های انگور در شرایط گرمای 45 درجه سلسیوس قیر و کارزین (ستون‌های دارای حرف‌های ناهمسان در سطح احتمال 5 درصد تفاوت معنی‌دار دارند).

Figure 4. Carboxylative efficiency (A/Ci) for different grapevine cultivars under heat stress conditions in Ghir-o-Karzin region. Different letters on the columns indicate significance difference ($P < 0.05$) among treatments.

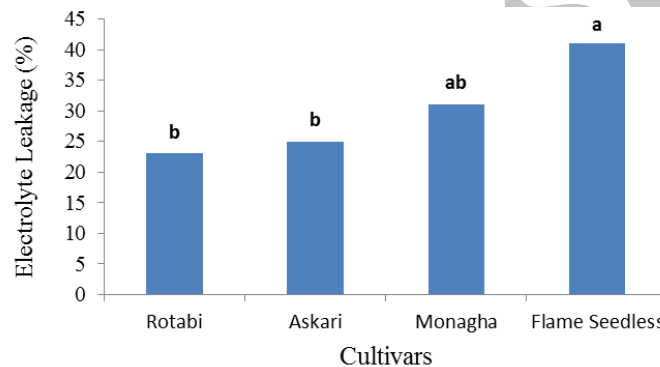
فلیم‌سیدلس مشاهده شد (نمودار ۵). درصد نشت یونی در رقم‌های مختلف متفاوت بود. رقم فلیم‌سیدلس بیشترین میزان نشت یونی را داشت و کمترین نشت یونی در رقم‌های رطبی و عسکری مشاهده شد (نمودار ۶).

دمای برگ نیز در رقم‌های مختلف متفاوت بود و بیشترین میزان دمای برگ به ترتیب با $47/55$ ، $47/60$ درجه سلسیوس در برگ‌های رقم‌های عسکری و منقا مشاهده شد و با هم در یک گروه قرار گرفتند. از سوی دیگر کمترین دمای برگ در رقم‌های رطبی و



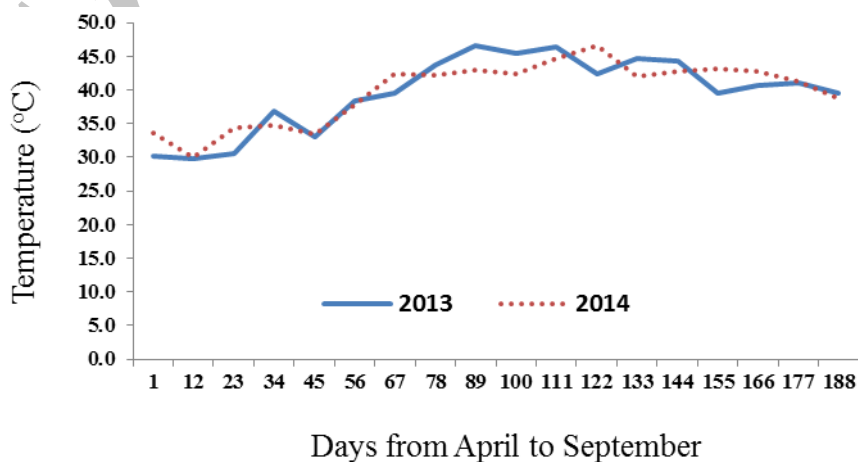
نمودار ۵. دمای برگ رقم‌های انگور در شرایط گرمای ۴۵ درجه سلسیوس قیر و کارزین (ستون‌های دارای حرف‌های ناهمسان در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌دار دارند).

Figure 5. Leaf temperature for different grapevine cultivars under heat stress conditions in Ghir-o-Karzin region. Different letters on the columns indicate significance difference ($P < 0.05$) among treatments.



نمودار ۶. درصد نشت یونی رقم‌های انگور در شرایط گرمای ۴۵ درجه سلسیوس قیر و کارزین (ستون‌های دارای حرف‌های ناهمسان در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌دار دارند).

Figure 6. Electrolyte leakage (%) for different grapevine cultivars under heat stress conditions in Ghir-o-Karzin region. Different letters on the columns indicate significance difference ($P < 0.05$) among treatments.



نمودار ۷. میانگین بیشینه دمای روزانه هوا در منطقه قیر و کارزین در طول دو فصل رشد از فروردین تا شهریور (سال‌های ۱۳۹۲ و ۱۳۹۳)

Figure 7. Mean of maximum daily temperature of Ghir-o-Karzin region during two grapevine growing season from April to September (2013 and 2014).

(2012) گزارش کردند که نورساخت رقم‌های انگور با افزایش گرما کاهش می‌یابد. روند این کاهش خطی بوده و در دمای ۴۵ درجه سلسیوس به ۳/۹۲ میکرومول CO₂ در مترمربع در ثانیه می‌رسد. اما واکنش نورساختی دو رقم فلیم‌سیدلس و رطبی با این گزارش در تضاد بود. از سوی دیگر، کاهش شدید نورساخت در دو رقم عسکری و منقا به ترتیب با ۲/۵۰ و ۲/۵۸ میکرومول CO₂ در مترمربع در ثانیه (نمودار ۱) نه تنها نشان داد که این دو رقم به تنش گرمایی تحمل کمتری داشتند، بلکه روند کاهش نورساخت آن‌ها با یافته‌های Greer & Weedon (2012) همخوانی داشت.

گزارش شده است که واکنش نورساختی انگورهای گلدانی سلطانی و سمیلون همسان هستند، هرچند دمای بهینه نورساخت برای تاک‌های سلطانی ۳۰ درجه (Kriedemann, 1968) و تاک‌های سمیلون ۲۵ درجه سلسیوس گزارش شده است. این اختلاف در دمای بهینه نورساختی در رقم‌های مختلف انگور نشان می‌دهد که واکنش دمایی نورساختی هر رقم انگور در طول فصل رشد با شرایط مختلف رشد آن رقم سازگار شده است. این موضوع در دیگرگونه‌ها نیز گزارش شده است (Slatyer, 1977; Ferrar *et al.*, 1989; Sayed *et al.*, 1989). هرچند که اندازه‌گیری‌های مزرعه‌ای تأیید می‌کند که میزان نورساخت در تاک‌های قرارگرفته در معرض دماهای بالا کاهش می‌یابد (Haldimann & Feller, 2004, 2005; Wise *et al.*, 2004). اما لازم است که بین اعمال تیمارهای تنش حرارتی کوتاه‌مدت (Faria *et al.*, 1996; Haldimann & Feller, 2005;) در (Hamilton *et al.*, 2008; Huve *et al.*, 2011) مقایسه با تاک‌های قرارگرفته در محیطی که در طول فصل رشد در معرض دماهای بالا قرار دارند (Xu & Baldocchi, 2003; Wise *et al.*, 2004; Juarez-Lopez *et al.*, 2008; Dillaway & Kruger, 2010) تمایز قائل شد. زیرا به احتمال تاک‌های رشدکرده در شرایط گرم تاکستان، در طول فصل رشد با این شرایط سازگار می‌شوند و این سازگاری به شرایط رشد می‌تواند دلیل موجهی برای تشریح بعضی از تفاوت‌های واکنش نورساختی این تاک‌ها باشد.

این بررسی تأیید می‌کند که برگ‌های رقم‌های انگور در حال رشد در شرایط تاکستان منطقه قیر و کارزین به‌طور عمده در طول فصل رشد در معرض دماهای بالا و تنش گرمایی قرار داشتند (نمودار ۷). زیرا که در طول فصل رشد در سال‌های ۱۳۹۲ و ۱۳۹۳ به ترتیب حدود ۷۹ درصد و ۷۸ درصد کل روزهای فصل رشد، دمای محیط بالای ۳۵ درجه سلسیوس و حدود ۶۷ درصد و ۶۵ درصد کل روزهای فصل رشد، دما محیط بالای ۴۰ درجه سلسیوس بود. همچنین دما هوا به ترتیب ۱۲ درصد و ۱۰ درصد کل روزهای فصل رشد بالای ۴۵ درجه سلسیوس بود. بیشترین دمای هوا در طول دو سال آزمایش به ترتیب ۴۶/۸ و ۴۸/۶ درجه سلسیوس بود. درحالی‌که دمای بهینه رشد برای رقم‌های انگور ۲۵ تا ۳۰ درجه سلسیوس گزارش شده است (Keller, 2010). چنین دماهای بالایی به‌طور منظم در این منطقه و دیگر مناطق جنوبی استان فارس رخ می‌دهد. مناطقی که وقوع گرما با دماهای بالای ۴۰ درجه سلسیوس می‌تواند برای چندین هفته وجود داشته باشد. همچنین در هنگام اندازه‌گیری نورساخت، دمای تاکستان در حدود ۴۵ درجه سلسیوس بود (نمودار ۷). برخلاف این شرایط و بالا بودن دمای محیط، رقم فلیم‌سیدلس با ۶/۴۲ میکرومول CO₂ در مترمربع در ثانیه (حدود ۲/۹ برابر میزان نورساخت در رقم عسکری) واکنش نورساختی رضایت بخشی داشت (نمودار ۱). این میزان نورساخت در چنین شرایطی نشان‌دهنده تحمل نسبی این رقم به شرایط تنش گرمایی شدید است. زیرا میزان نورساخت برای بعضی از رقم‌ها مانند رقم سمیلون (Semillon) در دمای ۴۵ درجه سلسیوس در شرایط تاکستان، ۳/۹۲ میکرومول CO₂ در مترمربع در ثانیه گزارش شده است (Greer & Weedon, 2012). همچنین رقم رطبی برخلاف میزان نورساخت کمتر آن نسبت به رقم فلیم‌سیدلس (نمودار ۱)، میزان نورساخت به نسبت مناسبی داشت و این رقم تحمل گرمایی متوسطی داشت (۴/۹۰ میکرومول CO₂ در مترمربع در ثانیه). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که این رقم نیز به‌طور نسبی قابلیت سازگاری به شرایط تنش گرمایی را دارد. از سوی دیگر Greer & Weedon

افزایش دما در آغاز به خاطر اثر تحریک‌کنندگی روی نورساخت موجب باز شدن روزنه‌ها می‌شود اما دماهای خیلی بالا احتمال دارد به خاطر اثر تحریک‌کنندگی روی تنفس منجر به بسته شدن روزنه‌ها شود (Keler, 2010). زیرا با افزایش دمای محیط، افزایش تنفس تاک به شدت تحریک می‌شود و منجر به از دست رفتن مواد نورساختی می‌شود (Keler, 2010). این موضوع می‌تواند یکی از دلایل کاهش شدید هدایت روزنه‌ای در همه تاک‌های قرارگرفته در معرض تنش گرمایی در این پژوهش باشد.

باوجود اختلاف معنی‌دار در هدایت روزنه‌ای رقم‌های این پژوهش (نمودار ۲)، اختلاف معنی‌دار در غلظت دی‌اکسید کربن درون محفظه روزنه (C_i) آن‌ها مشاهده نشد (جدول ۳). به این دلیل که نورساخت بیشتر در رقم‌های فلیم‌سیدلس و رطبی موجب کاهش C_i در این دو رقم شد. از سوی دیگر کاهش نورساخت در رقم‌های عسکری و منقا موجب تغییر نداشتن محسوس در C_i این دو رقم شد به این ترتیب باوجود بیشتر بودن هدایت روزنه‌ای رقم‌های فلیم‌سیدلس و رطبی، C_i آن‌ها با رقم‌های عسکری و منقا که هدایت روزنه‌ای کمتری داشتند اختلاف معنی‌دار پیدا نکرد.

نبود اختلاف معنی‌دار در غلظت دی‌اکسید کربن درون محفظه روزنه (C_i) از یک سو و بیشتر بودن نورساخت در رقم‌های فلیم‌سیدلس و رطبی از سوی دیگر موجب افزایش کارایی کربوکسیلاسیون یعنی میزان نورساخت انجام‌شده به ازای میزان غلظت CO_2 موجود در فضای زیر روزنه (A/C_i) این دو رقم نسبت به رقم‌های عسکری و منقا شد (نمودار ۴). در این پژوهش رابطه بسیار نزدیکی بین میزان نورساخت رقم‌ها با هدایت روزنه‌ای مشاهده شد که این موضوع با شبیه‌سازی ارائه‌شده توسط Greer & Weedon (2012) همخوانی داشت.

محدودیت‌های غیر روزنه‌ای از دیگر عامل‌های مؤثر در کاهش نورساخت در شرایط تنش گرمایی است به این ترتیب که گرمای بالای ۴۰ درجه سلسیوس به دلیل آسیب رساندن به یکپارچگی عملگرای ماشین نورساختی در کلروپلاست موجب کاهش شدید

میانگین هدایت روزنه‌ای رقم‌های مورد بررسی در این پژوهش در اثر گرما کاهش یافت و میزان آن به‌ویژه در رقم‌های عسکری و منقا خیلی پایین بود (نمودار ۲). برگ‌های انگور در گروه برگ‌های هتروباریک قرار دارند (Liakoura et al., 2009; Prat, 1974). به احتمال پایین بودن هدایت روزنه‌ای می‌تواند با طبیعت هتروباریک (گسترده‌گی شبکه رگبریگی) برگ‌های انگور مرتبط باشد (Karabourniotis et al., 2000). میزان کاهش هدایت روزنه‌ای در اثر گرما به‌ویژه در دو رقم فلیم‌سیدلس و رطبی پیشنهاد می‌کند که بسته شدن روزنه‌ها نمی‌تواند تنها عامل کاهش نورساخت ناشی از گرما باشد به‌ویژه اینکه کاهش غلظت CO_2 زیر محفظه روزنه در رقم‌های مختلف اختلاف معنی‌دار مشاهده نشد. محدودیت‌های غیر روزنه‌ای نیز می‌تواند در این مورد نقش داشته باشند، به عبارت دیگر به نظر می‌رسد که بسته شدن روزنه‌ها در اثر تنش گرمایی، پاسخی به کاهش نورساخت ناشی از تنش گرمایی باشد تا اینکه خود بسته شدن روزنه‌ها عامل کاهش نورساخت باشند (Keler, 2010). هرچند که بر مبنای مدلینگ بررسی‌های مزرعه‌ای، به نظر می‌رسد که نورساخت برگ‌های انگور سمیلون در تانکستان در هر دمایی مستدلاً تحت کنترل کامل روزنه‌ها و غلظت CO_2 زیر محفظه روزنه باشند (Greer & Weedon, 2012).

باز شدن روزنه‌ها نه تنها اجازه می‌دهد که CO_2 وارد برگ شود بلکه اجازه می‌دهد که آب به صورت بخار از درون برگ خارج شود. بنابراین وضعیت بغرنج برای تاک این است که نمی‌تواند همزمان بیشترین جذب CO_2 و کمترین تلفات آب را داشته باشد. در نتیجه هدایت روزنه‌ای به‌طور مداوم به‌گونه‌ای تنظیم می‌شود که گرفتن CO_2 نسبت به تلفات آب را بهینه کند. به عبارت دیگر وظیفه روزنه‌ها بهینه کردن هزینه نهایی آب ازدست‌رفته در قبال کربن گرفته شده است (Franks et al., 2013) و نتایج این پژوهش نیز این موضوع را تأیید کرد، به طوری که هدایت روزنه‌ای در رقم‌های فلیم‌سیدلس و رطبی با هم برابر و بیشتر از دو رقم عسکری و منقا بود و به همین ترتیب میزان تعرق این دو رقم نیز بیشتر از میزان تعرق دو رقم عسکری و منقا بود (نمودار ۲ و ۳).

گزارش شده است که دمای برگ انگور حدود ۰/۵ تا ۲ درجه سلسیوس خنک‌تر از دمای محیط هستند به‌استثنای مواردی که دمای هوا خیلی بالا باشد که در این‌گونه موارد دمای برگ حدود ۰/۵ درجه سلسیوس گرم‌تر از هوای محیط است (Greer *et al.*, 2010). نتایج این پژوهش نیز این موضوع را تأیید کرد با این تفاوت که در رقم‌های عسکری و منقا گرم شدن برگ نسبت به هوای محیط در حدود ۲ درجه سلسیوس بود (نمودار ۵). که این میزان افزایش حدود چهار برابر بیشتر از میزان گزارش‌شده توسط Greer *et al.* (2010) بود. این می‌تواند به دلیل بسته شدن روزنه‌ها و کاهش شدید هدایت روزنه‌ای (نمودار ۲) و همچنین میزان کمتر تعرق در این دو رقم (نمودار ۳) باشد. همچنین این مورد نشان می‌دهد که واکنش دمای برگ به شرایط تنش گرمایی در رقم‌های مختلف می‌تواند متفاوت باشد.

رقم‌های فلیم‌سیدلس و رطبی با بیشترین میزان نورساخت، هدایت روزنه‌ای و تعرق پایین‌ترین دما را نسبت به دو رقم عسکری و منقا داشتند (نمودار ۵)، این تأیید می‌کند که تعرق بیشتر در این دو رقم (نمودار ۳)، موجب خنک‌تر شدن برگ‌های آن‌ها نسبت به رقم‌های عسکری و منقا شده است. دمای بالا می‌تواند منجر به تلفات مفرط آب تاج تاک و همزمان با آن کاهش پروردن CO₂ شود. اما با وجود هدایت روزنه‌ای و دمای برگ یکسان در دو رقم فلیم‌سیدلس و رطبی، میزان تعرق رقم رطبی کمتر از فلیم‌سیدلس بود (نمودار ۳)، این موضوع می‌تواند با مورفولوژی و شکل برگ آن‌ها نیز مرتبط باشد. زیرا شکل برگ‌ها در گونه‌ها و رقم‌های انگور متفاوت است و برای به‌بیشینه رساندن تبادلات گازی، برگ‌های تاک می‌بایست تا حد امکان صاف و هموار باشند (Tsukaya, 2006). همچنین گزارش شده است، دمای موضعی برگ تا حدودی با جذر فاصله از لبه برگ افزایش می‌یابد (هر چه بریدگی‌های لوب برگ کمتر و لوب‌ها نامشخص‌تر باشند به تبخیر بیشتر نیاز دارد) و انتقال حرارت را بهبود می‌بخشد (Vogel, 2009). چون برگ تاک‌های فلیم‌سیدلس در مقایسه با برگ‌های رطبی بریدگی کمتر دارند بنابراین ممکن است که برای حفاظت آن‌ها

نورساخت می‌شود (Zsofi *et al.*, 2009). همچنین گرما موجب افزایش فاصله فیزیکی بین آنتن‌های گردآوری‌کننده نور و مرکز واکنش در فتوسیستم II (PSII) می‌شود. افزون بر این، سیستم شکستن آب در PSII به گرما خیلی حساس است بنابراین گرما به‌عنوان بازدارنده زنجیره انتقال الکترون در PSII عمل می‌کند و موجب کاهش نورساخت می‌شود (Berry & Bjorkman, 1980). برخلاف یافته‌های Yamori *et al.* (2006) مبنی بر غالبیت محدودیت‌های غیر روزنه‌ای بر محدودیت‌های روزنه‌ای در واکنش نورساخت به شرایط گرما، کاهش شدید هدایت روزنه‌ای و به دنبال آن کاهش نورساخت در رقم‌های عسکری و منقا (نمودارهای ۱ و ۲) نشان می‌دهد که هدایت روزنه‌ای در این دو رقم به‌شدت به تنش گرمایی حساس هستند و احتمال دارد که در این رقم‌های محدودیت‌های روزنه‌ای بر عامل‌های محدودکننده غیر روزنه‌ای نورساخت غالب بوده باشند. همچنین گیاهان در پاسخ به تنش گرمایی از راه‌های مختلف متابولیسم خود را تغییر می‌دهند. به‌ویژه با تولید مواد محلول سازگار (Compatible solute) توانایی سازماندهی پروتئین‌ها و ساختارهای یاخته‌ای، حفظ آماس یاخته با تنظیم اسمزی، و تغییر سامانه پاداکسنده (آنتی‌اکسیدان) برای بازگرداندن ثبات و تعادل احیای یاخته‌ای را دارند (Valliyodan & Nauyen, 2006; Janska *et al.*, 2010). در سطح مولکولی تنش گرمایی موجب تغییر در بیان ژن‌هایی می‌شود که به‌طور مستقیم با حفاظت در برابر تنش گرمایی مرتبط هستند (Chinnusamy *et al.*, 2007; Shinozaki & Yamaguchi-Shinozaki *et al.*, 2007). این ژن‌ها شامل ژن‌های مسئول بیان مواد اسمزی حفاظت‌کننده، آنزیم‌های سم‌زدایی‌کننده، انتقال‌دهنده‌ها و پروتئین‌های تنظیم‌کننده هستند (Krasensky & Jonak, 2012; Semenov & Halford, 2009). در شرایط تنش گرمایی تغییر فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی به‌وسیله تغییر در بیان ژن‌ها به‌تدریج منتج به افزایش تحمل گرمایی به‌صورت خوگیری (Acclimation) یا در وضعیت مطلوب منتج به سازگاری (Adaptation) می‌شود (Moreno & Orellana, 2011; Hasanuzzaman & Hossain, 2010).

عسکری و منقا به‌عنوان رقم‌های حساس به تنش گرمایی در این‌گونه برنامه‌ها حذف شوند.

نتیجه‌گیری کلی

نتایج این پژوهش به‌طور کلی مشخص کرد که رقم‌های انگور توانایی فعالیت نورساختی در شرایط دشوار تنش گرمایی را دارند توانایی همه رقم‌ها در این شرایط یکسان نیست و واکنش رقم‌های انگور در برابر تنش گرمایی متفاوت است. از این نظر می‌توان آن‌ها را به رقم‌های متحمل، نیمه متحمل و حساس گروه‌بندی کرد. در نتیجه این پژوهش، رقم‌های فلیم‌سیدلس و رطبی با تحمل نسبی دمای ۴۵ درجه سلسیوس به ترتیب در گروه رقم‌های متحمل و نیمه متحمل و رقم‌های عسکری و منقا به دلیل کاهش شدید نورساخت در دمای ۴۵ درجه در گروه رقم‌های حساس به تنش گرمایی قرار گرفتند. البته این نتایج مربوط به تنش گرمایی شدید است. امکان دارد که واکنش این رقم‌های در تنش گرمایی متوسط (دمای ۴۰ درجه سلسیوس) متفاوت باشد. بنابراین توصیه می‌شود که در بررسی‌های تکمیلی، واکنش این رقم‌های در شرایط تنش گرمایی متوسط نیز بررسی شود.

از گرم شدن بیش‌ازاندازه، به تبخیر آب بیشتری نیاز داشته باشد.

برخلاف پایین‌تر بودن دمای برگ در رقم فلیم‌سیدلس، بیشترین درصد نشت یونی در برگ‌های این رقم مشاهده شد. از سوی دیگر بیشترین میزان نورساخت و هدایت روزنه‌ای نیز در برگ‌های این رقم مشاهده شد (نمودارهای ۱ و ۲). این موضوع نشان می‌دهد، استفاده از درصد نشت یونی شاخص مناسبی برای بررسی واکنش رقم‌های انگور به تنش گرمایی کمینه برای رقم فلیم‌سیدلس نیست. اگرچه استفاده از نشت یونی به‌عنوان شاخص تحمل به تنش گرمایی در دیگر گیاهان مانند سیب‌زمینی، لگوم‌ها، و گندم گزارش شده است اما استفاده از این شاخص برای واکنش به تنش گرمایی در انگور به‌طور مشخص تأیید نشده است (Nagarajan & Bansal, 1986; Srinivasan et al., 1996; Wahid et al., 2007).

این پژوهش نشان داد، رقم فلیم‌سیدلس و رطبی با داشتن رفتار نورساختی قابل قبول در شرایط تنش گرمایی می‌توانند به‌عنوان رقم‌های متحمل به تنش گرمایی برای استفاده در آزمایش‌های تکمیلی سازگاری رقم‌ها برای گسترش تاک‌داری در مناطق نیمه‌گرمسیر در نظر گرفته شوند و در مقابل رقم‌های

REFERENCES

1. Archer, E. & Strauss, H. C. (1990). The effect of vine spacing on physiological aspects of *Vitis vinifera* L. (cv. Pinot noir). *South African Journal of Enology and Viticulture*, 11, 76-87.
2. Badger, M. R., Bjorkman, O. & Armond, P. A. (1982). An analysis of photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants: temperature acclimation in the desert evergreen *Nerium oleander* L. *Plant Cell Environment*, 5, 85-99.
3. Baniwal, S. K., Bharti, K., Chan, K. Y., Fauth, M., Ganguli, A., Kotak, S., Mishra, S. K., Nover, L., Port, M., Scharf, K.D., et al., (2004). Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors. *Journal of Biosciences*, 29, 471-487.
4. Barrs, H. D. & Weatherly, P. E. (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. *Agriculture Journal of Biological Science*, 15, 413-428.
5. Berry, J. & Bjorkman, O. (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 491-543.
6. Bindi, M., Fibbi, L., Gozzini, B., Orlandini, S. & Miglietta, F. (1996). Modelling the impact of future climate scenarios on yield and yield variability of grapevine. *Climate Research*, 7, 213-224.
7. Chang, H. C., Tang, Y. C., Hayer-Hartl, M. & Hartl, F. U. S. (2007). Molecular chaperones, Part I. *Cell* 8, doi:10.1016/j.cell.2007.01.001.
8. Chinnusamy, V., Zhu, J., Zhou, T. & Zhu, J. K. (2007). Small RNAs: big role in abiotic stress tolerance of plants. In *Advances in Molecular Breeding toward Drought and Salt Tolerant Crops* (pp. 223-260). Springer Netherlands.
9. Correia, M. J., Chaves, M. M. C. & Pereira, J. S. (1990). Afternoon depression in photosynthesis in grapevine leaves: evidence for a high light stress effect. *Journal of Experimental Botany*, 41, 417-426.
10. Downton, W. J. S., Grant, W. J. R. & Loveys, B. R. (1987). Diurnal changes in the photosynthesis of field-grown grapevines. *New Phytologist*, 105, 71-80.

11. Dillaway, D. N. & Kruger, E. L. (2010). Thermal acclimation of photosynthesis a comparison of boreal and temperate tree species along a latitudinal transect. *Plant, Cell and Environment*, 33, 888-899.
12. Esteves, M. A. & Orgaz, M. D. M. (2001). The influence of climatic variability on the quality of wine. *International Journal of Biometeorology*, 45, 13-21.
13. Faria, T., Wilkins, D., Besford, R. T., Vaz, M., Pereira, J. S. & Chaves, M. M. (1996). Growth at elevated CO₂ leads to down-regulation of photosynthesis and altered response to high temperature in *Quercus suber* L. seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 47, 1755-1761.
14. Ferrar, P. J., Slatyer, R. O. & Vranjic J. A. (1989). Photosynthetic temperature acclimation in *Eucalyptus* species from diverse habitats, and a comparison with *Nerium oleander*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 16, 199-217.
15. Ferrini, F., Mattii, G. B. & Nicese, F. P. (1995). Effect of temperature on key physiological responses of grapevine leaf. *American Society for Enology and Viticulture*, 46, 375-379.
16. Franks, P. J., Adams, M. A., Amthor, J. S., Barbour, M. M., Berry, J. A., Ellsworth, D. S., et al., (2013). Sensitivity of plants to changing atmospheric CO₂ concentration: from the geological past to the next century. *New Phytologist*, 197, 1077-1094.
17. Gamon, J. A. & Pearcy, R. W. (1990). Photoinhibition in *Vitis californica*. The role of temperature during highlight treatment. *Plant Physiology*, 92, 487-494.
18. Greer D. H. & Weston C. (2010). Heat stress affects flowering, berry growth, sugar accumulation and photosynthesis of *Vitis vinifera* cv. Semillon grapevines grown in a controlled environment. *Functional Plant Biology*, 37, 206-214.
19. Greer, D. H. & Weedon, M. M. (2012). Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate. *Plant, Cell and Environment*, 35, 1050-1064.
20. Grifoni, D. Mancini, M., Maracchi, G., Orlandini, S. & Zipoli, G. (2006) Analysis of Italian wine quality using freely available meteorological information. *American Society for Enology and Viticulture*, 57, 339-346
21. Haldimann, P. & Feller, U. (2004). Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with reversible heatdependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant, Cell and Environment*, 27, 1169-1183.
22. Haldimann, P. & Feller, U. (2005). Growth at moderately elevated temperature alters the physiological response of the photosynthetic apparatus to heat stress in pea (*Pisum sativum* L.) leaves. *Plant, Cell and Environment*, 28, 302-317.
23. Hasanuzzaman, M., Hossain, M. A. & Fujita, M. (2010). Physiological and biochemical mechanisms of nitric oxide induced abiotic stress tolerance in plants. *American Journal of Plant Physiology*, 5, 295-324.
24. Hiscox, J. D. & Israelstam, G. F. (1979). A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany*, 57, 1332-1334.
25. Hüve, K., Bichele, I., Rasulov, B. & Ninemets, U. (2011). When is it too hot for photosynthesis: heat induced instability of photosynthesis in relation to respiratory burst, cell permeability changes and H₂O₂ formation. *Plant, Cell and Environment*, 34, 113-126.
26. Janska, A., Marsik, P., Zelenkova, S. & Ovesna, J. (2010). Cold stress and acclimation: What is important for metabolic adjustment? *Plant Biology*, 12, 395-405.
27. Jones, G. V. & Davis, R. E. (2000). Climate influences on grapevine phenology, grape composition, and wine production and quality for Bordeaux, France. *American Society for Enology and Viticulture*, 51, 249-261
28. Jones, G. V. (2006). *Climate and terroir: impacts of climate variability and change on wine*. In: Macqueen R. W., Meinert, L. D. (eds.) *Fine wine and terroir. The geoscience perspective*. Geosci Can Repr Ser 9. Geological Association of Canada, St. John's Newfoundland, 247 pages.
29. Juárez-Lopez, F. J., Escudero, A. & Mediavilla, S. (2008). Ontogenetic changes in stomatal and biochemical limitations to photosynthesis of two co-occurring Mediterranean oaks differing in leaf life span. *Tree Physiology*, 28, 367-374.
30. Kadir, S. (2006). Thermostability of photosynthesis of *Vitis aestivalis* and *Vitis vinifera*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 131, 476-483.
31. Karabourniotis, G., Bournman, J. F. & Nikolopoulos, D. (2000). A possible optical role of the bundle sheath extensions of the heterobaric leaves of *Vitis vinifera* and *Quercus coccifera*. *Plant, Cell and Environment*, 23, 423-430.
32. Keller, M. (2010). *The science of grapevine: anatomy and physiology*. Published by Elsevier Inc. UK. 377 Pages.

33. Krasensky, J. & Jonak, C. (2012). Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of Experimental Botany*. doi:10.1093/jxb/err460.
34. Kriedemann, P. E., Kliewer, W. M. & Harris, J. M. (1970). Leaf age and photosynthesis in *Vitis vinifera* L. *Vitis*, 9, 97-104.
35. Kriedemann, P. E. (1968). Photosynthesis in vine leaves as a function of light intensity, temperature and leaf age. *Vitis*, 7, 213-220.
36. Luo, H. B., Ling, M., Xi, H.F., Duan, W., Li, S. H., Loescher, W. & Wang, J. F. (2011). Photosynthetic responses to heat treatments at different temperatures and following recovery in grapevine (*Vitis amurensis* L.) leaves. *PLoS ONE* 6, 23033.
37. Liu, W. T., Pool, R., Wenkert, W. & Kriedemann, P. E. (1978). Changes in photosynthesis, stomatal resistance and abscisic acid of *Vitis labrusca* through drought and irrigation cycles. *American Journal of Enology and Viticulture*, 29, 239-246
38. Magalhaes N. P. (2008). *Tratado de viticulture-a videira, a vinha e o 'terroir'*. Chaves Ferreira Publicações, Lisboa, 608 pages.
39. Marchand, F. L., Mertens, S., Kockelbergh, F., Beyens, L. & Nijs, I. (2005). Performance of high arctic tundra plants improved during but deteriorated after exposure to a simulated extreme temperature event. *Global Change Biology*, 11, 2078-2089.
40. Moffatt, J. M., Sears, R. G. & Paulsen, G. (1990). Wheat high temperature tolerance during reproductive growth. I. Evaluation by chlorophyll fluorescence. *Crop Science*, 30, 881-885.
41. Morales, D., Rodriguez, P., Dellamico, J., Nicolas, E., Torrecillas, A. & Sanchez-Blanco, M. J. (2003). High-temperature preconditioning and thermal shock imposition affects water relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato. *Biologia Plantarum*, 47, 203-208.
42. Moreno, A. A. & Orellana, A. (2011). The physiological role of the unfolded protein response in plants. *Biological Research*, 44, 75-80.
43. Nagarajan, S. & Bansal, K. C. (1986). Measurement of cellular membrane thermostability to evaluate foliage heat tolerance of potato. *Potato Research*, 29, 163-167.
44. Orlandini, S., Stefano, V., Lucchesini, P., Puglisi, A. & Bartolini, G. (2009). Current trends of agroclimatic indices applied to grapevine in Tuscany (Central Italy). *Quarterly Journal of the Hungarian Meteorological Service*, 113, 69-78.
45. Prášil, I. & Zámečník, J. (1998). The use of a conductivity measurement method for assessing freezing injury I. Influence of leakage time, segment number, size and shape in a sample on evaluation of the degree of injury. *Environmental and Experimental Botany*, 40, 1-10.
46. Pressman, E., Peet, M. M. & Pharr, D. M. (2002). The effect of heat stress on tomato pollen characteristics is associated with changes in carbohydrate concentration in developing anthers. *Annals of Botany*, 90, 631-636.
47. Rodo, X. & Comin, F. A. (2000). Links between large-scale anomalies, rainfall and wine quality in the Iberian Peninsula during the last three decades. *Global Change Biology*, 6, 267-273.
48. Roper, T. R. & Williams, L. E. (1989). Net CO₂ assimilation and carbohydrate partitioning of grapevine leaves in response to trunk girdling and gibberellic acid application. *Plant Physiology*, 89, 1136-1140.
49. Salvucci, M. E. & Crafts-Brandner, S. J. (2004). Inhibition of photosynthesis by heat stress: The activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. *Physiologia Plantarum*, 120, 179-186.
50. Santos, J. A., Malheiro, A. C., Karremann, M. K. & Pinto, J. G. (2011). Statistical modelling of grapevine yield in the Port Wine region under present and future climate conditions. *International Journal of Biometeorology*, 55, 119-131.
51. Sayed, O. H., Emes, M. J., Earnshaw, M. J. & Butler, R. D. (1989). Photosynthetic responses of different varieties of wheat to high temperature. *Journal of Experimental Botany*, 40, 625-631.
52. Semenov, M. A. & Halford, N. G. (2009). Identifying target traits and molecular mechanisms for wheat breeding under a changing climate. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2791-2804.
53. Sepúlveda, G. & Kliewer, W. M. (1986). Stomatal response of three grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.) to high temperature. *American Society for Enology and Viticulture*, 37, 44-52.
54. Shinozaki, K. & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2007). Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58, 221-227.
55. Shoaf, T. W. & Liem, B. W. (1976). Improved extraction of chlorophyll a and b from algae using dimethyl sulfoxide-limnol. *Oceanography*, 21, 926-928.
56. Slatyer, R. O. (1977). Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of Snow Gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. Ex Spreng. IV. Temperature response of four populations grown at different temperatures. *Australian Journal of Plant Physiology*, 4, 583-594.
57. Sousa-Majer, M. J., Turner, N. C., Hardie, D. C., Morton, R. L., Lamont, B. & Higgins, T. J. V. (2004). Response to water deficit and high temperature of transgenic peas (*Pisum sativum* L.) containing a seed-specific α-amylase inhibitor and the subsequent effects on pea weevil (*Bruchus pisorum* L.) survival. *Journal of Experimental Botany*, 55, 497-505.

58. Srinivasan, A., Takeda, H. & Senboku, T. (1996). Heat tolerance in food legumes as evaluated by cell membrane thermostability and chlorophyll fluorescence techniques. *Euphytica*, 88, 35-45
59. Stafne, E. T., Clark, J. R. & Rom, C. R. (2001). Leaf gas exchange response of 'Arapaho' blackberry and six red raspberry cultivars to moderate and high temperatures. *HortScience*, 36, 880-883.
60. Tsukaya, H. (2006). Mechanism of leaf-shape determination. *Annual Review of Plant Physiology*, 57, 477-496.
61. van Leeuwen, C., Friant, P., Choné, X., Tregoat, O., Koundouras, S. & Dubourdieu, D. (2004). Influence of climate, soil, and cultivar on terroir. *American Society for Enology and Viticulture*, 55, 207-217.
62. Valliyodan, B. & Nguyen, H. T. (2006). Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Curr. Opin. Plant Biology*, 9, 189-195.
63. Vara Prasad, P. V., Craufurd, P. Q., Summerfield, R. J. & Wheeler, T. R. (2000). Effects of short episodes of heat stress on flower production and fruit-set of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Journal of Experimental Botany*, 51, 777-784.
64. Vogel, S. (2009). Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape. *New Phytologist*, 183, 13-26.
65. Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M. & Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 6, 199-223.
66. Wang, J. Z., Cui, L. J., Wang, Y. & Li, J. L. (2009). Growth, lipid peroxidation and photosynthesis in two tall fescue cultivars differing in heat tolerance. *Biologia Plantarum*, 53, 247-242.
67. Wise, P. R., Olson, A. J., Schrader, S. M. & Sharkey, T. D. (2004). Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. *Plant, Cell and Environment*, 27, 717-724.
68. Xu, L. & Baldocchi, D. D. (2003). Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance in blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged drought and high temperature. *Tree Physiology*, 23, 865-877.
69. Yamori, W., Noguchi, K. & Terashima, I. (2005). Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analysis of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. *Plant, Cell and Environment*, 25, 536-547.
70. Zsofi, Z., Varadi, G., Balo, B., Marschall, M., Nagy, Z. & Dulai, S. (2009). Heat acclimation of grapevine leaf photosynthesis: mezo- and macroclimatic aspects. *Functional Plant Biology*, 36, 310-322.

Archive