مجله علوم و فنون باغبانی ایران جلد ۱۸ شماره ۳ صفحه‌های ۲۳۷ تا ۲۵۰ (۱۳۹۶)

تبادل گازی و فلورسانس کلروفیل برگ انگور یاقوتی در شرایط تنش گرمایی در گلخانه و تاکستان[1]

Leaf Gas Exchange and Chlorophyll Fluorescence in Yaghooti Grapevine under Heat Stress Conditions in Greenhouse and Vineyard

محمد جواد کرمی، سعید عشقی* و عنایت‌اله تفضلی[2]

چکیده

در این پژوهش رفتار تبادل‌های گازی و واکنش فلورسانس کلروفیل تاک‌های یاقوتی به مدت دو سال در مقابل تنش گرمایی شدید (۴۵±۱ درجه سلسیوس) و شرایط بدون تنش (دمای ۱±۲۸ درجه سلسیوس) در گلخانه ایستگاه تحقیقات کشاورزی زرقان هم‌چنین در شرایط تاکستان با تنش‌گرمایی ۱±۴۵ درجه سلسیوس در منطقه نیمه گرمسیر قیر و کارزین استان فارس مقایسه شد. مقدار فتوسنتز (A)، هدایت روزنه‌ای (gs)، غلظت CO_2 محفظه زیر روزنه (Ci)، مقدار تعرق (E) و شاخص فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) برگ اندازه‌گیری و کارایی کربوکسیلاسیونی (A/Ci)، کارایی مصرف آب (A/E) و کارایی واقعی مصرف آب (A/g_s) محاسبه شدند. نتیجه‌ها تفاوت قابل توجهی برای تمام شاخص‌های تبادل‌های گازی و فلورسانس کلروفیل نشان داد. بیشترین مقدار فتوسنتز (۹/۴۶ میکرومول دی‌اکسیدکربن در مترمربع در ثانیه) در تاک‌های گلدانی (در شرایط گلخانه) بدون تنش گرمایی مشاهده شد. کاهش شدید فتوسنتز و Fv/Fm در همه تاک‌های قرار گرفته در برابر تنش گرمایی هم در گلخانه و هم در شرایط تاکستان مشاهده شد. مقدار فتوسنتز تاک‌های قرار گرفته در برابر تنش گرمایی در شرایط تاکستان (۳/۳۴ میکرومول دی‌اکسیدکربن در متر مربع در ثانیه) به‌طور قابل توجهی بیشتر از مقدار آن در تاک‌های گلدانی قرار گرفته در برابر تنش گرمایی در گلخانه (۲/۰۰ میکرومول دی‌اکسیدکربن در متر مربع در ثانیه) بود. این نتیجه‌ها نشان دهنده رفتار متفاوت تبادل‌های گازی و فتوسنتز انگورهای یاقوتی در شرایط گلخانه و تاکستان بود. به‌احتمال واکنش گرمایی فتوسنتزی تاک‌های یاقوتی، در مرحله‌های مختلف رشد با شرایط گرما سازگار شده بودند. به‌عبارت دیگر، رقم یاقوتی توانایی کسب تحمل گرمایی را دارد.

واژه‌های کلیدی: فتوسنتز، تحمل گرمایی ذاتی، خوگیری، تحمل گرمایی اکتسابی.

مقدمه

اقلیم یکی از عامل‌های مهم مؤثر بر عملکرد و کیفیت انگور در هر منطقه است که می‌تواند به‌طور مستقیم و غیر مستقیم فیزیولوژی، رشد و مرحله‌های نموی تاک را زیر تأثیر قرار دهد (۲۷). بررسی روند تغییر دمای سال‌های

۱- تاریخ دریافت: ۹۶/۵/۲۱ تاریخ پذیرش: ۹۶/۱۱/۱۸

۲- به‌ترتیب دانشجوی سابق دکتری بخش علوم باغبانی و استادیار بخش تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان فارس، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی و استادان علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران.

G نویسنده مسئول، پست الکترونیکی (eshghi@shirazu.ac.ir).

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

پیشین با تمرکز روی منطقه‌های مهم تاکداری، نشان می‌دهد که میانگین دمای فصل رشد در جهان از سال ۱۹۵۵ تا ۱۹۹۹ به مقدار ۱/۳ درجه سلسیوس و در اروپا از سال ۱۹۵۰ تا ۲۰۰۴ به مقدار ۱/۷ درجه سلسیوس افزایش یافته است (۱۶). این افزایش گرما و تغییر اقلیم به‌طور بالقوه می‌تواند بر عملکرد و کیفیت انگور اثر گذارد (۱۶، ۱۸).

فتوسنتز، حساس‌ترین فرایند فیزیولوژیک گیاهان به دماهای بالا به‌ویژه در مرحله‌های رویشی و رشد زایشی است (۳۰). قبل از این‌که دیگر نشانه‌های تنش گرمایی ظاهر شود، فتوسنتز متوقف می‌شود (۳۱). دمای بهینه رشد برای رقم‌های انگور ۲۵ تا ۳۰ درجه سلسیوس گزارش شده است. اما گزارش شده است که به‌طورمعمول دماهای بالای ۳۵ درجه سلسیوس موجب کاهش فتوسنتز برگ‌های انگور و دماهای خیلی بالا، به‌تقریب بالای ۴۰ درجه سلسیوس موجب کاهش شدید فتوسنتز انگور می‌شود (۲۶). بنابراین تنش گرمایی به‌عنوان یک محدودیت جدی برای رشد تاک انگور و کیفیت میوه انگور در منطقه‌های گرم مطرح است. به‌همین دلیل، بررسی رفتار فیزیولوژیکی رقم‌های انگور در شرایط تنش‌گرمایی به‌منظور افزایش احتمال موفقیت تاکداری در منطقه‌های گرم ضروری است.

بسته به‌شدت و دوره تنش گرمایی و هم‌چنین نوع گیاه و دیگر عامل‌های محیطی، گیاهان در مقابل دمای بالا واکنش‌های پویا نشان می‌دهند و شناسایی و مشخص کردن ویژگی‌هایی که موجب تحمل به دمای بالا می‌شوند هنوز به‌عنوان یک مشکل مطرح است (۳۳). اما ویژگی‌های فیزیولوژیکی زیادی از جمله شاخص‌های تبادل‌های گازی مانند مقدار فتوسنتز خالص و هدایت روزنه‌ای به‌عنوان شاخص‌های بررسی آسیب‌های ناشی از تنش گرمایی گزارش شده‌اند (۳۱).

هم‌چنین گزارش شده است که فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) ابزار مفیدی برای بررسی اثرهای تنش‌های محیطی روی گیاهان است زیرا در بیشتر مواقع فتوسنتز در گیاهان زیر تنش‌های شدید مختلف مانند خشکی، گرما، کمبود عنصرهای غذایی، آلاینده‌های محیطی و حمله آفت‌ها و بیماری‌ها کاهش می‌یابد (۲۴). هم‌چنین مشخص شده است که فعالیت سیستم نوری II (PSII) زیر شرایط تنش گرمایی به‌شدت کاهش می‌یابد و یا حتی متوقف می‌شود. بنابراین اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل برای بررسی وضعیت عملکرد کوانتومی سیستم نوری II می‌تواند به‌عنوان یک شاخص مهم برای تعیین میزان تحمل رقم‌ها به تنش گرمایی در نظر گرفته شود.

متخصصان مرتبط با پژوهش روی تنش دمای بالا در گیاهان، برای کشف پاسخ‌های گیاه که موجب تحمل گرمایی می‌شود در تلاش هستند و بررسی می‌کنند که گیاهان چگونه می‌توانند در شرایط محیطی دمای بالا مدیریت شوند. در همین راستا گزارش شده است که گیاهان و دیگر موجودهای زنده برای بقاء در شرایط تنش گرمایی دارای دو ویژگی تحمل گرمایی ذاتی و تحمل گرمایی اکتسابی می‌باشند. تحمل گرمایی ذاتی یک ویژگی توارثی گیاه است. اما تحمل گرمایی اکتسابی، قابلیت کسب تحمل تنش گرمایی در گیاه است. این نوع تحمل گرمایی با قرار گرفتن موجود زنده در یک دوره کوتاه سازگاری در شرایط دماهای به‌نسبت بالا (البته قابل تحمل و غیرکشنده برای گیاه) یا با تیمار با دیگر تنش‌های غیرکشنده قبل از قرار گرفتن در مقابل تنش گرمایی برانگیخته می‌شود (۲۵).

انگور یاقوتی زودرس‌ترین رقم انگور در ایران است که در منطقه‌های گرم و نیمه گرمسیر ایران به‌عنوان میوه نوبرانه تولید می‌شود. این رقم با این‌که در طول فصل رشد در این منطقه‌ها در برابر تنش‌های‌گرمایی شدید قرار می‌گیرد، اما عملکرد مناسب و اقتصادی دارد. سازوکار بقای این رقم در شرایط گرمای بالای محیط مشخص نیست. بنابراین برای موفقیت بیشتر کشت انگور در منطقه‌های گرم لازم است رفتار فیزیولوژیکی این گونه تاک‌ها به شرایط گرما مورد بررسی قرار گیرد. البته آگاهی اندکی درباره سازوکارهای مرتبط با بقای رقم‌های گونه وینیفرا در مقابل گرمای زیاد در مقایسه با رقم‌های گونه‌های دیگر انگور مانند *Vitis aestivalis* وجود دارد (۱۷).

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

هرچند گزارش‌های زیادی در ارتباط با تأثیر تنش گرمایی بر فتوسنتز و تبادل‌های گازی در برگ‌های انگور وجود دارد (۷، ۹، ۱۵، ۳۷) اما هنوز اطلاعات اندکی در ارتباط با رفتار تبادل‌های گازی برگ‌های انگور در مقابل تنش گرمایی در شرایط تاکستان در مقایسه با آزمایش‌های گلخانه‌ای وجود دارد. این پژوهش با هدف بررسی تحمل گرمایی فتوسنتز انگور یاقوتی در مقابل گرمای زیاد در شرایط گلخانه و تاکستان و در نهایت دستیابی به این سوال انجام شد، آیا سازگاری تدریجی بلند مدت در محیط تاکستان در طول فصل رشد می تواند منجر به خوگیری تاک‌های این رقم با شرایط گرمای منطقه شود و به اصطلاح آیا تحمل گرمایی در این رقم می تواند اکتسابی باشد؟

مواد و روش‌ها

آزمایش گلخانه‌ای در ایستگاه تحقیقات کشاورزی زرقان فارس انجام شد. برای این منظور قلمه‌های سالم به قطر ۸ تا ۱۲ میلی‌متر و طول ۳۰ سانتی‌متر (دست‌کم دارای ۴ جوانه) از شاخه‌های یک‌ساله کامل رسیده تاک‌های مادری انگور یاقوتی تهیه شد. سپس قلمه‌ها به مدت ۲۴ ساعت در آب سرد قرار داده شدند. این عمل برای کمک به ریشه‌زایی بیشتر قلمه‌ها انجام شد. قلمه‌ها در محلول ۲۰۰۰ میلی‌گرم در لیتر هورمون ایندول-۳- بوتیریک اسید (شرکت مرک آلمان) به مدت ۵ ثانیه قرار داده شدند و بی‌درنگ در بستر خزانه در هوای آزاد دارای خاک معمولی که با افزودن ماسه بافت آن سبک شده بود، کاشت شدند. پس از ریشه‌دار شدن قلمه‌ها در خزانه، در فروردین ماه سال بعد به گلدان‌های ۱۴ لیتری دارای نسبت حجمی مساوی از خاک، ماسه و پیت ماس منتقل شدند. پس از استقرار نهال‌ها در گلدان‌های یاد شده، به‌صورت دو جوانه‌ای هرس شدند. پس از شکفتن جوانه‌ها و رشد شاخه‌ها یکی از شاخه‌ها حذف شد تا گلدان‌ها به‌صورت تک شاخه‌ای تربیت شوند. به‌منظور سازگاری تاک‌های آزمایشی با شرایط گلخانه و رشد در شرایط بهینه، قبل از شروع تمام آزمایش‌های گلخانه‌ای تاک‌های مورد نظر به مدت ۲۰ روز در گلخانه با شرایط بهینه رشد با دمای ۱±۲۸ درجه سلسیوس در روز و ۱±۱۸ درجه سلسیوس در شب با شدت نور ۶۰۰ میکرومول در مترمربع در ثانیه و رطوبت نسبی ۵±۴۰ درصد نگهداری شدند. تغذیه تاک‌ها با محلول نرمال هوگلند همراه با آبیاری به صورت هفتگی تا زمان انجام آزمایش انجام شد و بعد از آن تاک‌ها روزانه آبیاری شدند.

آزمایش گلخانه‌ای با تعداد ۳۰ گلدان (۱۵ گلدان برای گلخانه تنش و ۱۵ گلدان برای گلخانه بدون تنش) به مدت دو سال انجام شد. یک گروه ۱۵ تایی از گلدان‌ها در گلخانه بدون تنش با دمای روز ۱±۲۸ و شب ۱±۱۸ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۵±۴۰٪ و شدت نور ۶۰۰ میکرومول فوتون در متر مربع در ثانیه و گروه ۱۵ تایی دیگر دیگر در گلخانه تنش گرمایی قرار گرفتند. تنش گرمایی به تدریج اعمال شد یعنی تاک‌ها در دمای ۲۸ درجه سلسیوس قرار داده شدند و هر روز ۲ درجه سلسیوس به دمای گلخانه افزوده شد. بعد از هشت روز که دمای گلخانه از ۲۸ به ۴۴ درجه سلسیوس رسید، دمای گلخانه روی ۱±۴۵ درجه سلسیوس تنظیم و تاک‌ها به‌مدت هشت روز در این دما قرار گرفتند. در روز هشتم، اندازه‌گیری تبادل‌های گازی و فلورسانس کلروفیل یا بیشینه عملکرد کوانتومی سیستم نوری II همزمان با گلدان‌های گلخانه بدون تنش انجام شد. تنش گرمایی تاک‌ها از ساعت ۸ صبح تا ۱۴ پس از ظهر اعمال شد و تا صبح روز بعد تاک‌ها در شرایط طبیعی قرار داده شدند.

آزمایش در شرایط تاکستان، در منطقه نیمه‌گرمسیر قیر و کارزین در فاصله 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. بررسی روی تعداد ۱۶ تاک سه ساله رقم یاقوتی با فاصله کاشت ۳×۲ به مدت دو سال انجام شد. یادداشت برداری‌های لازم روی تاک‌های جوان که با روش پاچراغی تربیت و با روش قطره‌ای آبیاری می‌شدند، انجام شد. در زمان اندازه‌گیری پارامترهای تبادل‌های گازی، شدت نور محیط ۱۵۴۸

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

میکرومول فوتون در متر مربع در ثانیه بود. بافت خاک لوم سیلتی، pH آب آبیاری ۷/۶ و هدایت الکتریکی آن ۱/۵۵۴ دسی‌زیمنس بر متر بود. ویژگی‌های اقلیمی بلند مدت (میانگین پنج سال) برای منطقه مورد آزمایش در کل و در شش ماه اول سال و ویژگی‌های اقلیمی محل آزمایش در روز انجام یادداشت برداری‌ها به‌ترتیب در جدول‌های ۱ تا ۳ نشان داده شده است.

واکاوی داده‌ها به‌صورت اندازه گیری میانگین هر ویژگی و تغییرهای آن‌ها نسبت به تاک‌های شاهد (گلخانه بدون تنش) انجام شد. یعنی تغییرهای هر ویژگی در هر یک از تیمارهای تنش به‌صورت درصدی از تاک‌های شاهد قرار گرفته در گلخانه دارای شرایط بهینه و بدون تنش نشان داده شدند.

جدول ۱- شاخص‌های اقلیمی بلند مدت (میانگین پنج سال) محل اجرای آزمایش در منطقه قیر و کارزین.

Table 1. Long term meteorological indices (average of 5 years) for Ghir-o-Karzin region.

میانگین بارش Average precipitation (mm)	میانگین دما Mean temperature (°C)	میانگینِ مطلقِ دمای بیشینه Absolute mean maximum temperature (°C)	میانگین دمای بیشینه Mean maximum temperature (°C)	میانگین دمای کمینه Mean minimum temperature (°C)	میانگین رطوبت نسبی Mean relative humidity (%)	بیشینه رطوبت نسبی Maximum relative humidity (%)	کمینه رطوبت نسبی Minimum relative humidity (%)
254.6	25.3	48.0	32.0	18.6	38.6	54.0	23.2

(Reference: Ghir-o-Karzin climatology website).

(منبع: تارنمای هواشناسی قیر و کارزین).

اندازه گیری تبادل‌های گازی

تبادل‌های گازی تاک‌ها در گلخانه در ساعت ۱۳ و ۳۰ دقیقه پس از ظهر روی تعداد دو برگ از هر تاک و در شرایط گلخانه و در شرایط تاکستان با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری فتوسنتز مدل +LCpro ساخت شرکت Bioscientific کشور انگلستان انجام شد. هم‌چنین مقدار فتوسنتز (A)، هدایت روزنه‌ای (gs)، غلظت CO_2 داخل محفظه روزنه (Ci)، مقدار تعرق (E) و دمای برگ اندازه‌گیری شدند. هم‌چنین کارایی کربوکسیلاسیونی برگ (A/Ci)، کارایی مصرف آب (A/E) و کارایی واقعی مصرف آب (A/gs) محاسبه شدند.

در شرایط تاکستان، برای بررسی اثرهای گرما بر شاخص‌های فیزیولوژیکی، اندازه‌گیری تبادل‌های گازی در گرمترین ماه سال یعنی مرداد ماه و در گرم‌ترین ساعت روز روی تعداد دو برگ از هر تاک انجام شد.

اندازه گیری فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm)

برای اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل یا بیشینه عملکرد کوانتومی سیستم نوری II (Fv/Fm) در برگ‌ها، از دستگاه فلورسانس‌سنج (فلوریمتر) مدل OS-30p ساخت شرکت Opti- Sciences کشور آمریکا استفاده شد. به منظور ایجاد تاریکی و سازگاری برگ به شرایط تاریکی و جلوگیری از فلورسانس، روی برگ چهارم هر یک از تاک‌ها یک گیره مخصوص به مدت ۱۵ دقیقه قرار داده شد (به این ترتیب برگ با شرایط تاریکی سازگار می‌شد) سپس با استفاده از دستگاه فلورسانس‌سنج مقدار فلورسانس هر برگ ثبت شد. برای این منظور کمینه فلورسانس (F0)، بیشینه فلورسانس (Fm)، فلورسانس متغیر (Fv) و بیشینه عملکرد کوانتومی سیستم نوری II (Fv/Fm) محاسبه شد، که از آن به عنوان شاخصی برای بررسی اثرهای تنش گرمایی بر کارایی فتوشیمیایی سیستم نوری II تاک‌ها استفاده شد.

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

جدول ۲- شاخص‌های اقلیمی منطقه قیر و کارزین (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 (mean of 2010-2014).

Meteorological parameters **شاخص‌های** هواشناسی	فروردین Mar.-Apr.	اردیبهشت Apr.-May.	خرداد May.-Jun.	تیر Jun.-Jul.	مرداد Jul.-Aug.	شهریور Aug.-Sep.
میانگین دما Mean temperature (°C)	21.5	28.9	34.6	37.1	36.8	34.2
بیشینه دمای مطلق Absolute maximum temperature (°C)	37.8	41.2	45.6	47.5	46.5	43.8
میانگین دمای بیشینه Mean maximum temperature (°C)	28.0	36.0	42.1	44.3	43.7	41.3
میانگینِ مطلقِ دمای بیشینه Absolute minimum temperature (°C)	10.0	16.6	22.8	26.5	27.0	23.8
میانگین دمای کمینه Mean minimum temperature (°C)	15.0	21.8	27.1	29.8	30.0	27.1
میانگین رطوبت نسبی Mean relative humidity (%)	42.2	29.3	22.5	24.3	29.7	29.5
کمینه رطوبت نسبی Minimum relative humidity (%)	26.3	15.3	11.8	13.7	17.2	14.0
بیشینه رطوبت نسبی Maximum relative humidity (%)	58.3	43.3	33.2	35.0	42.2	45.0
میانگین بارش Mean precipitation (mm)	28.3	5.9	0.0	1.9	0.1	0.7

(Reference: Ghir-o-Karzin climatology website).

(منبع: تارنمای هواشناسی قیر و کارزین).

جدول ۳- شاخص‌های اقلیمی محل آزمایش در روز انجام یادداشت برداری‌ها در سال‌های ۱۳۹۲ و ۱۳۹۳.

Table 3. Meteorological indices for Ghir-o-Karzin region in day of experiment in years of 2013 and 2014.

Date	کمینه دما Minimum temperature (°C)	بیشینه دما Maximum temperature (°C)	متوسط دما Mean temperature (°C)	کمینه رطوبت نسبی Minimum relative humidity (%)	بیشینه رطوبت نسبی Maximum relative humidity (%)	میانگین رطوبت نسبی Mean relative humidity (%)	دمای کمینه زمین Minimum surface soil temperature (°C)	بیشینه سرعت باد Maximum wind velocity (m/s)
12 Aug. 2013	29.0	44.8	36.9	19	43	31	24.2	5
12 Aug. 2014	31.8	45.4	38.6	17	45	31	28.8	2
Mean	30.4	45.1	37.8	18	44	31	26.5	3.5

(Reference: Ghir-o-Karzin climatology site).

(منبع: تارنمای هواشناسی قیر و کارزین).

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

نتایج و بحث

نتیجه‌ها نشان داد که در تاک‌های شاهد قرار گرفته در شرایط بهینه و بدون تنش، همه شاخص‌های تبادل‌های گازی به‌جز Ci، بیشتر از تاک‌های زیر تنش بودند (جدول ۴). تمام تبادل‌های گازی به‌جز Ci و E در تاکستان بیشتر از تاک‌های گلخانه تنش بود (شکل ۲). بیشترین فتوسنتز درتاک‌های بدون تنش در گلخانه (۹/۴۶ میکرومول دی‌اکسیدکربن در مترمربع در ثانیه) و کاهش شدید در فتوسنتز تاک‌های زیر تنش‌گرمایی مشاهده شد که با نتیجه‌های دیگر پژوهشگران که کاهش فتوسنتز در اثر تنش گرمایی را گزارش کرده بودند (۱۰،۳۰) همخوانی داشت. مقدار فتوسنتز در تاک‌های گلخانه‌ای زیر تنش و در تاکستان، به‌ترتیب حدود ۲۱٪ و ۳۵٪ فتوسنتز در تاک‌های شاهد گلخانه‌ای بود. این نتیجه‌ها نشان داد فتوسنتز آن‌ها به ترتیب ۴/۷ و۲/۸ برابر کمتر از تاک‌های گلدانی بدون تنش بود. یعنی فتوسنتز تاک‌ها در شرایط تنش گرمایی تاکستان (۳/۳۴ میکرومول دی‌اکسیدکربن در متر مربع در ثانیه) به‌طور قابل توجهی بیشتر از فتوسنتز تاک‌های قرار گرفته در برابر تنش گرمایی در شرایط گلخانه (۰۰/۲ میکرومول دی‌اکسیدکربن در متر مربع در ثانیه) بود (شکل ۱). مقدار فتوسنتز برای رقم سمیلون[۱] در درجه حرارت ۴۵ درجه سلسیوس در شرایط تاکستان، ۳/۹۲ میکرومول دی‌اکسیدکربن در متر مربع در ثانیه گزارش شده است (۱۰). در این پژوهش نیز مقدار فتوسنتز برای انگورهای یاقوتی در شرایط تنش گرمایی ۴۵ درجه سلسیوس در تاکستان، با فتوسنتز در رقم سمیلون مشابه بود.

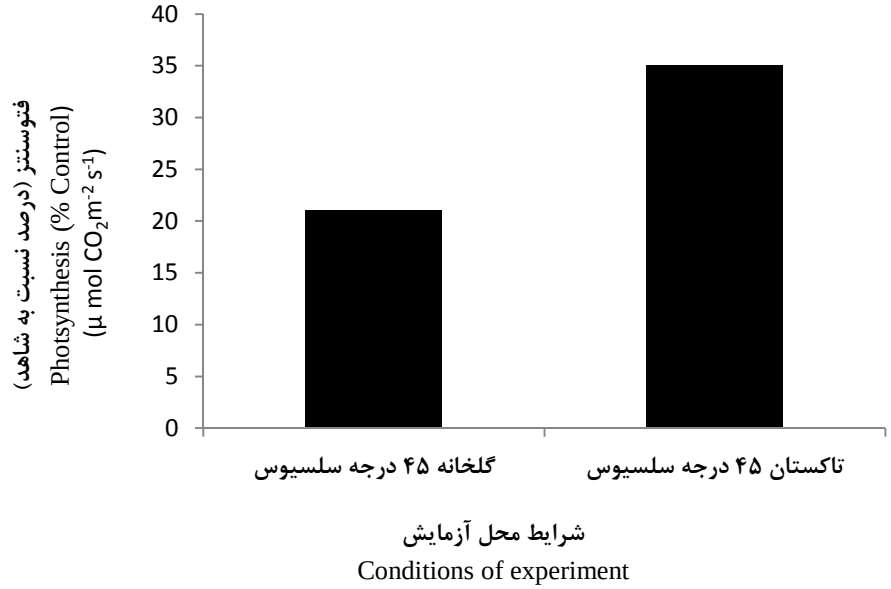

Fig. 1. Leaf photosynthesis rate for Yaghooti grapevine cultivar under 45°C heat stress in greenhouse and vineyard in comparison with no heat stress conditions (control).

شکل ۱- میزان فتوسنتز برگ انگور یاقوتی در شرایط گلخانه و تاکستان با تنش گرمایی ۴۵ درجه سلسیوس در مقایسه با گلخانه بدون تنش (شاهد).

یکی از عامل‌های اصلی کاهش فتوسنتز گیاهان در اثر گرما، کاهش فعالیت آنزیم روبیسکو ناشی از تنش گرمایی، به‌دلیل مختل شدن فعالیت آنزیم روبیسکو آکتیواز عنوان شده است. از سوی دیگر، اثبات شده است که غیر فعال شدن آنزیم روبیسکو در اثر تنش گرمایی بعد از قرار گرفتن گیاهان در شرایط بهینه رشد، به‌طور کامل

۱- Semillon

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

برگشت‌پذیر است (۱۱، ۱۹، ۳۰). بنابراین در آزمایش ما می‌بایست مقدار فتوسنتز تاک‌های یاقوتی زیر تنش گرمایی در گلخانه بیشتر از تاک‌های تنش دیده در شرایط تاکستان می‌بود. زیرا این تاک‌ها در شرایط گلخانه از ساعت ۸ صبح تا ساعت ۱۴ پس از ظهر در برابر تنش گرمایی بودند و از ساعت ۱۴ به بعد در شرایط طبیعی و بهینه رشد قرار داشتند. اما نتیجه‌ها عکس این موضوع را نشان داد. یعنی تاک‌های تنش دیده در شرایط گلخانه‌ای نسبت به تاک‌های قرار گرفته در برابر تنش گرمایی در شرایط تاکستان مقدار فتوسنتز کمتری داشتند. علت این موضوع را می‌توان با احتمال آسیب دیدن بیشتر سیستم انتقال الکترون در فتوسنتز تاک‌های گلخانه‌ها مرتبط دانست. زیرا نتیجه‌های حاصل از اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل در تاک‌های آزمایشی نشان داد که بیشینه عملکرد کوانتومی سیستم نوری II تاک‌های قرار گرفته در شرایط تنش گرمایی در گلخانه کمتر از تاک‌های قرار گرفته در شرایط تنش گرمایی در تاکستان بود (شکل ۳). این نتیجه‌ها با گزارش‌های علمی منتشر شده در این زمینه همخوانی داشت. زیرا گزارش شده است که تنش گرمایی ملایم، نفوذپذیری تیلاکوئید و انتقال الکترون را به شدت تغییر می‌دهد (۳۹، ۴۰). این نتیجه‌ها با کاهش فعالیت انتقال الکترون فتوسنتزی مرتبط است (۲). بنابراین، این فرضیه تقویت می‌شود که به‌احتمال چرخه تنش گرمایی شدید در صبح و بهبود (بازیابی) از ساعت ۱۴ به بعد در این پژوهش نقش تنش گرمایی ملایم را در تاک‌های تنش دیده گلخانه‌ای ایفا کرده و با کاستن از فعالیت انتقال الکترون فتوسنتزی موجب کاهش بیشتر فتوسنتز این تاک‌ها در مقایسه با تاک‌های قرار گرفته در شرایط تنش تدریجی گرمایی در شرایط تاکستان شده باشد.

هم‌چنین گزارش شده است که گیاهان افزون بر دارا بودن ویژگی ذاتی تحمل گرمایی، دارای ویژگی تحمل گرمایی اکتسابی نیز می‌باشند. این نوع تحمل گرمایی، با قرار گرفتن تدریجی گیاه برای یک دوره کوتاه خوگیری در شرایط دماهای به‌نسبت بالا (البته قابل تحمل و غیرکشنده) در گیاه برانگیخته می‌شود (۲۵). هم‌چنین نشان داده شده است که خوگیری به تنش گرمایی ارتباط مستقیم به ذاتی بودن تحمل رقم در مقابل گرما ندارد به‌طوری‌که رقم سمیلون که یک رقم ذاتی حساس به گرما است، زیر شرایط خاص قابلیت کسب تحمل گرمایی و در نهایت خوگیری به شرایط گرما را دارد (۱۰). بنابراین، تاک‌های یاقوتی زیر شرایط تنش گرمایی تاکستان، در طول فصل رشد با قرار گرفتن در شرایط گرم شدن تدریجی هوا، به واسطه ویژگی تحمل گرمایی اکتسابی، با شرایط گرمای شدید تاکستان در منطقه قیر و کارزین خو گرفته‌اند. این فرایند می‌تواند یکی دیگر از دلایل برخی از تفاوت‌های مشاهده شده در تبادل‌های گازی به‌ویژه واکنش فتوسنتزی تاک‌های یاقوتی زیر تنش گرمایی شدید در شرایط گلخانه در مقایسه با شرایط تاکستان باشد. زیرا در شرایط تنش گرمایی، تغییر فرایندهای فیزیولوژیکی و زیست‌شیمیایی با تغییر بیان ژن، به‌تدریج موجب افزایش تحمل گرمایی به صورت خوگیری[۱]سازگاری می‌شود (۱۳، ۲۸).

یکی از مهمترین سازوکارهای تحمل گرمایی اکتسابی تاک‌های یاقوتی زیر تنش گرما در شرایط تاکستان را می‌توان با تولید پروتئین‌های شوک گرمایی[۲] مرتبط دانست. گزارش شده است که مهمترین جنبه مشخص شده تحمل گرمایی اکتسابی در گیاهان، تولید HSPs است (۳۲). در گیاهان در دوره فرایند خوگیری، همانند دیگر موجودهای زنده، میزان زیادی رونویسی و ترجمه پروتئین‌های شوک گرمایی انگیخته می‌شود. این پروتئین‌ها به عنوان کاپرون‌های ملکولی، برای حفاظت پروتئین‌های یاخته در مقابل واسرشته شدن غیرقابل برگشت پروتئین‌ها ناشی از تنش گرمایی و برای تسهیل در پیچش دوباره پروتئین‌های آسیب دیده از تنش گرمایی عمل می‌کنند (۴). شواهد ژنتیکی نیز نشان داده‌اند که پروتئین‌های خانواده HSP100 برای تحمل گرمایی اکتسابی در گیاهان ضروری است. با غیرفعال کردن عمل جهش‌یافته‌های HSP101 در گیاهان آرابیدوپسیس (۱۴) و ذرت (۲۹) این

۱- Acclimatization

۲- Heat shock proteins

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

گیاهان قادر به کسب تحمل گرمایی در بسیاری از مرحله‌های مختلف رشد نبودند. البته باید توجه داشت که حجم زیادی از شواهد علمی نشان می‌دهد که ساخت HSP، تنها یکی از جنبه‌های حفاظت گیاهان در مقابل آسیب‌های ناشی از تنش گرمایی است. اگرچه، تلاش‌های زیادی برای ارتباط دادن سطح‌های HSP به اختلاف رقم‌ها در برخی از گونه‌های گیاهی انجام شده است، اما بسیاری از این بررسی‌ها نتیجه‌های روشنی نداشته‌اند (۲۲). بنابراین، برای تحمل گرمایی در گیاهان، وجود ژن‌های بی ربط با HSPs بسیار ضروری هستند. هم‌چنین اطلاعات ژنتیکی نشان می‌دهند که در مرحله‌های مختلف چرخه زندگی گیاه، ژن‌های مختلفی در تحمل گرمایی مشارکت دارند و به احتمال زیاد وجود این ژن‌های مختلف برای تحمل گرمایی ذاتی و اکتسابی در گیاه ضروری می‌باشند (۲۵).

هم‌چنین برای تعیین مسیرهای فیزیولوژیکی موثر در تحمل گرمایی تعداد ۴۵ جهش‌یافته گیاه آرابیدوپسیس و یک رگه تراریخته مورد بررسی قرار گرفتند. در پایان مشخص شد که تمام جهش‌یافته‌ها سطح‌هایی از پروتئین‌های شوک گرمایی خانواده HSP 101 و پروتئین‌های شوک گرمایی کوچک (SHSP) را تولید کردند، هم‌چنین نتیجه‌های این بررسی نشان داد که علاوه بر برانگیخته شدن پروتئین‌های شوک گرمایی، مسیرهای پیام‌رسانی دیگری مانند مسیر آبسیزیک اسید، مسیر گونه‌های اکسیژن فعال و مسیر سالیسیلیک اسید در کسب تحمل گرمایی در این جهش‌یافته‌ها دخالت داشتند (۲۵). بنابراین هر کدام از عامل‌های بالا می‌توانستند در ویژگی تحمل گرمایی اکتسابی تاک‌های یاقوتی در شرایط تاکستان موثر بوده باشند، که اطلاع از جزئیات و جایگاه هر یک از این عامل‌ها نیازمند بررسی‌های فیزیولوژیک و بررسی تکمیلی در آینده می‌باشد.

قابلیت بهتر تبادل‌های گازی به‌ویژه تبادل‌های گازی مرتبط با افزایش مقدار فتوسنتز به‌ویژه کارایی کربوکسیلاسیونی (A/Ci)، کارایی مصرف آب (A/E) و کارایی واقعی مصرف آب (A/g_s)، در تاک‌های یاقوتی در شرایط تنش گرمایی تاکستان نسبت به شرایط تنش در گلخانه (شکل‌های ۱و ۲) می تواند ناشی از افزایش تدریجی تحمل گرمایی در این تاک ها باشد، زیرا گزارش شده است که توانایی گیاهان برای تبادل‌های گازی پایدار و سرعت تثبیت کربن در شرایط تنش گرمایی با تحمل گرمایی رابطه مستقیم دارد (۳۸). هدایت روزنه‌ای (gs)، غلظت CO_2 محفظه زیر روزنه (Ci) و مقدار تعرق در همه تیمارهای آزمایشی تفاوت قابل توجهی داشتند (جدول ۴) که نشان‌دهنده اثرهای گرما بر تبادل‌های گازی انگور می‌باشد. تاک‌های زیر تنش در شرایط گلخانه و پس از آن تاک‌های زیر تنش در شرایط گرمای تاکستان به‌ترتیب کمترین مقدار هدایت روزنه‌ای را نسبت به تاک‌های شاهد داشتند (شکل ۲). این نتیجه‌ها نشان دهنده اثر منفی گرما بر هدایت روزنه‌ای و رابطه مستقیم هدایت روزنه‌ای با فتوسنتز است. به‌این دلیل که گرما به طور قابل توجهی وضعیت آب گیاه، هدایت روزنه‌ای (g_s) و غلظت CO_2 محفظه زیر روزنه (Ci) را زیر تأثیر قرار می‌دهد (۱۰). تاک‌های تنش دیده در شرایط گلخانه با این‌که کمترین هدایت روزنه‌ای را داشتند اما بیشترین غلظت CO_2 محفظه زیر روزنه (Ci) در این تاک‌ها مشاهده شد. با توجه به رابطه مستقیم هدایت روزنه‌ای با فتوسنتز انتظار می‌رفت که غلظت بالای Ci در این تاک‌ها موجب بالاتر بودن فتوسنتز تاک‌های تنش دیده گلخانه‌ای نسبت به دیگر تاک‌ها باشد اما نتیجه‌ها عکس این موضوع را نشان داد که دلیل آن را می‌توان به آسیب‌های وارد آمده به دستگاه فتوسنتزی این تاک‌ها در اثر تنش گرمایی نسبت داد. زیرا با بسته شدن روزنه‌ها در شرایط دمای بالا که هنوز CO_2 محفظه زیر روزنه بالا است، یکی از نشانه‌های آسیب دیدن فتوسنتز است (۱). یعنی دستگاه فتوسنتزی تاک‌های زیر تنش در شرایط گلخانه آسیب بیشتری نسبت به دیگر تاک‌ها دیده بودند (شکل ۱) بنابراین دستگاه فتوسنتزی این تاک‌ها کارایی لازم برای استفاده از CO_2 انباشته شده در محفظه زیر روزنه را نداشت که در نهایت موجب انباشت و بالاتر بودن Ci در این تاک‌ها نسبت به Ci تاک‌های گلخانه شاهد و تاک‌های زیر تنش گرمایی در شرایط تاکستان شد (جدول ۴). هم‌چنین بالاتر بودن پارامترهای تبادل‌های گازی و به‌ویژه فتوسنتز تاک‌های یاقوتی تنش دیده در شرایط تاکستان نسبت به تاک‌های

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

جدول۴- میانگین فراسنجه‌های تبادل‌های گازی انگور یاقوتی.

Table 4. Average of gas exchange parameters for Yaghooti grapevine cultivar.

تیمارهای آزمایش Experimental treatments	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance (μ mol H_2O $m^{-2}s^{-1}$)	مقدار تعرق Transpiration rate (mmol H_2O m^{-2} s^{-1})	مقدار فتوسنتز Photosynthesis rate (μ mol CO_2 $m^{-2}.s^{-1}$)	غلظت دی‌اکسیدکربن محفظه زیر روزنه Substomatal CO_2 concentration (μ mol CO_2 m^{-2} s^{-1})	کارایی کربوکسیلاسیونی (A/Ci) Carboxylative efficiency	کارایی مصرف آب (A/E) Transpiration efficiency (μmol CO_2 $mmol^{-1}$ H_2O)	کارایی واقعی مصرف آب (A/g_s) Intrinsic transpiration efficiency (μmol CO_2 mol^{-1} H_2O)
بدون تنش در گلخانه No heat stress in greenhouse (control)	0.126	4.98	9.46	210	0.045	1.90	75
تنش ۴۵ درجه سلسیوس در گلخانه Heat stress (45°C) in greenhouse	0.052	3.82	2.00	285	0.007	0.52	39
تنش ۴۵ درجه سلسیوس در تاکستان Heat stress (45°C) under vineyard conditions	0.068	3.66	3.34	184	0.018	0.87	50

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

تنش دیده گلدانی نیز نشان داد که تبادل‌های گازی این رقم در طول فصل رشد با شرایط محیطی منطقه نیمه گرم قیر و کارزین سازگار شده بود.

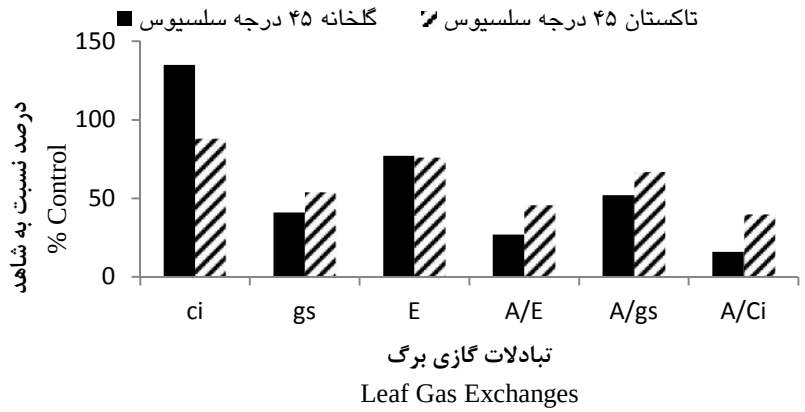

Fig. 2. Leaf gas exchanges in Yaghooti grapevine cultivar under 45°C C heat stress in greenhouse and vineyard in comparison with no heat stress conditions (control). Sub-stomatal CO_2 concentration (Ci), stomatal conductance (g_s), transpiration rate (E), transpiration efficiency (A/E), intrinsic transpiration efficiency (A/g_s) and carboxylative efficiency (A/Ci).

شکل ۲- تبادل‌های گازی برگ انگور یاقوتی در شرایط گلخانه و تاکستان با تنش گرمایی ۴۵ درجه سلسیوس در مقایسه با گلخانه بدون تنش (شاهد). غلظت CO_2 محفظه زیر روزنه (Ci)، هدایت روزنه‌ای (g_s)، تعرق (E)، کارایی مصرف آب (A/E)، کارایی واقعی مصرف آب (A/g_s)، کارایی کربوکسیلاسیونی (A/Ci).

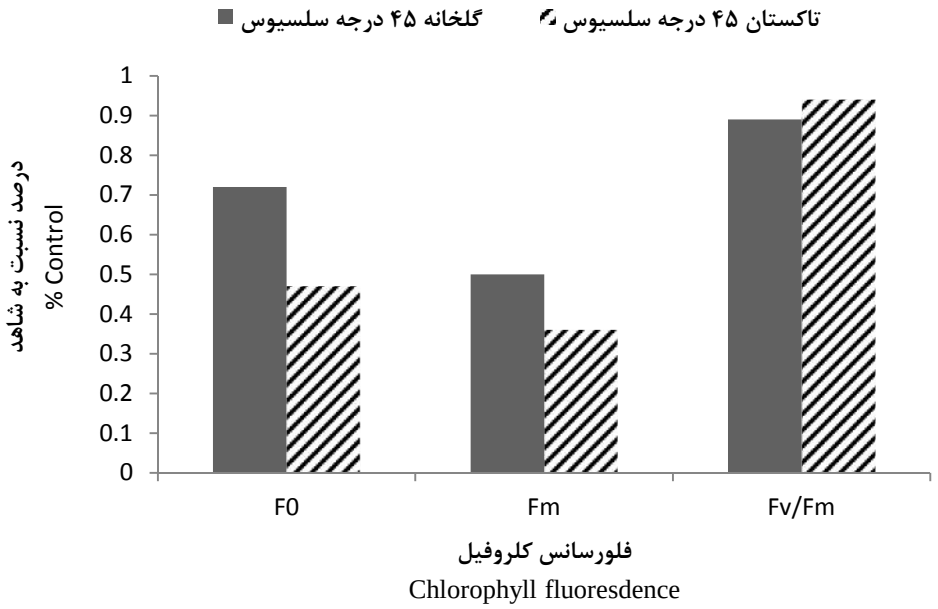

Fig. 3. Chlorophyll fluorescence in Yaghooti grapevine cultivar in comparison with no heat stress (Control). Minimum fluorescence (F0), Maximum fluorescence (Fm), Maximum quantum yield of PSII (Fv/Fm)

شکل ۳- اجزای فلورسانس کلروفیل تاک‌های یاقوتی در شرایط گلخانه و تاکستان با تنش گرمایی ۴۵ درجه سلسیوس در مقایسه با گلخانه بدون تنش (شاهد).. کمینه فلورسانس (F0)، بیشینه فلورسانس (Fm)، بیشینه عملکرد کوانتومی سیستم نوری II (Fv/Fm).

تنش‌های محیطی موجب افزایش F0 و کاهش Fv/Fm می‌شوند که نشان‌دهنده گسستگی رنگدانه‌های برداشت نور از مجموعه سیستم نوری II می‌باشد و منجر به کاهش عملکرد کوانتومی سیستم نوری II می‌شود (۲۱، ۳۵).

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

قضاوت در مورد تعیین بیشینه عملکرد کوانتومی سیستم نوری II در گیاهان با اندازه‌گیری Fv/Fm انجام می‌شود (۳، ۲۰). ارتباط بیشتر کاهش فتوسنتز رقم‌های انگور در شرایط تنش گرمایی با شاخص فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) در مقایسه با هدایت روزنه‌ای و هم‌چنین ارتباط نزدیک شاخص فلورسانس کلروفیل برگ با افزایش تحمل به گرما در رقم‌های انگور گزارش شده است (۱۷). نتیجه‌های این پژوهش به‌دلیل وجود کارایی فتوشیمیایی سیستم نوری II (Fv/Fm) و مقدار فتوسنتز بالاتر تاک‌های یاقوتی زیر تنش گرمایی در شرایط تاکستان نسبت به تاک‌های زیر تنش گرمایی در شرایط گلخانه با نتیجه‌های کدیر (۱۷) همسو بود که می‌تواند نشان‌دهنده اثرهای شرایط آب و هوایی فصل رشد تاک‌ها بر کسب تحمل گرمایی در رقم یاقوتی نسبت به تاک‌های زیر تنش گرمایی در شرایط گلخانه باشد. در گونه‌های درختان منطقه‌های معتدله شمالی گزارش شده است که در صورتی‌که نسبت Fv/Fm در گستره ۰/۷۶۰ تا ۰/۸۳۰ باشد، عملکرد کوانتومی سیستم نوری II در گستره عالی قرار دارد و اگر این مقدار در گستره ۰/۷۰۰ تا ۰/۷۶۰ باشد یعنی عملکرد کوانتومی سیستم نوری II در گستره خوب قرار دارد (۵). در این پژوهش مقدار فتوسنتز تاک‌های زیر تنش گرمایی در گلخانه و تاکستان به شدت کاهش داشت که به همین نسبت نیز عملکرد کوانتومی سیستم نوری II در این تاک‌ها کاهش یافت که با نتیجه‌های منتشر شده در این زمینه همخوانی دارد. گزارش شده است که فعالیت سیستم نوری II زیر شرایط گرمایی به‌شدت کاهش می‌یابد و یا حتی متوقف می‌شود و کلروپلاست، سوخت‌وساز کربن استروما و واکنش‌های فتوشیمیایی در لاملای تیلاکوئید به‌عنوان محل‌های اولیه آسیب‌های ناشی از تنش گرمایی عنوان شده‌اند (۳۴). با این‌که در این پژوهش مقدار Fv/Fm در تاک‌های یاقوتی زیر تنش گرمایی نسبت به شاهد کاهش نشان داد اما در نهایت عملکرد کوانتومی سیستم نوری II در این تاک‌ها در گستره خوب قرار گرفت. با این تفاوت که عملکرد کوانتومی سیستم نوری II در تاک‌های زیر تنش در شرایط گلخانه شدیدتر و به آستانه نامناسب Fv/Fm نزدیکتر بود (شکل ۳). بررسی روند کاهش فلورسانس کلروفیل در تاک‌های یاقوتی زیر تنش گرمایی نشان داد که کاهش فتوسنتز در این تاک‌ها در شرایط گرما می‌تواند بیشتر به محدودیت روزنه‌ای و کاهش فعالیت آنزیم روبیسکو ناشی از تنش گرمایی، به‌دلیل مختل شدن فعالیت آنزیم روبیسکو آکتیواز مرتبط باشد (۱۱، ۱۹، ۳۰) و صدمه دیدن سیستم انتقال الکترون فتوسنتزی در اثر گرما نقش کمتری در این وضعیت ایفا کرده است. اما در عمل، غیرفعال شدن روبیسکو و معیوب شدن انتقال الکترون به‌ظاهر در یک دامنه دمایی مشابه اتفاق می‌افتد. به‌همین دلیل تعیین نقطه عطف بین برگشت پذیر یا برگشت ناپذیری اثر دما روی فتوسنتز را دشوار می‌کند (۲۵).

هرچند که نتیجه‌های این پژوهش و اندازه‌گیری‌های مزرعه‌ای تأیید می‌کند که مقدار فتوسنتز در تاک‌های قرار گرفته در برابر دمای‌های بالا کاهش می‌یابد (۱۱، ۱۲، ۳۵)، اما لازم است که بین اعمال تیمارهای تنش دمایی کوتاه مدت (۱۲، ۱۵) در مقایسه با تاک‌های رشد کرده در محیطی که در طول فصل رشد در برابر دماهای بالا قرار دارند (۶، ۳۶)، تمایز قائل شد. به عبارت دیگر، همان‌طور که نتیجه‌های این پژوهش تفاوت قابل توجهی در واکنش فیزیولوژیک (هم از نظر تبادل‌های گازی و هم فلورسانس کلروفیل) تاک‌های گلدانی یاقوتی در شرایط گلخانه با تاک‌های کاشته شده در تاکستان را نشان داد (جدول ۴ و شکل‌های ۱، ۲ و ۳)، انجام آزمایش‌های مرتبط با تنش گرمایی در انگور در شرایط گلخانه قابلیت لازم برای تعمیم نتیجه‌های حاصل به شرایط تاکستان را ندارند. زیرا واکنش دمایی فتوسنتزی هر رقم انگور در طول فصل رشد با شرایط مختلف رشد آن رقم سازگار می‌شود اما در گلخانه شرایط لازم برای تکمیل بسیاری از فرایندهای مرتبط با تحمل گرمایی در تاک‌ها فراهم نمی‌شود. این نتیجه‌ها با منابع علمی منتشر شده در این زمینه همخوانی دارد، برای مثال گزارش شده است که انگورهای گلدانی سلطانی و سمیلون در شرایط گلخانه واکنش فتوسنتزی مشابه داشتند. این در حالی بود که دمای بهینه فتوسنتز برای تاک‌های سلطانی در شرایط تاکستان ۳۰ درجه سلسیوس و تاک‌های سمیلون ۲۵ درجه سلسیوس گزارش

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

شده است (۲۳). این نشان می‌دهد که واکنش فیزیولوژیک هر رقم انگور در طول فصل رشد با شرایط مختلف محیطی رشد آن رقم سازگار شده است. این موضوع در دیگر گونه‌ها نیز گزارش شده است (۸).

نتیجه گیری

نتیجه‌های این پژوهش نشان داد که رفتار تبادل‌های گازی و فتوسنتز انگورهای یاقوتی در شرایط گلخانه و تاکستان متفاوت بود و تنش گرمایی موجب کاهش شدید فتوسنتز در تاک‌های انگور شد. کاهش فتوسنتز تاک‌های زیر تنش گرمایی در شرایط تاکستان کمتر از شدت آن در تاک‌های گلدانی زیر تنش گرمایی در شرایط گلخانه بود. هم‌چنین عملکرد کوانتومی سیستم نوری II در تاک‌های زیر تنش در شرایط گلخانه پایین تر و به آستانه نامناسب Fv/Fm نزدیک‌تر بود. واکنش فیزیولوژیک مناسب تاک‌های زیر تنش گرمایی در شرایط تاکستان را این‌گونه می‌توان تفسیر کرد که به‌دلیل افزایش تدریجی گرما در محیط تاکستان در طول فصل رشد، تاک‌های این رقم با شرایط گرما خو گرفتند. این نتیجه می‌تواند نشان دهنده غالبیت خاصیت اکتسابی در مقایسه با ذاتی بودن تحمل گرمایی فتوسنتز در رقم یاقوتی باشد. هم‌چنین نتیجه‌ها نشان داد که انجام آزمایش‌های مرتبط با تنش گرمایی در انگور در شرایط گلخانه قابلیت لازم برای تعمیم نتیجه‌های حاصل به شرایط تاکستان را ندارند. زیرا واکنش دمایی فتوسنتزی هر رقم انگور در طول فصل رشد با شرایط مختلف رشد آن رقم سازگار می‌شود اما در گلخانه شرایط لازم برای تکمیل بسیاری از فرایندهای مرتبط با تحمل گرمایی در تاک‌ها فراهم نمی شود.

منابع References

1. Ashraf, M. and M. Hafeez. 2004. Thermotolerance of pearl millet and maize at early growth stages: Growth and nutrient relations. Biol. Plant. 48:81–86.
2. Briantais J.M., J. Dacosta, Y. Goulas, J.M. Ducruet and I. Moya. 1996. Heat stress induced in leaves an increase of the minimum level of chlorophyll fluorescence, F0: a time-resolved analysis. Photosynth. Res. 48:189–196.
3. Björkman, O. and B. Demmig. 1987. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origin. Planta. 170:489–504.
4. Boston, R.S, P.V. Viitanen and E. Vierling. 1996. Molecular chaperones and protein folding in plants. Plant. Mol. Biol. 32:191–222
5. DeEIl J.R. and P.M.A. Toivonen. 2003. Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology. Springer Science and Business Media New York, p. 269.
6. Dillaway, D.N. and E.L. Kruger. 2010. Thermal acclimation of photosynthesis a comparison of boreal and temperate tree species along a latitudinal transect. Plant Cell Environ. 33:888–899.
7. Ferrini, F., G.B. Mattii and F.P. Nicese. 1995. Effect of temperature on key physiological responses of grapevine leaf. Amer. J. Enol. Vitic. 46:375-379
8. Ferrar, P.J., R.O. Slatyer and J.A. Vranjic. 1989. Photosynthetic temperature acclimation in Eucalyptus species from diverse habitats, and a comparison with *Nerium oleander*. Aust. J. Plant Physiol. 16:199–217.
9. Greer D.H. and C. Weston. 2010. Heat stress affects flowering, berry growth, sugar accumulation and photosynthesis of *Vitis vinifera* cv. Semillon grapevines grown in a controlled environment. Funct. Plant Biol. 37:206-214.

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

10. Greer, D.H. and M.M. Weedon. 2012. Modeling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate. Plant, Cell Environ. 35:1050–1064.
11. Haldimann, P. and U. Feller. 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 Environ. 27:1169–1183.
12. Haldimann, P. and U. Feller. 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 Environ. 28:302–317.
13. Hasanuzzaman, M., M.A. Hossain and M. Fujita. 2010. Physiological and biochemical mechanisms of nitric oxide induced abiotic stress tolerance in plants. Amer. J. Plant Physiol. 5:295–324.
14. Hong, S.W. and E. Vierling. 2001. Hsp101 is necessary for heat tolerance but dispensable for development and germination in the absence of stress. Plant J. 27:25–35.
15. Hüve, K., I. Bichele, B. Rasulov and U. Ninemets. 2011. When is it too hot for photosynthesis: heat induced instability of photosynthesis in relation to respiratory burst, cell permeability changes and H_2O_2 formation. Plant, Cell Environ. 34:113–126.
16. Jones, G.V., E. Duchêne, D. Tomasi, J. Yuste, O. Braslavska, H.R. Schultz, C. Martenez, S. Boso, F. Langellier, C. Perruchot and G. Guimberteau. 2005a. Changes in European winegrape phenology and relationships with climate. Proc. XIV GESCO Symposium, Geisenheim, Germany, pp.54-61.
17. Kadir, S. 2006. Thermostability of photosynthesis of *Vitis aestivalis* and *V. vinifera*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 131:476-483.
18. Kenny, G.J. and P.A. Harrison. 1992. The effects of climate variability and change on grape suitability in Europe. J. Wine Res. 3:163–183.
19. Kim K. and A.R. Jr Portis. 2005. Temperature dependence of photosynthesis in Arabidopsis plants with modifications in Rubisco activase and membrane fluidity. Plant Cell Physiol. 46:522–530.
20. Kitajima, M. and W.L. Butler. 1975. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. Bioch. Biophys. Acta 376:105–115.
21. Kitao, M., T.T. Lei, T. Koike, H. Tobita and Y. Maruyama. 2000. Susceptibility to phtoinhbition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. Plant Cell Environ. 23:81-89.
22. Klueva, N.Y., E. Maestri, N. Marmiroli and H.T. Nguyen.2001. Mechanisms of thermotolerance in crops. In AS Basra Ed. Crop Responses and Adaptations to Temperature Stress. Food Products Press, Binghamton, NY, pp 177–217
23. Kriedemann, P.E. 1968. Photosynthesis in vine leaves as a function of light intensity, temperature and leaf age. Vitis, 7:213–220.
24. Lang, N.S., R.L. Wample, R. Smithyman, and L. Mills. 1998. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence in blackleaf-affected concord leaves. Amer. J. Enol. Vitic. 49:367-374.
25. Larkindale, J., D.J. Hall, M.R. Knight and E. Vierling. 2005. Heat stress phothosynthesis of Arabidopsis mutants implicate multiple signaling pathways in acquisition of thermotolerance. Plant Phsiol. 138:882-397.
26. Luo, H.B., M. Ling, H.F. Xi, W. Duan, S.H. Li, W. Loescher, and J.F. Wang. 2011. Photosynthetic responses to heat treatments at different temperatures and following recovery in grapevine (*Vitis amurensis* L.) leaves. PLOS ONE, 6, 23033.

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

27. Magalhães N.P. 2008. Tratado de viticultura—a videira, a vinha e o ‘terroir’. Chaves Ferreira Publicações, Lisboa, 608 p.
28. Moreno A.A. and A. Orellana. 2011. The physiological role of the unfolded protein response in plants. Biol. Res. 44:75–80.
29. Nieto-Sotelo J, K.B. Kannan, L.M. Martinez and C. Segal. 1999. Characterization of a maize heat-shock protein 101 gene, HSP101, encoding a ClpB/Hsp100 protein homologue. Gene, 230:187–195
30. Salvucci, M.E. and S.J. Crafts-Brandner. 2004. Inhibition of photosynthesis by heat stress: The activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. Physiol. Plant.120:179-186
31. Stafne, E.T., J.R. Clark and C.R. Rom. 2001. Leaf gas exchange response of 'Arapaho' blackberry and six red raspberry cultivars to moderate and high temperatures. HortScience, 36:880–883.
32. Vierling E. 1991. The roles of heat shock proteins in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42:579–620
33. Wahid, A., S. Gelani, M. Ashraf and M.R. Foolad. 2007. Heat tolerance in plants: An overview. Environ. Exp. Bot 61:199–223.
34. Wang L.J, W. Loescher, W. Duan, W.D Li, S.H Yang and S.H. Li. 2009. Heat acclimation induced acquired heat tolerance and cross adaptation in different grape cultivars: relationships to photosynthetic energy partitioning. Func. Plant Biol. 36:516–526.
35. Wise, P.R., A.J. Olson, S.M. Schrader, and T.D. Sharkey. 2004. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. Plant Cell Environ. 27:717 – 724.
36. Xu, L. and D.D. Baldocchi.2003. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance in blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged drought and high temperature. Tree Physiol. 23:865–877.
37. Yamori, W., K. Noguchi and I. Terashima. 2005. Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analysis of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. Plant Cell Environ. 25:536-547.
38. Yang, X., X. Chen, Q. Ge, B. Li, Y. Tong, A. Zhang, Z. Li, T. Kuang and C. Lu.2006. Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: A comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions. Plant Sci. 171:389–397.
39. Zhang R. and T.D. Sharkey. 2009. Photosynthetic electron transport and proton flux under moderate heat stress. Photosynth. Res. 100:29–43.
40. Zhang R., J.A. Cruz, D.M. Kramer, M.E. Magallanes-Lundback, D. DellaPenna and T.D. Sharkey. 2009. Moderate heat stress reduces the pH component of the transthylakoid proton motive force in light-adapted, intact tobacco leaves. Plant Cell Environ. 32:1538–1547.

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]

Iranian Journal of Horticultural Science and Technology 18 (3): 237 - 250 (2017)

Leaf Gas Exchange and Chlorophyll Fluorescence in Yaghooti Grapevine under Heat Stress Conditions in Greenhouse and Vineyard

M.J. Karami, S. Eshghi* and E. Tafazoli[1]

This research compares leaf gas exchange behavior and chlorophyll fluorescence parameters of Yaghooti grapevine cultivar under three conditions for two years including severe heat stress in greenhouse (45±1 °C), greenhouse with normal conditions (28±1°C), and severe heat stress in vineyards of Ghir-o-Karzin (a semi-warm region in Fars province). Leaf gas exchange parameters including photosynthesis rate (A), stomatal conductance (g_s), sub-stomatal CO_2 concentration (Ci), transpiration rate (E), and chlorophyll fluorescence (Fv/Fm) were measured. Moreover, transpiration efficiency (A/E), intrinsic transpiration efficiency (A/g_s) and carboxylative efficiency (A/Ci) were estimated. Results showed significant differences among all treatments for all gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters. The most photosynthesis rate (9.6 µmol CO_2 m^2s^{-1}) was found for vines grown under normal greenhouse condition. In vines subjected to heat stress in both greenhouse and vineyard conditions, a sharp decrease in photosynthesis rate and Fv/Fm was observed. Photosynthesis rate (3.34 µmol CO_2 m^2s^{-1}) in vines subjected to heat stress under vineyard conditions was significantly higher than that of potted vines (2.00 µmol CO_2 m^2s^{-1}) subjected to heat stress in greenhouse conditions. These results revealed that gas exchange behavior of Yaghooti vines against heat stress under vineyard conditions was different from gas exchange behavior in potted vines grown under heat stress in greenhouse conditions. It seems that the photosynthetic heat response of Yaghooti grapevine cultivar was acclimated to heat stress conditions during different growth stages. In other word, Yaghooti have an ability to acquire tolerance to heat stress (acquired thermotolerance).

Keywords: Acclimation, Acquired thermotolerance, Basal thermotolerance, Photosynthesis.

1. Former Ph.D. Student of Horticultural Science and Assistant Professor of Seed and Plant Improvement Research Department, Fars Agricultural and Natural Resources Research and Education Center and Professors of Department of Horticultural Science, School of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran

* Corresponding author, Email: (eshghi@shirazu.ac.ir).

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-06-11]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1396.18.3.2.9]