



**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΔΥΤΙΚΗΣ ΑΤΤΙΚΗΣ
ΣΧΟΛΗ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ ΤΡΟΦΙΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ ΟΙΝΟΥ, ΑΜΠΕΛΟΥ ΚΑΙ ΠΟΤΩΝ**

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

**ΟΙ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΕΣ ΑΠΟΚΡΙΣΕΙΣ
ΤΩΝ ΦΥΛΛΩΝ ΤΟΥ ΑΜΠΕΛΙΟΥ
ΥΠΟ ΤΗΝ ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΥΨΗΛΩΝ ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΩΝ**

ΜΑΥΡΟΚΩΣΤΑ ΜΑΡΙΑ

ΑΜ: 131068

**Επιβλέπων/-ουσα
Ονοματεπώνυμο:**

ΚΟΡΚΑΣ ΗΛΙΑΣ

ΑΘΗΝΑ, 2021

ΔΗΛΩΣΗ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗΣ ΕΠΙΤΡΟΠΗΣ

Οι υπογράφωντες δηλώνουμε ότι έχουμε εξετάσει τη διπλωματική εργασία με τίτλο «**Οι φωτοσυνθετικές αποκρίσεις των φύλλων του αμπελιού υπό την επίδραση υψηλών θερμοκρασιών**» που παρουσιάστηκε από τον/την **ΜΑΥΡΟΚΩΣΤΑ ΜΑΡΙΑ** και βεβαιώνουμε ότι γίνεται δεκτή.

Ψηφιακή Υπογραφή Επιβλέποντα Καθηγητή (1^ο Μέλους Επιτροπής)	
Ψηφιακή Υπογραφή Καθηγητή (2^ο Μέλους Επιτροπής)	
Ψηφιακή Υπογραφή Καθηγητή (3^ο Μέλους Επιτροπής)	

ΔΗΛΩΣΗ ΣΥΓΓΡΑΦΕΑ ΠΤΥΧΙΑΚΗΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ

Η κάτωθι υπογεγραμμένη **ΜΑΥΡΟΚΩΣΤΑ ΜΑΡΙΑ** του Νικολάου με αριθμό μητρώου 131068, φοιτήτρια του Πανεπιστημίου Δυτικής Αττικής της Σχολής Επιστήμων Τροφίμων, του Τμήματος Επιστημών Οίνου, Αμπέλου και Ποτών, δηλώνω υπεύθυνα ότι:

«Είμαι συγγραφέας αυτής της πτυχιακής εργασίας και ότι κάθε βοήθεια την οποία είχα για την προετοιμασία της είναι πλήρως αναγνωρισμένη και αναφέρεται στην εργασία. Επίσης, οι όποιες πηγές από τις οποίες έκανα χρήση δεδομένων, ιδεών ή λέξεων, είτε ακριβώς είτε παραφρασμένες, αναφέρονται στο σύνολό τους, με πλήρη αναφορά στους συγγραφείς, τον εκδοτικό οίκο ή το περιοδικό, συμπεριλαμβανομένων και των πηγών που ενδεχομένως χρησιμοποιήθηκαν από το διαδίκτυο. Επίσης, βεβαιώνω ότι αυτή η εργασία έχει συγγραφεί από μένα αποκλειστικά και αποτελεί προϊόν πνευματικής ιδιοκτησίας τόσο δικής μου, όσο και του Ιδρύματος.

Παράβαση της ανωτέρω ακαδημαϊκής μου ευθύνης αποτελεί ουσιώδη λόγο για την ανάκληση του πτυχίου μου».

Ονοματεπώνυμο & Υπογραφή Συγγραφέα Πτυχιακής Εργασίας

ΜΑΥΡΟΚΩΣΤΑ ΜΑΡΙΑ

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Έχει εκτιμηθεί ότι η κλιματική αλλαγή, από την άποψη των αλλαγών στα πρότυπα θερμοκρασίας και βροχόπτωσης, θα έχει σημαντικές επιπτώσεις στις επόμενες δεκαετίες στην αμπελουργική ζώνη της Ευρώπης.

Η θερμική αύξηση μπορεί να συμβάλει στη μετατόπιση μιας αμπελουργικής περιοχής πάνω από το μέγιστο θερμικό όριο, βάση του οποίου διασφαλίζεται η ποιότητα του κρασιού. Ως συνέπεια των κλιματικών αλλαγών, είναι πιθανό οι ποικιλίες που φυτεύονται επί του παρόντος να μην είναι ικανές να φτάσουν στο τέλος της ανάπτυξης του κύκλου υπό τις ίδιες συνθήκες στο μέλλον. Η αύξηση της μέσης θερμοκρασίας κατά την καλλιεργητική περίοδο είναι πιθανό να έχει αρνητικές επιπτώσεις στην απόδοση και στην ποιότητα των καλλιεργειών, ενώ ακόμα και σύντομα επεισόδια ακραίων θερμοκρασιών αναμένεται να είναι ακόμη πιο επιζήμια, ιδιαίτερα στα βασικά φαινολογικά στάδια της ανάπτυξης των φυτών.

Λέξεις κλειδιά: Αμπέλι, Φωτοσύνθεση, Υψηλές θερμοκρασίες

ABSTRACT

It has been estimated that climate change, in terms of changes in temperature and rainfall patterns, will have significant implications for the coming decades in Europe's wine - growing zone.

The thermal increase can contribute to the displacement of a wine region above the maximum thermal limit, based on which the quality of the wine is ensured. As a consequence of climate change, it is possible that the varieties currently being planted will not be able to reach the end of the growing cycle under the same conditions in the future. An increase in average temperature during the growing season is likely to have a negative effect on crop yield and quality, and even brief episodes of extreme temperatures are expected to be even more damaging, especially in the basic phenological stages of plant growth.

Keywords: Vine, Photosynthesis, High temperatures

Αφιέρωση

Στην οικογένειά μου

Ευχαριστίες

Στο σημείο αυτό θα ήθελα να ευχαριστήσω από καρδιάς, την οικογένειά μου για την αμέριστη συμπαράστασή τους, όλα τα έτη των σπουδών μου, καθώς και στον καθηγητή μου Κόρκα Ηλία, ο οποίος με βοήθησε στην διεκπεραίωση της εργασίας αυτής, με τις χρήσιμες συμβουλές και την καθοδήγησή του.

Πίνακας περιεχομένων

1	ΕΙΣΑΓΩΓΗ	1
2	ΚΛΙΜΑΤΙΚΗ ΑΛΛΑΓΗ ΚΑΙ ΑΜΠΕΛΙ	2
3	ΥΨΗΛΕΣ ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΕΣ ΚΑΙ ΑΜΠΕΛΙ	4
4	ΥΨΗΛΕΣ ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΕΣ ΚΑΙ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗ	8
4.1	Η φωτοσύνθεση	8
4.2	Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα των φύλλων του αμπελιού	11
5	Συμπεράσματα	38
5	Βιβλιογραφία	44

1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι πρακτικές που χρησιμοποιούνται για την καλλιέργεια των ποικιλιών του αμπελιού (π.χ. κλάδεμα, κόψιμο, αραίωση) και η θερμοκρασία επηρεάζουν το τελικό προϊόν των σταφυλιών. Η θερμοκρασία χρησιμοποιείται ως παράγοντας για την πρόβλεψη διαφορών στην ανάπτυξη μεταξύ των ποικιλιών.

Η παρούσα εργασία έχει ως σκοπό την παρουσίαση της επίδρασης υψηλών θερμοκρασιών στις φωτοσυνθετικές αποκρίσεις των φύλλων του αμπελιού. Μέσα από άρθρα της διεθνούς και ελληνικής βιβλιογραφίας αναζητήθηκαν μελέτες, που εξηγούν τον τρόπο με τον οποίο, οι υψηλές θερμοκρασίες επιδρούν στις φωτοσυνθετικές αποκρίσεις των φύλλων του αμπελιού. Συγκεκριμένα, η εργασία αποτελείται από 1 κεφάλαιο στο οποίο αναλύονται όλες εκείνες οι μεταβλητές που επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση της καλλιέργειας του αμπελιού και η επίδραση που έχουν οι υψηλές θερμοκρασίες στις φωτοσυνθετικές αποκρίσεις των φύλλων του αμπελιού.

Ακολουθούν τα συμπεράσματα και η βιβλιογραφία που χρησιμοποιήθηκε για την ολοκλήρωση της εργασίας αυτής.

2 ΚΛΙΜΑΤΙΚΗ ΑΛΛΑΓΗ ΚΑΙ ΑΜΠΕΛΙ

Οι προβλέψεις για την κλιματική αλλαγή του 21ου αιώνα έχει εκτιμηθεί ότι εμφανίζει σημαντικές επιπτώσεις, από την άποψη των αλλαγών στα πρότυπα θερμοκρασίας και βροχόπτωσης (Meehl et al. 2007), τα οποία μπορεί να διαφοροποιήσουν σημαντικά την τρέχουσα αμπελουργική ζώνη στην Ευρώπη (Malheiro et al. 2010). Πρόσφατες μελέτες στην Πορτογαλία (Fraga et al. 2012) και τη Γαλλία (Duchene & Schneider, 2005), έδειξαν ότι η θερμοκρασία παρουσιάζει αύξηση με αποτέλεσμα να επηρεάζονται οι καλλιέργειες. Στις Ηνωμένες Πολιτείες, την Αυστραλία και την Ισπανία, οι Jones et al. (2005) έχουν παρατηρήσει επίσης αύξηση της μέσης θερμοκρασίας στην περίοδο αδράνειας. Προκειμένου να κατανοήσουμε την συνέπεια αυτών των τροποποιήσεων στη φαινολογία των σταφυλιών, τα αποτελέσματα της κλιματικής αλλαγής στις εκφράσεις της φαινολογικής φάσης έχουν μελετηθεί σε μεγάλο βαθμό τα τελευταία χρόνια. Στη Γαλλία, στην αμπελουργική περιοχή Gironde, καταγράφηκε πρόοδος των φαινολογικών φάσεων των ποικιλιών Merlot και Cabernet Sauvignon από το 1990 (Bois, 2007). Ομοίως, οι Saladié et al. (2007) παρατήρησαν μια πρωίμηση της ημερομηνίας έναρξης της συγκομιδής της ποικιλίας Macabeo κατά την περίοδο 1971-2006 ότι σχετίζεται με την αύξηση της ελάχιστης και μέγιστης θερμοκρασίας κατά τη διάρκεια της περιόδου ανάπτυξης, μεταξύ Απριλίου και Αυγούστου. Οι Rochard et al. (2006) έχουν εκτιμήσει ότι η συγκομιδή των σταφυλιών πραγματοποιείται ένα μήνα νωρίτερα στη Γαλλία τα τελευταία 50 χρόνια και στην Ευρώπη 17 ημέρες νωρίτερα (Jones et al., 2005).

Ο Jones (2007) υποστηρίζει ότι η κλιματική αλλαγή θα μπορούσε να αλλάξει σημαντικά την κατανομή των αμπέλων στις αμπελουργικές περιοχές. Για το λόγο αυτό, η μέση θερμοκρασία της καλλιεργητικής περιόδου χρησιμοποιείται για τον προσδιορισμό της δυνατότητας ωρίμανσης των σταφυλιών για την παραγωγή οίνων με ποιότητα και, κατά συνέπεια, διακρίνοντας δροσερές, ενδιάμεσες, εύκρατες και θερμές περιοχές. Έτσι, η θερμική αύξηση μπορεί να συμβάλει στη μετατόπιση μιας αμπελουργικής περιοχής πάνω από το μέγιστο θερμικό όριο, βάσει του οποίου διασφαλίζεται η ποιότητα του κρασιού. Ο García (2010), υιοθετεί μια προσέγγιση μοντελοποίησης καλλιεργειών ώστε να αξιολογήσει τον αντίκτυπο της κλιματικής αλλαγής στα σταφύλια σε δύο διαφορετικές περιοχές στη Γαλλία.

Στην Ιταλία, οι Moriondo et al., (2015) και οι Bindi & Olesen (2011), έχουν υπογραμμίσει τη σχέση μεταξύ της πιθανής αύξησης της θερμοκρασίας λόγω των διαφορετικών κλιματικών σεναρίων και της πρόβλεψης των φάσεων θραύσης και συγκομιδής που προκαλούν σημαντική μείωση ολόκληρου του κύκλου ανάπτυξης. Επιπλέον, η αύξηση της θερμοκρασίας εξαρτάται από άλλα κλιματικά συστατικά και τη συχνότητά τους, όπως τα κύματα θερμότητας,

η περίοδος ξηρασίας και η έκρηξη του νέφους (Guido, 2015). Ως συνέπεια των κλιματικών αλλαγών, είναι πιθανό οι ποικιλίες που φυτεύονται επί του παρόντος να μην είναι ικανές να φτάσουν στο τέλος της ανάπτυξης του κύκλου υπό τις ίδιες συνθήκες στο μέλλον. Στη συνέχεια, η κατανόηση του τρόπου με τον οποίο η θερμοκρασία επηρεάζει το χρονοδιάγραμμα του *V. vinifera* L., τόσο σε φάσεις βλαστικής όσο και αναπαραγωγικής ανάπτυξης, είναι αποφασιστικής σημασίας (Parker, 2011). Για το λόγο αυτό, αναπτύχθηκαν πολλά φαινολογικά μοντέλα.

Τα φαινολογικά μοντέλα που χρησιμοποιούνται στην αγρο-μετεωρολογία επιτρέπουν την προσομοίωση του κύκλου ανάπτυξης διαφορετικών καλλιεργειών, ξεκινώντας από τις κλιματολογικές και μετεωρολογικές πληροφορίες. Τα φαινολογικά μοντέλα προσομοιώνουν τη δυναμική των μπουμπουκιών ανάλογα με την τάση της θερμοκρασίας ψύξης, μια περίοδο έναρξης με χαμηλή θερμοκρασία και, μετά από αυτή, μια περίοδο κατά την οποία ικανοποιείται η απαίτηση θερμότητας (Spanna et al., 2005).

Σε σχέση με την προσομοίωση του ρυθμού ανάπτυξης της αμπέλου και της φαινολογίας, αρκετοί συγγραφείς έχουν συνεισφέρει με διαφορετικά μοντέλα: Ειδικότερα, οι Bindí et al. (1997a; 1997b) παρουσίασαν ένα απλό μοντέλο που επιτρέπει την περιγραφή της ανάπτυξης και της απόδοσης της αμπέλου, σύμφωνα με την ανάπτυξη των φύλλων, τη συσσώρευση της βιομάζας και τις διαδικασίες ανάπτυξης των καρπών. Οι Caffarra & Eccel, (2010) δοκίμασαν τρία διαφορετικά φαινολογικά μοντέλα σε τέσσερις κύριες φάσεις της ανθοφορίας, της ποικιλίας Chardonnay. Οι Parker et al. (2013) ανέπτυξαν ένα γενικό φαινολογικό μοντέλο που χαρακτηρίζει το χρονοδιάγραμμα της ανθοφορίας. Γενικά, η απόκριση της αμπέλου στη μεταβολή της θερμοκρασίας αντιπροσωπεύεται από γραμμικές ή μη γραμμικές αθροίσεις θερμότητας (Gladstones, 1992). Τα γραμμικά μοντέλα χρησιμοποιούν ένα άθροισμα θερμοκρασιών πάνω από μια βασική θερμοκρασία που αντιστοιχεί σε μια σταθερή ημέρα του έτους, κάτι που είναι χρήσιμο να προβλέψει την εμφάνιση του επόμενου φαινολογικού σταδίου (Hall & Jones, 2010). Από την άλλη πλευρά, τα μη γραμμικά μοντέλα λαμβάνουν υπόψη ένα όριο θερμοκρασίας, τη βέλτιστη θερμοκρασία, πάνω και κάτω από την οποία η ανάπτυξη των φυτών είναι περιορισμένη (García et al., 2010).

3 ΥΨΗΛΕΣ ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΕΣ ΚΑΙ ΑΜΠΕΛΙ

Η θερμοκρασία είναι ένας πρωταρχικός περιβαλλοντικός παράγοντας που παίζει βασικό ρόλο στην επίδραση πολλών φυσιολογικών διεργασιών των φυτών, όπως φαινολογία, φυτική ανάπτυξη, ανθοφορία και ανάπτυξη φρούτων, ανάπτυξη καλλιεργειών, απόδοση και ποιότητα. Η σχετικά πρόσφατη τάση για υψηλότερες μέσες θερμοκρασίες καλλιεργητικής περιόδου σε premium αμπελουργικές περιοχές παγκοσμίως έχει αυξήσει τη σημασία της κατανόησης των αμπελουργικών συνεπειών αυτών των μεταβολών θερμοκρασίας (Schultz, 2000; Soar et al., 2008; Webb et al., 2007). Όταν μια ακραία θερμοκρασία (μέγιστες ημερήσιες θερμοκρασίες μεγαλύτερες από 35° C) συμπεριλήφθηκε σε μια μελέτη που προέβλεπε τις επιπτώσεις της μελλοντικής αλλαγής του κλίματος στην παραγωγή αμπέλου στις Ηνωμένες Πολιτείες, περιοχές που σήμερα είναι οριακά κατάλληλες για την παραγωγή αμπέλου, σχεδόν εξαλείφθηκαν ενώ η έκταση της καλλιέργειας σταφυλιών στις συγκεκριμένες περιοχές μειώθηκε έως και 81% (White et al., 2006). Ενώ η αύξηση της μέσης θερμοκρασίας στην καλλιεργητική περίοδο είναι πιθανό να έχει αρνητικές επιπτώσεις στην απόδοση και την ποιότητα των καλλιεργειών, σύντομα επεισόδια ακραίων θερμοκρασιών αναμένεται να είναι ακόμη πιο επιζήμια ιδιαίτερα στα βασικά φαινολογικά στάδια της ανάπτυξης των φυτών (Pagay & Collins, 2017).

Μελέτες για την αναπαραγωγική ανάπτυξη των αμπέλων σε ελεγχόμενα περιβάλλοντα έχουν δείξει ότι οι υψηλές θερμοκρασίες είναι επιζήμιες για την αναπαραγωγική απόδοση και κατά συνέπεια την απόδοση. Συγκρίνοντας τις εκθέσεις πριν και μετά την ανάπτυξη με αυξημένες θερμοκρασίες (> 30 ° C) για περίπου δύο εβδομάδες ανά περίοδο, οι Petrie & Clingeleffer (2005) διαπίστωσαν ότι ο αριθμός των λουλουδιών ανά ταξιανθία ήταν 18% χαμηλότερος από ό, τι σε συνθήκες περιβάλλοντος, ως αποτέλεσμα της θερμικής επεξεργασίας, όπου παρατηρήθηκε μείωση κατά 15%. Παρόμοια αποτελέσματα ελήφθησαν από τους Keller et al. (2010), οι οποίοι βρήκαν σχεδόν στο ένα τρίτο μείωση των λουλουδιών ανά ταξιανθία, όταν τα φυτά εκτέθηκαν σε θερμότερες συνθήκες (έως 40 ° C). Υψηλότερες θερμοκρασίες που εφαρμόστηκαν μετά την έκρηξη του καρπού προχώρησαν στη φαινολογία των ραγών της αμπέλου και είχαν επίσης αρνητική επίδραση στον αριθμό των λουλουδιών ανά ταξιανθία (Buttrose & Hale, 1973). Οι υψηλές θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια της ημέρας στους 35-40 ° C γύρω από την ανθοφορία ήταν επίσης επιζήμιες για τους καρπούς και τη γονιμότητα των ωοθηκών των φυτών και είχε ως αποτέλεσμα λιγότερες ρώγες ανά ταξιανθία (Pagay & Collins, 2017). Στο Pinot Noir, σημειώθηκε μείωση 23% στους καρπούς και 21% μείωση στη γονιμότητα των ωαρίων όταν η μέγιστη θερμοκρασία ημέρας ήταν 35 ° C σε σύγκριση με τη μέγιστη θερμοκρασία ημέρας 25 ° C (οι θερμοκρασίες τη νύχτα διατηρήθηκαν σταθερές στους

20 ° C · (Kliewer, 1977). Οι Keller et al. (2010) ανέφεραν αύξηση 6% στο σύνολο των καρπών όταν η θερμοκρασία περιβάλλοντος αυξήθηκε στους 15 ° C, ενώ μια παρόμοια αύξηση θερμοκρασίας από 14 ° C σε 19 ° C είχε ως αποτέλεσμα αύξηση 12% στο σύνολο των καρπών.

Η βλάστηση της γύρης είναι μια ευαίσθητη διαδικασία στη θερμοκρασία στα περισσότερα καρποφόρα φυτά. Στα αμπέλια, ο Staudt (1982) διαπίστωσε ότι η βλάστηση γύρης *in vitro* μειώθηκε σε θερμοκρασία 15 ° C, ενώ σε υψηλότερη θερμοκρασία 28 ° C, η βλάστηση γύρης και η επακόλουθη ανάπτυξη των κλοναριών ήταν στα βέλτιστα. Αυτή η βέλτιστη θερμοκρασία για τη βλάστηση της γύρης βρέθηκε επίσης στο Cabernet Sauvignon (Rajasekaran and Mullins, 1985). Οι Snider et al. (2011) πρότειναν ότι οι υψηλές θερμοκρασίες (~ 35 ° C) επηρεάζουν αρνητικά το περιεχόμενο των διαλυτών υδατανθράκων του φυτού οδηγώντας σε μειωμένη ανάπτυξη των φρούτων.

Με την κλιματική αλλαγή, αναμένεται αύξηση της θερμοκρασίας από 1 έως 4 ° C από το 2030 έως το 2070 (Webb et al., 2013; Supriah et al., 2010) και υπογραμμίζεται η ανάγκη για μελέτες στην αναπαραγωγική βιολογία της αμπέλου. Τα αποτελέσματα της μελέτης των Pagay & Collins, (2017) έδειξαν ότι ο αριθμός των άνθων ήταν αμετάβλητος όταν τα αμπέλια εκτέθηκαν σε υψηλότερες θερμοκρασίες, γεγονός που ήταν σε αντίθεση με άλλες μελέτες που διαπίστωσαν λιγότερες ή μικρότερες ταξιανθίες όταν οι μέγιστες ημερήσιες θερμοκρασίες ήταν μεταξύ 15 έως 28 ° C σε σύγκριση με 10 έως 12 ° C (Keller et al., 2010). Ο Rouget (1981) ανέφερε ότι τα άνθη ανά ταξιανθία αυξήθηκαν από 434 σε 997, όταν η μέση θερμοκρασία αέρα μειώθηκε από 25 ° C σε 12 ° C, επομένως μια γραμμική σχέση μεταξύ του αριθμού των λουλουδιών και της μέσης θερμοκρασίας του αέρα θα ισοδυναμούσε με περίπου 43.3 λουλούδια ° C-1, όπως προτείνεται από τους Dunn & Martin (2000). Οι διαφορές στο κλίμα, την ποικιλία, τα αποθηκευμένα αποθέματα υδατανθράκων, το νερό και τη διαθεσιμότητα θρεπτικών συστατικών είναι μεταξύ των παραγόντων που μπορεί να συνέβαλαν στα αντίθετα αποτελέσματα της μελέτης των Pagay & Collins, (2017) σε σύγκριση με αυτά που είχαν δημοσιευτεί προηγουμένως.

Οι υψηλότερες θερμοκρασίες οδήγησαν σε υψηλότερο ρυθμό αποκοπής των άνθων. Το γεγονός αυτό μπορεί να προκληθεί από διάφορους παράγοντες, όπως το κλίμα (Carbonneau & Ollat, 1993), η φυσιολογία της αμπέλου και οι πρακτικές (Vergnes, 1982), η κατάσταση του νερού (Smart & Coombe, 1983), η διατροφή της αμπέλου (Glad et al., 1994; Delas et al., 1991;; Zapata et al., 1999), η ορμονική ισορροπία (Bernard, 1986; Bessis & Fournioux, 1992) και η κατάσταση του αζώτου γύρω από την ανθοφορία (Glad et al., 1994).

Χρησιμοποιώντας διαφανή περιβλήματα πολυαιθυλενίου γύρω από τον θάλαμο για την αύξηση της θερμοκρασίας των αμπέλων «Merlot» για περίοδο επτά εβδομάδων σε τρεις εβδομάδες πριν

από την έκρηξη, σε τρεις περιοχές, οι Bowen et al. (2004) δεν βρήκαν σταθερές διαφορές στην απόδοση και στα συστατικά απόδοσης μεταξύ των θερμαινόμενων φυτών (μέγιστη ημερήσια θερμοκρασία ~ 22 ° C) και των αμπέλων ελέγχου (μέγιστη ημερήσια θερμοκρασία ~ 17 ° C).

Υψηλότερες θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης των βλαστών έχουν προηγουμένως παρατηρηθεί (Buttrose, 1969). Οι μέγιστες θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια της περιόδου ανθοφορίας το 2007 ήταν σημαντικά υψηλότερες (~ 33 ° C) σε σύγκριση με το 2008 (~ 25 ° C) που υποστηρίζει τη σημαντική μείωση του συνόλου φρούτων και ως εκ τούτου τις αποδόσεις αμπέλου το 2007. Στην πρόσφατη μελέτη των Pagay & Collins (2017), οι υψηλότερες θερμοκρασίες είχαν επιζήμια επίδραση στον αριθμό της βιώσιμης γύρης και τον αριθμό των σωλήνων γύρης σε σύγκριση με τα φυτά που χρησιμοποιήθηκαν στην ομάδα ελέγχου. Δεν παρατηρήθηκαν διαφορές στην ανάπτυξη ή τη βλάστηση της γύρης. Οι ρυθμοί βλάστησης της γύρης ήταν υψηλότεροι στις αυξημένες θερμοκρασίες, γεγονός που αναμενόταν, δεδομένου ότι οι μέγιστες ημερήσιες θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια της ανθοφορίας ήταν περίπου 30 ° C στους θαλάμους, ενώ τα αμπέλια ελέγχου ήταν 2 έως 8 ° C πιο κρύα (Pagay & Collins, 2017). Μια μελέτη διαπίστωσε ότι η βέλτιστη θερμοκρασία για τη βλάστηση γύρης καρυδιού (*Juglans regia* L.) συσχετίστηκε θετικά με τη μέση ημερήσια ολοκληρωμένη θερμοκρασία (ημέρες βαθμού) κατά την ανάπτυξη της γύρης, υποδεικνύοντας ένα βαθμό προσαρμοστικότητας της βλάστησης γύρης στη θερμοκρασία (Polito et al., 1991). Ο Ebadi και οι συνεργάτες του ανέφεραν ότι οι ψυχρότερες θερμοκρασίες επηρέασαν αρνητικά την ανάπτυξη του σωλήνα γύρης, ιδιαίτερα όταν οι ταξιανθίες εκτέθηκαν σε χαμηλότερες θερμοκρασίες την ημέρα της ανθοφορίας σε σύγκριση με μερικές ημέρες πριν από την ανθοφορία (Ebadi et al., 1995b). Οι υψηλότερες θερμοκρασίες φέρεται να επιταχύνουν τον ρυθμό ανάπτυξης του σωλήνα γύρης. Μια άλλη δυνατότητα που προβάλλουν οι Snider et al. (2011) είναι ότι οι υψηλές θερμοκρασίες έχουν ως αποτέλεσμα μειωμένους διαλυτούς υδατάνθρακες οδηγώντας σε μειωμένη ανάπτυξη του καρπού.

Η επιτυχία της γονιμοποίησης εξαρτάται από τη βιωσιμότητα της γύρης, τη βλάστηση και τη βιωσιμότητα. Τα αποτελέσματα των Pagay & Collins (2017) για την *in vitro* βλάστηση των κόκκων γύρης δείχνουν αυξημένη βλάστηση γύρης στους θαλάμους κατά την ανθοφορία και ως εκ τούτου βιωσιμότητα σε υψηλότερες θερμοκρασίες υποδηλώνει ότι η μειωμένη γονιμοποίηση δεν οφείλεται στη βιωσιμότητα της γύρης αλλά πιθανώς στη μειωμένη βιωσιμότητα του θύλακα.

Ο αριθμός των λειτουργικών σπόρων που προέκυψαν από την επεξεργασία της αυξημένης θερμοκρασίας κατά την ανθοφορία μειώθηκε σημαντικά. Προηγούμενη έρευνα έχει δείξει ότι η υψηλή έκθεση σε υν-B επηρεάζει αρνητικά τη βλάστηση της γύρης *in vitro*

(Caldwell et al., 1979; Campbell et al., 1975), ωστόσο, έχουν πραγματοποιηθεί πολύ λίγες in vivo μελέτες σχετικά με τις επιπτώσεις των ακτίνων UV στην αναπαραγωγική βιολογία των ανθοφόρων φυτών. Η έλλειψη in vivo μελετών σχετικά με τις επιδράσεις της έκθεσης στην υπεριώδη ακτινοβολία στα αναπαραγωγικά όργανα στα φυτά μπορεί να οφείλεται στο ότι η γύρη εντός των ανθών προστατεύεται καλά από την UV-B και ότι τα τοιχώματα των ανθών αναφέρουν ότι απορροφούν πάνω από το 98% της υπεριώδους ακτινοβολίας (Flint & Caldwell, 1983). Επιπλέον, τα τοιχώματα των κόκκων γύρης φιλτράρουν την ακτινοβολία UV-B.

Η διακύμανση της εποχής, κυρίως στη θερμοκρασία, επηρεάζει την φαινολογία της αμπέλου, και τα βασικά στοιχεία απόδοσης και ποιότητας. Για παράδειγμα, στη μελέτη των Petrie & Clingeleffer (2006), βρέθηκε ότι ο αριθμός των λουλουδιών μειώθηκε σε κάθε αύξηση της θερμοκρασίας. Αυτή η μείωση βρέθηκε για ένα σχετικά στενό εύρος θερμοκρασίας, περίπου 3ο C.

Έμμεσες και άμεσες μέθοδοι έχουν χρησιμοποιηθεί για τη διερεύνηση των επιπτώσεων της θερμοκρασίας σε αμπέλια και κρασιά. Οι έμμεσες μέθοδοι έχουν συγκρίνει εποχές, περιοχές και έχουν αναλύσει μακροπρόθεσμες σειρές δεδομένων χρησιμοποιώντας μια σειρά στατιστικών εργαλείων για να συμπεράνουμε τα πιθανά αποτελέσματα της θερμοκρασίας. Τα αποτελέσματα αυτής της έμμεσης προσέγγισης είναι πολύτιμα, αλλά παραμένουν ασαφή επειδή η θερμοκρασία συσχετίζεται με άλλους παράγοντες όπως η ακτινοβολία, το έλλειμμα τάσης των ατμών και τις βροχοπτώσεις (Sadras et al., 2009). Αδιαμφισβήτητα, ο χειρισμός της θερμοκρασίας σε ελεγχόμενο περιβάλλον είναι απλός και σίγουρα αποτελεί την προτιμώμενη μέθοδο, όταν απευθυνόμαστε σε θαλάμους ή θερμοκήπια, ωστόσο συχνά δεν έχουν καμία σχέση με τις συνθήκες που επικρατούν σε έναν αμπελώνα.

Επιπλέον, η σχετική σταθερότητα των σακχάρων σχετίζεται εν μέρει με τη θερμοκρασία, όπου η βέλτιστη δραστηριότητα σακχάρων είναι μεταξύ 18 έως 33 ο C και τα ένζυμα του χρωστικού παράγοντα από 17 έως 26 ο C (Iland & Gago 2002). Σε ψυχρότερες περιοχές, οι ρώγες του σταφυλιού μπορεί να έχουν ένα φυσιολογικό χρώμα, αλλά μερικές φορές δεν φθάνουν τις κατάλληλες ποσότητες σακχάρων (Iland & Gago 2002).

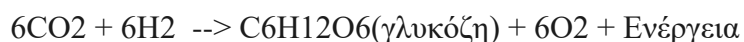
Σε μια μελέτη (Jones et al., 2005) για τον αντίκτυπο της υπερθέρμανσης του πλανήτη στη βιομηχανία οίνου, σημειώνεται ότι οι εποχιακές ασυμμετρίες έχουν σημασία για την ανάπτυξη της αμπέλου. Δύο μελέτες (Sadras et al., 2007; Jones et al., 2005) δείχνουν ότι παρά την αύξηση της θερμοκρασίας, η ποιότητα του κρασιού έχει βελτιωθεί.

4 ΥΨΗΛΕΣ ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΕΣ ΚΑΙ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗ

4.1 Η φωτοσύνθεση

Από όλους τους ζωντανούς οργανισμούς, τα πράσινα φυτά είναι οι μόνοι οργανισμοί που παράγουν / συνθέτουν την τροφή τους. Αυτή η διαδικασία, που ονομάζεται «φωτοσύνθεση», ξεκινά όταν το φως (φυσικό ή τεχνητό) και φθάνει στα φύλλα των φυτών. Η φωτοσύνθεση είναι η φυσιολογική λειτουργία κατά την οποία τα φυτά, με τη βοήθεια του ήλιου, διαχωρίζουν το νερό και το διοξείδιο του άνθρακα και τα μετατρέπουν σε οξυγόνο και γλυκόζη.

Τα χλωροφυλλούχα φυτά έχουν την ικανότητα να μετατρέπουν το διοξείδιο του άνθρακα της ατμόσφαιρας σε ανθρακούχες ενώσεις απαραίτητες για την ανάπτυξή τους. Η φωτοσυνθετική λειτουργία γίνεται με παρουσία οξυγόνου και με την ενέργεια του ηλιακού φωτός. Η χημική αντίδραση της φωτοσύνθεσης είναι:



Στην πραγματικότητα όμως η φωτοσύνθεση γίνεται με μια σειρά πολύπλοκες χημικές αντιδράσεις. Ο τρόπος όπου γίνονται οι αντιδράσεις αυτές είναι οι χλωροπλάστες και η χλωροφύλλη, μια ουσία που κάνει τα φυτά πράσινα και πολύ σημαντική για την όλη διαδικασία. Η γλυκόζη είναι υδρογονάνθρακας που χρειάζονται τα φυτά. Εκτός από τα ανώτερα πράσινα φυτά, υπάρχουν άλλα κατώτερα, χωρίς χλωροφύλλη, που διασπών το διοξείδιο του άνθρακα της ατμόσφαιρας και συνθέτουν οργανικές ουσίες. Οι λειτουργίες τους αυτές ονομάζονται «χημειοσύνθεση» και «φωτοχημειοσύνθεση».

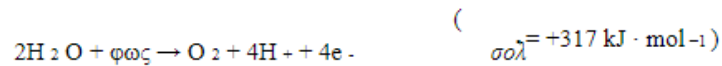
Το υδρογόνο, στην αντίδραση της φωτοσύνθεσης, προέρχεται από το έδαφος μέσω των ριζών των φυτών. Τα φυτά δίνουν την περίσσεια οξυγόνου, η οποία είναι ζωτικής σημασίας για τα κύτταρα άλλων οργανισμών. Τα σάκχαρα, όπως είναι η γλυκόζη, χρησιμοποιούνται από τα φυτά σαν πηγή ενέργειας. Είναι τροφή την οποία τα φυτά χρειάζονται για να μεγαλώσουν. Τα φυτά στην συνέχεια με την σειρά τους παρέχουν τροφή για τους υπόλοιπους τύπους οργανισμών.

Ο μηχανισμός της φωτοσύνθεσης σε γενικές γραμμές σήμερα είναι ο ακόλουθος: το νερό διαλύει και μεταφέρει το διοξείδιο του άνθρακα μέχρι τα κύτταρα και τους χλωροπλάστες των φύλλων. Το άμυλο είναι μια από τις πρώτες ενώσεις που σχηματίζονται. Αυτό μεταφέρεται σ' άλλες θέσεις του φυτού κατά τη νύχτα, όταν σταματά το φαινόμενο της φωτοσύνθεσης.

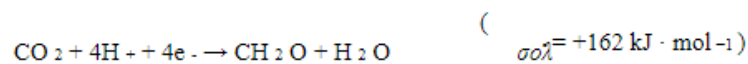
Η οξυγονική φωτοσύνθεση περιλαμβάνει τη μετατροπή του νερού και του CO₂ σε πολύπλοκα οργανικά μόρια, όπως υδατάνθρακες και οξυγόνο. Η φωτοσύνθεση μπορεί να χωριστεί στις «φωτεινές» και «σκοτεινές» αντιδράσεις. Στις αντιδράσεις του φωτός, το νερό

χωρίζεται χρησιμοποιώντας φως σε οξυγόνο, πρωτόνια και ηλεκτρόνια, και στο σκοτάδι τα πρωτόνια και τα ηλεκτρόνια χρησιμοποιούνται για την μείωση των εκπομπών CO₂ έως υδατάνθρακα (δίνεται εδώ από τον γενικό τύπο CH₂O) (Johnson, 2016). Οι δύο διαδικασίες μπορούν να συνοψιστούν ως εξής:

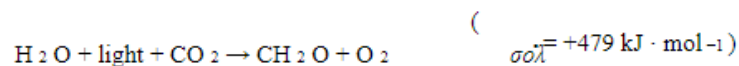
Φως αντιδράσεις:



Σκοτεινές αντιδράσεις:

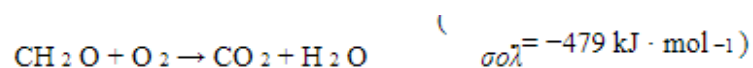


Συνολικά:



Εικ. 1: Η διαδικασία της φωτοσύνθεσης

Η απαιτούμενη ενέργεια παρέχεται από την απορροφημένη ηλιακή ενέργεια, η οποία μετατρέπεται σε ενέργεια χημικών δεσμών των προϊόντων. ΔG^οονομάζεται η τυπική αλλαγή ελεύθερης ενέργειας για μια αντίδραση και μπορεί να υπολογιστεί αφαιρώντας το πρότυπο ελεύθερης ενέργειας σχηματισμού των αντιδρώντων μορίων από αυτές των προϊόντων τους. Η τιμή που αναφέρεται για την οξείδωση της γλυκόζης σε CO₂ και νερό G^οείναι η τυπική αλλαγή ελεύθερης ενέργειας σε pH 7 αντί του pH 0, καθώς αυτό προσεγγίζει τις συνθήκες που επικρατούν στα ζωντανά κύτταρα. Η φωτοσύνθεση μετατρέπει ~200 δισεκατομμύρια τόνους CO₂ σε σύνθετες οργανικές ενώσεις ετησίως και παράγει 140 δισεκατομμύρια τόνους οξυγόνου στην ατμόσφαιρα. Διευκολύνοντας τη μετατροπή της ηλιακής ενέργειας σε χημική ενέργεια, η φωτοσύνθεση δρα ως η κύρια πηγή ενέργειας στην παγκόσμια τροφική αλυσίδα. Σχεδόν όλοι οι ζωντανοί οργανισμοί χρησιμοποιούν το συγκρότημα από οργανικές ενώσεις που προέρχονται από τη φωτοσύνθεση ως πηγή ενέργειας. Η ανάλυση αυτών των οργανικών ενώσεων συμβαίνει μέσω της διαδικασίας αερόβιας αναπνοής, η οποία φυσικά απαιτεί επίσης το οξυγόνο που παράγεται από τη φωτοσύνθεση (Johnson, 2018).

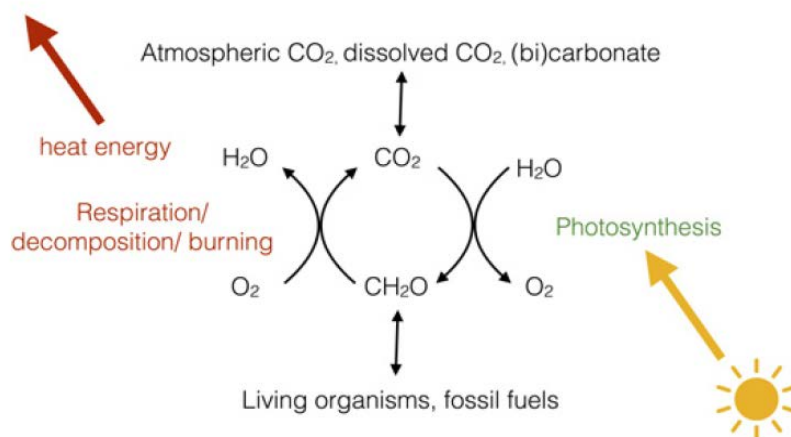


Εικ. 2: αερόβια αναπνοή

Σε αντίθεση με τη φωτοσύνθεση, η αερόβια αναπνοή είναι η λειτουργία κατά την οποία το φυτό προσλαμβάνει οξυγόνο από τον αέρα και αποβάλλει διοξείδιο του άνθρακα με την παράλληλη μετατροπή της γλυκόζης σε απλούστερες ενώσεις και την απελευθέρωση ενέργειας.

Η αναπνοή συντελείται μέρα και νύχτα, στα μιτοχόνδρια του κάθε κυττάρου και χρησιμοποιείται από τον οργανισμό για να τροφοδοτήσει βιοσυνθετικές διαδικασίες που επιτρέπουν την ανάπτυξη και την ανανέωση, τη μηχανική εργασία (όπως μυϊκή συστολή ή περιστροφή μαστιγίων), διευκολύνοντας τις αλλαγές στις χημικές συγκεντρώσεις εντός του κυττάρου (π.χ. προσομοίωση θρεπτικών συστατικών και αποβολή αποβλήτων).

Επιπλέον, η γλυκόζη είναι ένα από τα πολλά πιθανά προϊόντα της φωτοσύνθεσης με αμινοξέα και λιπίδια, που συντίθενται επίσης γρήγορα από τα κύρια φωτοσυνθετικά προϊόντα. Η εκτίμηση της φωτοσύνθεσης και της αναπνοής ως αντίθετων διαδικασιών μας βοηθά να εκτιμήσουμε το ρόλο τους στη διαμόρφωση του περιβάλλοντός μας. Η στερέωση του CO₂ με τη φωτοσύνθεση και η απελευθέρωσή του κατά τη διάσπαση των οργανικών μορίων κατά την αναπνοή, η αποσύνθεση και η καύση οργανικής ύλης και ορυκτών καυσίμων μπορούν να απεικονιστούν ως ο παγκόσμιος κύκλος άνθρακα (Εικ. 3):



Εικ. 3: Ο παγκόσμιος κύκλος του άνθρακα.
Πηγή: Johnson 2018

Προς το παρόν, αυτός ο κύκλος μπορεί να θεωρηθεί ότι βρίσκεται σε κατάσταση ανισορροπίας λόγω της καύσης ορυκτών καυσίμων (απολιθωμένη φωτοσύνθεση), η οποία αυξάνει το ποσοστό του CO₂ που εισέρχεται στην ατμόσφαιρα της Γης, οδηγώντας στο λεγόμενο «φαινόμενο του θερμοκηπίου» και σε διάφορες ανθρωπογενείς κλιματικές αλλαγές. Η οξυγονική φωτοσύνθεση θεωρείται ότι έχει εξελιχθεί μόνο μία φορά κατά τη διάρκεια της ιστορίας της Γης στα κυανοβακτήρια. Όλοι οι άλλοι οργανισμοί, όπως φυτά, φύκια και διάτομα, που εκτελούν οξυγονική φωτοσύνθεση το πράττουν πραγματικά μέσω κυανοβακτηρίων ή «χλωροπλαστών».

4.2 Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα των φύλλων του αμπελιού

Τα φύλλα των ανώτερων φυτών υφίστανται σημαντικές βιοχημικές και φυσιολογικές αλλαγές κατά τη διάρκεια της ζωής τους. Σε ένα πρώτο στάδιο ανάπτυξης, τα φύλλα έχουν υψηλή περιεκτικότητα σε χλωροφύλλιο, άζωτο και πρωτεΐνες. Μετά από μια περίοδο που ποικίλλει ανάλογα με το είδος του φυτού, τα φύλλα εισέρχονται σε μια φάση γήρανσης και χάνουν χλωροφύλλη και πρωτεΐνες. Παράλληλα με αυτές τις βιοχημικές αλλαγές, επίσης η φυσιολογική δραστηριότητα των φύλλων παρουσιάζει σημαντικές παραλλαγές: συγκεκριμένα, μετά την έναρξη της γήρανσης, η φωτοσύνθεση μειώνεται με την αύξηση της ηλικίας των φύλλων (Field, 1987; Flore & Lakso, 1989).

Η φωτοσύνθεση συγκαταλέγεται μεταξύ των λειτουργιών των φυτικών κυττάρων, η οποία είναι πολύ ευαίσθητη σε υψηλή θερμοκρασία και συχνά αναστέλλεται προτού υποβαθμιστούν οι άλλες κυτταρικές λειτουργίες. Οι κύριες θέσεις στόχων υψηλής πίεσης θερμοκρασίας είναι το Photosystem II (PSII), η ριβουλόζη-1,5-διφωσφορική καρβοξυλάση / οξυγονάση (Rubisco), ενώ το Cytochrome b559 (Cytb559) και η πλαστοκινόνη (PQ) επηρεάζονται επίσης. Σε σύγκριση με το PSII, το PSI είναι σταθερό σε υψηλότερες θερμοκρασίες. Η παραγωγή ROS, η παραγωγή πρωτεϊνών θερμικού σοκ, η παραγωγή δευτερογενών μεταβολιτών είναι μερικές από τις συνέπειες του άγχους υψηλής θερμοκρασίας. Σε αυτήν την ανασκόπηση έχουμε συνοψίσει τις φυσιολογικές, βιοχημικές και μοριακές πτυχές του άγχους υψηλής θερμοκρασίας στη διαδικασία της φωτοσύνθεσης, καθώς και τους σχετικούς μηχανισμούς ανοχής και προσαρμογής (Sonal et al., 2014).

Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα των φύλλων διαφορετικής ηλικίας στην άμπελο έχει μελετηθεί υπό συνθήκες κορεσμού φωτός. Γενικά, η φωτοσύνθεση αρχικά αυξάνεται με την αύξηση της ηλικίας και αργότερα στη γήρανση (Kriedemann et al., 1970). Σε ξυλώδη φυτά, ωστόσο, μέρος του θόλου δεν εκτίθεται σε άμεσο ηλιακό φως: η πυκνότητα ροής φωτονίων, λαμβάνεται από σκιασμένα φύλλα σε κανονικά πολύ κάτω από το επίπεδο κορεσμού και μπορεί να πέσει στο σημείο αντιστάθμισης φωτός (Heiniche, 1964; Smart, 1974). Επομένως, είναι σημαντικό να γνωρίζουμε πώς η ηλικία των φύλλων επηρεάζει τη φωτοσύνθεση σε μη κορεσμένες εντάσεις φωτός. Σε ποώδη φυτά έχει αποδειχθεί ότι η μέγιστη φωτοσυνθετική δραστηριότητα σε χαμηλές εντάσεις φωτός επιτυγχάνεται με φύλλα που δείχνουν ήδη μειωμένη φωτοσυνθετική ικανότητα σε υψηλά επίπεδα φωτός (Aslam et al., 1977; Juric et al., 1979; Constable & Rawson, 1980).

Η μείωση της φωτοσύνθεσης που παρατηρείται κατά τη διάρκεια ζωής του φυτού, εξηγείται από τη μείωση της αποτελεσματικότητας του φωτοσυνθετικού συστήματος. Κατά τη

διάρκεια της γήρανσης, οι χλωροπλάστες χάνουν σταδιακά το φωτοσυνθετικό τους δυναμικό. Ταυτόχρονα, η περιεκτικότητα σε φύλλα σε χλωροφύλλη, διαλυτή και συνδεδεμένη με μεμβράνη χάνει τις πρωτεΐνες της (Evans, 1983). Έρευνα των Schubert et al., (1996) έδειξε ότι σε πλήρη ηλιακή ακτινοβολία, η καθαρή φωτοσύνθεση των αμπελοκαλλιεργημένων αμπελώνων Merlot ήταν μέγιστη σε φύλλα ηλικίας 20-40 ημερών. Σε χαμηλότερη ένταση φωτός η φωτοσύνθεση μειώθηκε και τα φύλλα ηλικίας 50-60 ημερών είχαν υψηλότερα φωτοσυνθετικά ποσοστά. Η στοματική αγωγιμότητα ακολούθησε παρόμοιο μοτίβο. Η συγκέντρωση του υποσώματος CO₂ ήταν σταθερά χαμηλότερη στα φύλλα με υψηλότερη φωτοσύνθεση, τόσο σε υψηλές όσο και σε χαμηλές εντάσεις φωτός. Αυτό υποδηλώνει ότι η ηλικία των φύλλων περιορίζει τη φωτοσύνθεση από μη στοματικούς παράγοντες. Το περιεχόμενο χλωροφύλλης και πρωτεΐνης ανά μονάδα φύλλου ήταν υψηλότερο στα φύλλα της ενδιάμεσης ηλικίας.

Στα ξυλώδη φυτά, η ανθοφορία αντιπροσωπεύει το πιο ενεργειακά αθροιστικό στάδιο του ετήσιου κύκλου ανάπτυξης (Finazzo et al., 1994). Τα αναπτυσσόμενα λουλούδια καταναλώνουν περισσότερο άνθρακα από ό, τι αφομοιώνουν, κατά την αναπαραγωγική περίοδο. Η παροχή υδατανθράκων στις ταξιανθίες είναι επομένως ζωτικής σημασίας για την αναπαραγωγή των δέντρων (Hiecke et al. 2002a). Στα δέντρα, οι θρεπτικές ουσίες άνθρακα που απαιτούνται για την ανάπτυξη των λουλουδιών και των φρούτων θεωρείται ότι προέρχεται είτε από τη φωτοσύνθεση στα φύλλα (Hiecke et al. 2002a) ή από αποθέματα κορμού, κλάδου ή ρίζας (Sauter & Van Cleve 1994). Σε αμπέλι *Vitis vinifera* L., η φυσιολογία υδατανθράκων σε αναπτυσσόμενες ταξιανθίες είναι ελάχιστα κατανοητές μέχρι το στάδιο της ανθοφορίας. Η ανθοφορία σε δύο ποικιλίες, στο «Ge-würztraminer» και « Pinot noir» έδειξε ότι λόγω των διαφορών τους στην ευαισθησία στην αποβολή λουλουδιών (Lebon et al. 2004), πιθανώς συνεπάγεται έλλειψη υδατανθράκων κατά την ανθοφορία (Zapata et al. 2004 α, β). Στη μελέτη των Lebon et al., (2005) φάνηκε ότι η έλλειψη νερού στην ταξιανθία συνδέεται στενά με το στάδιο ανάπτυξης αρσενικών και θηλυκών οργάνων. Διαφορές στη φυσιολογία των υδατανθράκων μεταξύ των ποικιλιών συσχετίζονται με το ρυθμό ανάπτυξης των φρούτων (Lebon et al. 2004). Στα αμπέλια, όπως και σε άλλα ξυλώδη πολυετή είδη, ωριμάζουν τα φύλλα (π.χ. Petrie et al. 2000) και οι ρίζες (Zapata et al. 2004α) κατά την προμήθεια των αναπτυσσόμενων άνθεων με υδατάνθρακες. Ωστόσο, η χλωροφύλλη μπορεί να είναι ικανή φωτοσύνθεσης, συμβάλλοντας έτσι στη διατροφή κατά την ανάπτυξη των λουλουδιών και των καρπών των φρούτων (Niimi&Torikata 1978; Palliotti & Cartechini 2001). Επιπλέον, η έρευνα των Lebon et al., (2005) έδειξε ότι το ποσοστό της φωτοσύνθεσης σταδιακά μειώθηκε καθ 'όλη την ανάπτυξη των λουλουδιών και δεν υπήρχε καθαρή αφομοίωση άνθρακα στο σύνολο των φρούτων. Το ποσοστό της φωτοσύνθεσης συσχετίστηκε θετικά με τη συγκέντρωση της

χλωροφύλλης αλλά όχι στη στοματική αγωγιμότητα. Σε όλη την ανάπτυξη των άνθων, η εσωτερική συγκέντρωση CO₂ αυξήθηκε, υποδηλώνοντας ότι σχηματίζονται επίσης αφομοιώσεις μέσω του επαναπροσδιορισμού του αναπνευστικού CO₂ μέσω της πυροσταφυλικής καρβοξυλάσης (PEPC).

Οι υψηλές θερμοκρασίες είναι γνωστό ότι επηρεάζουν αρκετές φυσιολογικές διεργασίες, ιδίως τη συσσώρευση σακχάρου στα σταφύλια (Sepúlveda & Kliewer 1986; Greer & Weston 2010). Άλλες διαδικασίες που επηρεάζονται περιλαμβάνουν την ανάπτυξη λουλουδιών (Vara Prasad et al. 2000; Pressman, Peet & Pharr 2002) και την απόδοση (Ferris et al. 1998; Sousa-Majer et al. 2004). Ορισμένες από αυτές τις επιδράσεις των υψηλών θερμοκρασιών κατευθύνονται στην περιοχή αναπαραγωγής, ενώ άλλες είναι πιο έμμεσες (Suwa et al. 2010; Greer & Weston 2010).

Ενώ οι αρνητικές επιπτώσεις των υψηλών θερμοκρασιών στη δραστηριότητα της φωτοσύνθεσης, έχουν διερευνηθεί καλά (Berry & Björkman 1980; Badger, Björkman & Armond 1982; Yamori, Noguchi & Terashima 2005; Hikosaka et al. 2006; Hüve et al. 2011), είναι προφανές ότι η ανταπόκριση μπορεί μερικές φορές να διαμεσολαβείται από τις συνθήκες ανάπτυξης (Hikosaka et al. 2006). Λίγες μελέτες έχουν διεξαχθεί σε φυτά, ειδικά σε σημαντικές καλλιέργειες κηπουρικής, που αναπτύσσονται σε φυσικές συνθήκες υψηλής θερμοκρασίας και ακτινοβολίας (Medlyn et al. 2002; Kattge & Knorr, 2007). Ωστόσο, είναι σημαντικό να επεκτείνουμε τις γνώσεις μας για τις επιπτώσεις των υψηλών θερμοκρασιών στη φωτοσύνθεση σε καλλιεργούμενα είδη, δεδομένου του αυξημένου κινδύνου αυξημένων θερμοκρασιών από πιθανή κλιματική αλλαγή (Hall & Jones, 2008).

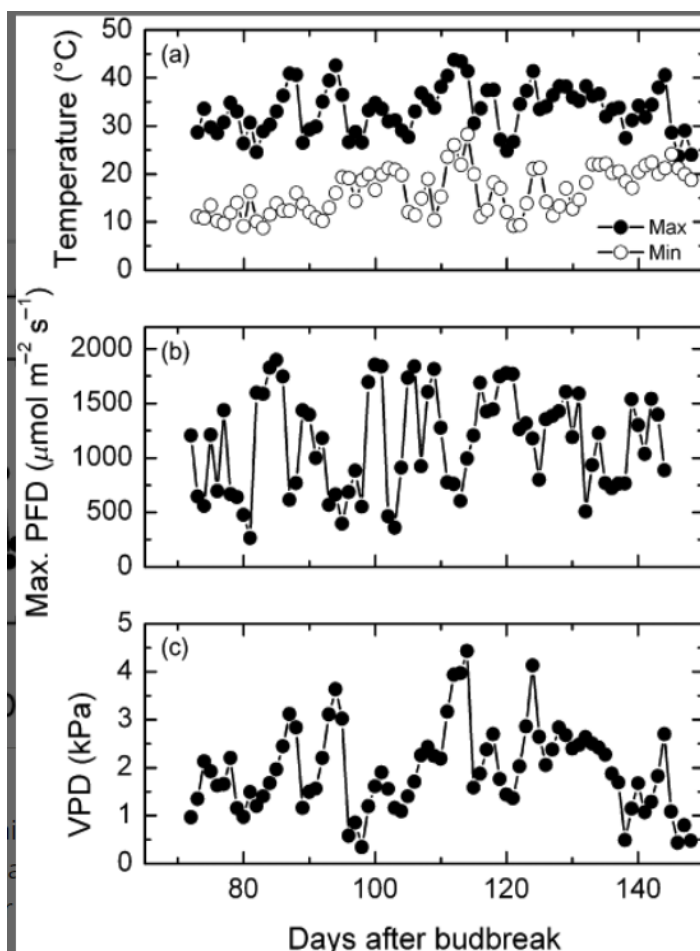
Η εξάρτηση από τη θερμοκρασία της φωτοσύνθεσης υποστηρίζεται από αλλαγές στη βιοχημεία της φωτοσύνθεσης, ιδίως από την καρβοξυλίωση με ριβουλόζη 1,5 - διφωσφορική καρβοξυλάση / οξυγονάση (Rubisco) και την αναγέννηση της ριβουλόζης 1,5 - διφωσφορικής (RuBP). Δύο παράμετροι καθορίζουν τη φωτοσυνθετική χωρητικότητα: V_{cmax} , την ικανότητα καρβοξυλίωσης και J_{max} , την ικανότητα αναγέννησης RuBP που κατευθύνεται από μεταφορά ηλεκτρονίων. Και οι δύο εξαρτώνται σε μεγάλο βαθμό από τη θερμοκρασία (Harley et al. 1992; Bernacchi et al. 2001; Dreyer et al. 2001; Díaz - Espejo et al. 2006; Bauerle et al. 2007; Warren, 2008). Ο λόγος μεταξύ J_{max} και V_{cmax} θεωρείται γενικά περίπου σταθερός, στο εύρος 1-3 (Kattge & Knorr 2007), και αντικατοπτρίζει τον συντονισμό της καρβοξυλίωσης RuBP με αναγέννηση (Wullschlegel 1993; Xu & Baldocchi 2003; Manter & Kerrigan 2004). Ωστόσο, ο λόγος J_{max} / V_{cmax} μειώνεται έντονα με την αύξηση της θερμοκρασίας των φύλλων (Walcroft et al. 1997, 2002; Medlyn et al. 2002; Schultz 2003; Dillaway & Kruger 2010) και επίσης αλλάζει με τη θερμοκρασία ανάπτυξης (Han et al. 2004 ; Onoda, Hikosaka & Hirose

2005; Kattge & Knorr 2007) συνάγοντας μια αλλαγή στην οποία, μία από αυτές τις δύο διεργασίες περιορίζει τη φωτοσύνθεση, καθώς αυξάνονται οι θερμοκρασίες φύλλων και ανάπτυξης. Έτσι, είναι σημαντικό να εκτιμηθεί ο αντίκτυπος των υψηλών θερμοκρασιών στη φωτοσύνθεση των φυτών σε θερμά κλίματα για να προσδιοριστεί η εξάρτηση θερμοκρασίας από την καρβοξυλίωση και αναγέννηση RuBP και να προσδιοριστεί ποια κυριαρχεί στον περιορισμό της φωτοσύνθεσης. Η ευαισθησία θερμοκρασίας των V_{cmax} και J_{max} μπορεί εύκολα να μοντελοποιηθεί χρησιμοποιώντας τη λειτουργία Arrhenius, τροποποιημένη ώστε να λαμβάνει υπόψη τις επιπτώσεις υψηλής θερμοκρασίας στα V_{cmax} και J_{max} (Medlyn et al. 2002; Kattge & Knorr 2007).

Σε μια πρόσφατη μελέτη ελεγχόμενου περιβάλλοντος σχετικά με τις επιπτώσεις των υψηλών θερμοκρασιών στην ανταλλαγή αερίων στα φύλλα Semillon, οι Greer & Weston (2010) έδειξαν ότι η έκθεση σε θερμότητα 4 ημερών στους 40 ° C προκάλεσε μια παρατεταμένη μείωση της φωτοσύνθεσης που αποδόθηκε κατά 95% σε μειωμένη στοματική αγωγιμότητα (gs). Αυτό υποδηλώνει ότι τα καθαρά στοματικά σε αυτήν την ποικιλία είναι ιδιαίτερα ευαίσθητα στη θερμότητα. Πιο συγκεκριμένα, οι Eamus et al. (2008) έχουν δείξει από την απόκριση της στοματικής αγωγιμότητας των φύλλων *Eucalyptus haemastoma* στη θερμοκρασία, που μειώθηκαν με θερμοκρασίες φύλλων πάνω από περίπου 30-32 ° C, με σημαντική μείωση στους 40 ° C. Ένα παρόμοιο αποτέλεσμα συνέβη με τα φύλλα *Quercus*, καθώς οι βραχυπρόθεσμες εκθέσεις σε θερμοκρασίες έως 45 ° C προκάλεσαν σημαντική μείωση της στοματικής αγωγιμότητας (Faria et al. 1996). Οι Zsófi et al. (2009a) έδειξαν επίσης στην ποικιλία αμπέλου Kékfrankos με τα φύλλα που εκτέθηκαν σε φυσικά υψηλές θερμοκρασίες 35-40 ° C να εμφανίσουν χαμηλότερη αγωγιμότητα σε σύγκριση με τα φύλλα που εκτέθηκαν σε λιγότερο από 30 ° C. Έτσι, υπάρχει σαφής προτεραιότητα για την πρόβλεψη στα φύλλα Semillon, που εκτίθενται σε φυσικά υψηλές θερμοκρασίες, ότι θα μειωθούν, αλλά παραμένει αβέβαιο εάν οι στοματικοί ή μη-στοματικοί περιορισμοί στη φωτοσύνθεση ή και οι δύο θα κυριαρχήσουν υπό αυτές τις συνθήκες.

Στη μελέτη των Greer & Weedon, (2011), διερευνήθηκαν οι αλλαγές στην ανταλλαγή αερίων των φύλλων αμπέλου καθ' όλη τη διάρκεια της καλλιεργητικής περιόδου ως απόκριση στις εποχιακές αλλαγές στην πυκνότητα ροής φωτονίων (PFD) και τη θερμοκρασία στην οικονομικά σημαντική ποικιλία *Vitis vinifera* cv. Semillon. Οι επιτόπιες μετρήσεις των φωτοσυνθετικών αποκρίσεων φωτός και των εσωτερικών αποκρίσεων CO₂ (καμπύλες A / ci) διεξήχθησαν επίσης κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού για να εκτιμηθεί η εξάρτηση από τη θερμοκρασία αυτών των διεργασιών και για να εκτιμηθούν οι μη στοματικοί περιορισμοί σε αυτά τα φύλλα αμπέλου σε φυσικές υψηλές θερμοκρασίες. Χρησιμοποιήθηκε μια προσέγγιση

μοντελοποίησης, που βασίστηκε εν μέρει στο μοντέλο φωτοσύνθεσης που χρησιμοποιήθηκε από τους Farquhar et al. (1980) και εν μέρει βασισμένο σε ένα στατιστικό γενικό γραμμικό μοντέλο για τον ποσοτικό προσδιορισμό των εξαρτώμενων θερμοκρασιών των διαφόρων φωτοσυνθετικών αποκρίσεων στις εποχιακές μεταβολές της θερμοκρασίας και της PFD, της στοματικής αγωγιμότητας και της εσωτερικής συγκέντρωσης CO₂.

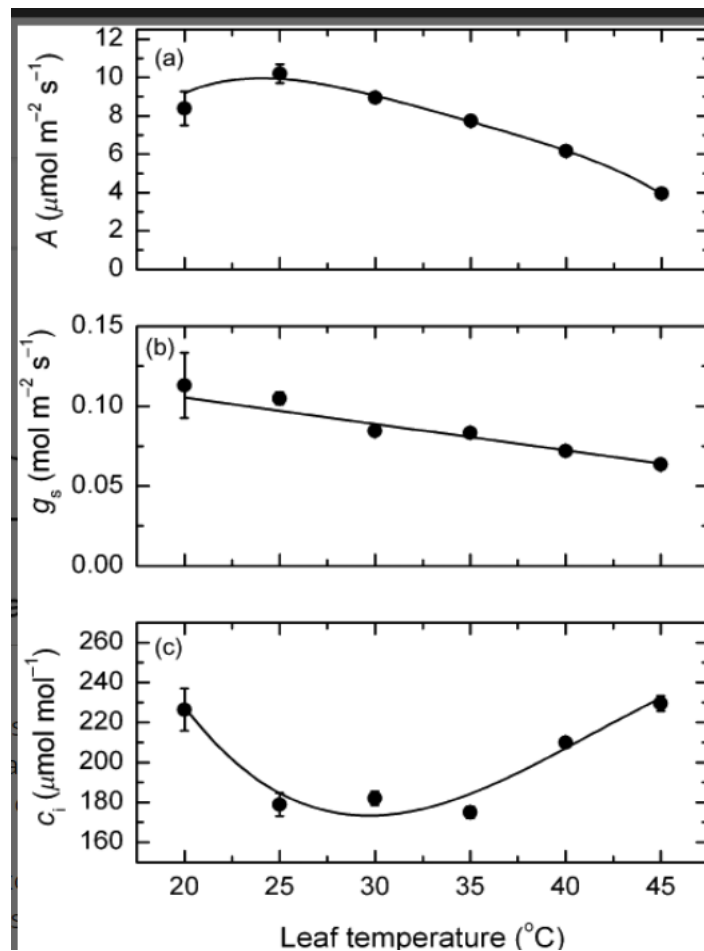


Εικ. 4: (a – c) Μέσες ημερήσιες μέγιστες και ελάχιστες θερμοκρασίες αέρα των αμπελώνων Semillon που αναπτύσσονται σε ζεστό εποχιακό κλίμα την περίοδο ανάπτυξης 2009-2010.
Πηγή: Greer & Weedon, (2011)

Τα μέγιστα ημερήσια PFD που μετρήθηκαν πάνω από τα αμπέλια (Εικ. 1β) ήταν συνήθως πάνω από 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ καθ' όλη τη διάρκεια του καλοκαιριού. Ωστόσο, υπήρξαν κάποιες αξιοσημείωτες περιόδους κατά τις οποίες η PFD έπεσε κάτω από 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, που σχετίζεται με συννεφιά και βροχές. Παρομοίως, ο αέρας VPD (Εικ. 1c) ήταν τυπικά στο εύρος 1-3 kPa αλλά ήταν πολύ χαμηλότερος κατά τη διάρκεια συννεφιασμένων και ψυχρότερων συνθηκών και υψηλότερος στις υψηλές θερμοκρασίες.

Η φωτοσυνθετική απόκριση στις αλλαγές στη θερμοκρασία των φύλλων, κατά μέσο όρο σε όλες τις αμπέλους και τις ημέρες των μετρήσεων, ακολούθησε καμπυλόγραμμο μοτίβο ($r^2 =$

0,98, $P < 0,01$) και αποκάλυψε το βέλτιστο στους $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Εικ. 2α). Οι ρυθμοί φωτοσύνθεσης στους 20 και $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ήταν, ωστόσο, τυπικά στο εύρος των $9 \pm 1\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$, υποδηλώνοντας έτσι μια ευρεία βέλτιστη τιμή. Εκτός αυτού του εύρους, οι ρυθμοί φωτοσύνθεσης μειώθηκαν σημαντικά σε πιο γραμμικό μοτίβο κατά 50% σε περίπου $3,9 \pm 0,2\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ στους $45\text{ }^{\circ}\text{C}$.

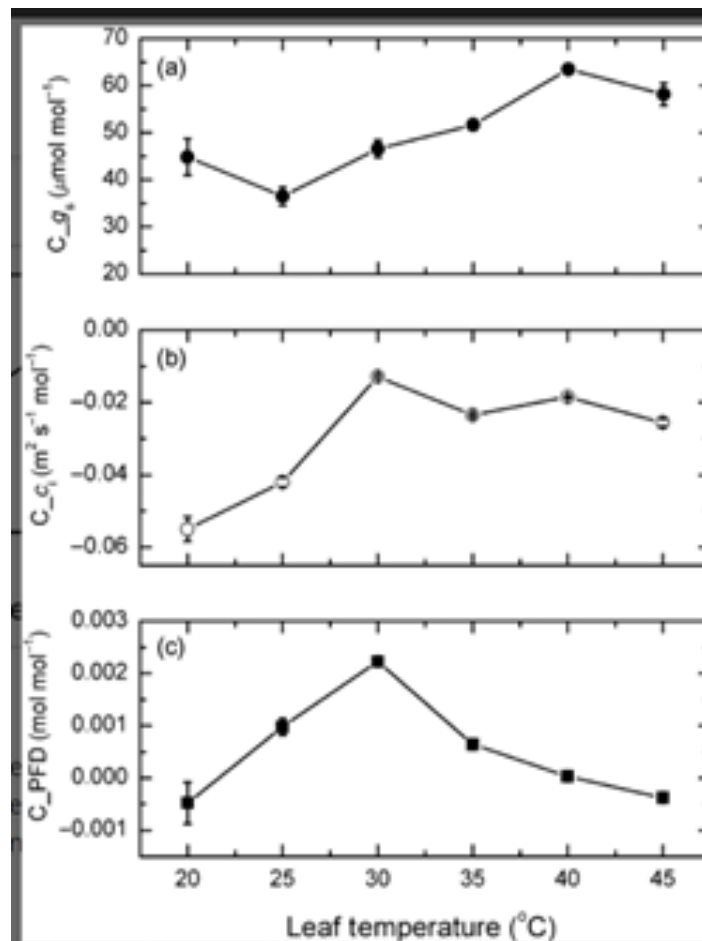


Εικ. 5: (a – c) Οι ρυθμοί φωτοσύνθεσης περιβάλλοντος (μέσος όρος \pm SE) μετρούνται επί τόπου και υπολογίζονται κατά μέσο όρο καθ' όλη τη διάρκεια της καλλιεργητικής περιόδου για τα φύλλα αμπέλου Semillon ως συνάρτηση της θερμοκρασίας των φύλλων (a), και ταυτόχρονα μετρούμενη στοματική αγωγιμότητα (b, g_s) και συγκέντρωση CO_2 (c, c_i). Αυτά τα δεδομένα συλλέχθηκαν χρησιμοποιώντας το σύστημα ανταλλαγής ανοιχτού αερίου LCA4 σε συνθήκες περιβάλλοντος CO_2 , θερμοκρασίας και ακτινοβολίας. Σε κάθε περίπτωση, η γραμμή είναι μια τετραγωνική συνάρτηση προσαρμοσμένη σε αυτά τα δεδομένα εκτός από τη στοματική αγωγιμότητα για την οποία η γραμμή είναι μια γραμμική συνάρτηση. πηγή: Greer & Weedon, (2011)

Οι μέσοι ρυθμοί στοματικής αγωγιμότητας σε σχέση με τη θερμοκρασία των φύλλων μειώθηκαν σε γραμμικό σχέδιο ($r^2 = 0,94$, $P < 0,0001$) από 20 έως $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ με ρυθμό $0,0016 \pm 0,0002\ \text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}\text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ για κάθε αύξηση της θερμοκρασίας στους $5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Ωστόσο, σε απόλυτους όρους, οι αλλαγές σε σχέση με τη θερμοκρασία ήταν σχετικά μικρές. Αντιθέτως, η εσωτερική συγκέντρωση CO_2 (Εικ. 2c) ακολούθησε ένα ευδιάκριτο καμπυλόγραμμο σχέδιο ($r^2 = 0,906$, $P < 0,045$), μειώθηκε από 20 έως περίπου $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ και στη συνέχεια αυξήθηκε ξανά από

35 έως 45 ° C. Οι διαφορές μεταξύ 20 και 45 ° C δεν ήταν σημαντικές και επίσης μεταξύ 25 και 35 ° C, αλλά όλες οι άλλες διαφορές ήταν πολύ σημαντικές.

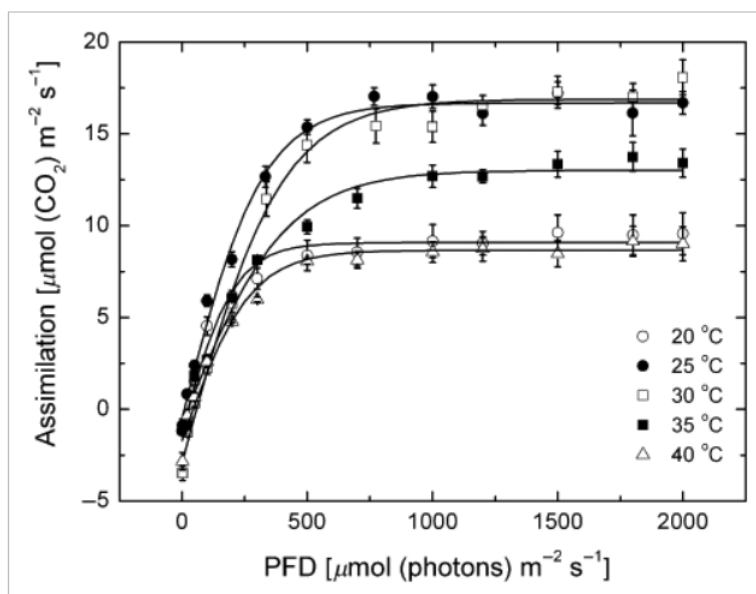
Υπήρχε μια πολύ σημαντική σχέση ($P < 0,0001$) μεταξύ της φωτοσύνθεσης και των μεταβλητών: στοματική αγωγιμότητα, εσωτερική συγκέντρωση CO₂ και PFD για κάθε ζώνη θερμοκρασίας φύλλων, που αντιπροσώπευε περίπου το 80% ή περισσότερο της διακύμανσης στη φωτοσύνθεση σε κάθε περίπτωση. Σε γενικές γραμμές, σε όλες τις θερμοκρασίες, η στοματική αγωγιμότητα αντιπροσώπευε το 25-60% της διακύμανσης, η εσωτερική συγκέντρωση CO₂ 30-70% της διακύμανσης και η PFD από 0 έως 30%. Οι συντελεστές μοντέλου, που προέρχονται από τη διαδικασία GLM, για καθεμία από αυτές τις μεταβλητές ως συνάρτηση της θερμοκρασίας των φύλλων φαίνονται στο Σχ. 3.



Εικ. 6: (a – c) Συντελεστές μοντελοποίησης (μέσος όρος ± SE) που προέρχονται από το γενικό γραμμικό μοντέλο που προσαρμόζεται μεταξύ της φωτοσύνθεσης των φύλλων Semillon που αναπτύσσονται σε συνθήκες πεδίου και της στοματικής αγωγιμότητας (a, C_g s), της εσωτερικής συγκέντρωσης CO₂ (b, C_c i) και της ροής φωτονίων πυκνότητα (PFD) (c, C_{PFD}) ως συνάρτηση της θερμοκρασίας των φύλλων. πηγή: Greer & Weedon, (2011)

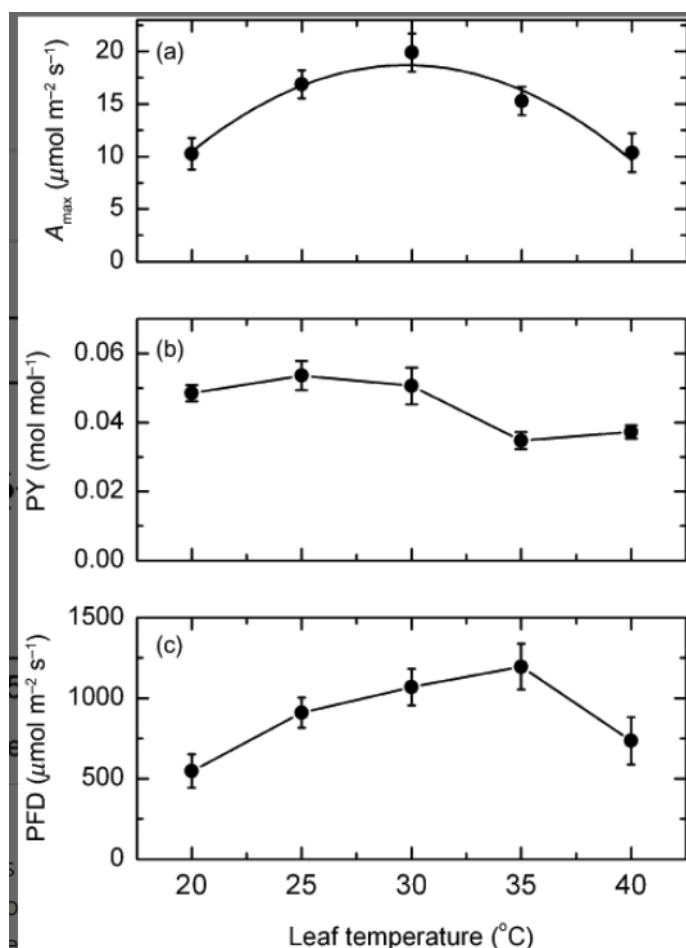
Ο συντελεστής για τη στοματική αγωγιμότητα (C_g) αυξήθηκε περισσότερο ή λιγότερο στους μέγιστους $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ υποδηλώνοντας την ευαισθησία της φωτοσύνθεσης σε αλλαγές στο g_s , καθώς αυξήθηκε με την αύξηση των θερμοκρασιών των φύλλων. Αντίθετα, ο συντελεστής εσωτερικής συγκέντρωσης CO_2 (C_c) συσχετίστηκε αρνητικά με τη φωτοσύνθεση, αλλά η φωτοσύνθεση φάνηκε να είναι λιγότερο ευαίσθητη στο c_i στους $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ και δεν σημειώθηκε μεγάλη αλλαγή στην ευαισθησία από 30 έως $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ ενώ ήταν ακόμα πιο ευαίσθητη στους $20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Διαφορετικός, για άλλη μια φορά, ήταν ο συντελεστής πυκνότητας ροής φωτονίων (C_{PFD}) που έδειξε ότι η φωτοσύνθεση δεν ήταν ευαίσθητη σε αλλαγές στην PFD στους $20, 40$ και $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ αλλά ευαίσθητη από τους 25 έως $35\text{ }^{\circ}\text{C}$. Αυτό μπορεί να αντικατοπτρίζει το γεγονός ότι οι PFD ήταν πιθανότατα μη περιοριστικοί κατά το μεγαλύτερο μέρος των μετρήσεων της περιόδου ανάπτυξης.

Η απόκριση της φωτοσύνθεσης σε θερμοκρασία φύλλου $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ήταν συγκρίσιμη με εκείνη στους $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ και και οι δύο ήταν σημαντικά χαμηλότερες, τουλάχιστον σε μέγιστους ρυθμούς, σε σύγκριση με όλες τις άλλες θερμοκρασίες (Εικ. 7). Δεν υπήρχε επίσης σημαντική διαφορά μεταξύ θερμοκρασιών φύλλων 25 και $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ στη φωτοσυνθετική απόκριση στις υψηλότερες εντάσεις φωτός, αλλά σε περιοριστικές εντάσεις φωτός υπήρχαν υψηλότεροι ρυθμοί φωτοσύνθεσης για τα φύλλα στους $25\text{ }^{\circ}\text{C}$. Για αυτά τα φύλλα στους $35\text{ }^{\circ}\text{C}$, η φωτοσυνθετική απόκριση ήταν ενδιάμεση μεταξύ των δύο άλλων ομάδων τόσο σε υψηλά όσο και σε χαμηλά PFD.



Εικ. 7: Ρυθμοί φωτοσύνθεσης (μέσος όρος \pm SE) μεμονωμένων φύλλων Semillon ως συνάρτηση της πυκνότητας ροής φωτονίων (PFD) σε πέντε διαφορετικές θερμοκρασίες φύλλων όπως υποδεικνύεται. Σε κάθε περίπτωση, οι μετρήσεις έγιναν χρησιμοποιώντας το σύστημα ανταλλαγής αερίων Li-Cor 6400 και το σύστημα φωτισμού 6400-02B. Η γραμμή είναι μια συνάρτηση υπερβολικής εφαιτομένης που προσαρμόζεται στα δεδομένα σύμφωνα με τους Greer & Halligan (2001). Όλες οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε αμπέλια που καλλιεργούνται σε χωράφι. πηγή: Greer & Weedon, (2011)

Η προσαρμογή της μη γραμμικής υπερβολικής εφαπτομένης σε αυτά τα δεδομένα και η ανάλυση των αποκρίσεων έναντι της θερμοκρασίας των φύλλων έδειξε ότι ο μέγιστος ρυθμός φωτοσύνθεσης κορεσμένου με φως, A_{max} , κυμαινόταν μεταξύ $16,9 \pm 1,3$ και $19,9 \pm 1,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ μεταξύ 25 και 30 ° C (Εικ. 8a), αντίστοιχα, και αυτή η διαφορά δεν ήταν σημαντική ($P > 0,05$).



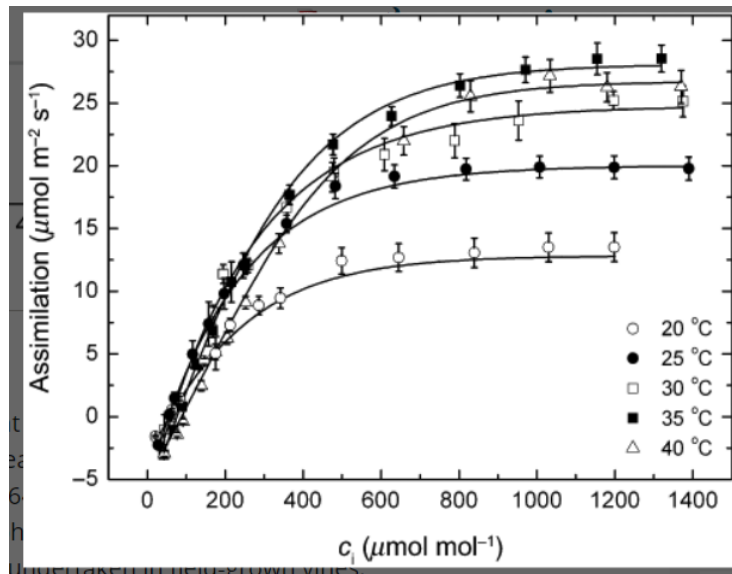
Εικ. 8: (a – c) Μέγιστοι ρυθμοί φωτοσύνθεσης με κορεσμένο φως (μέσος όρος \pm SE) των φύλλων Semillon (a), οι φαινόμενες αποδόσεις φωτονίων (PY) (b) και η κορεσμένη φωτοσύνθεση πυκνότητας ροής φωτονίων (PFD) (c) ως λειτουργία της θερμοκρασίας των φύλλων. Σε όλες τις περιπτώσεις, αυτά τα δεδομένα προήλθαν από τις καμπύλες απόκρισης φωτός και την εφαρμογή μοντέλου. Σε κάθε περίπτωση, οι μεμονωμένες μετρήσεις φύλλων πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας το σύστημα ανταλλαγής αερίων Li-Cor 6400 και σύστημα φωτισμού 6400-02B. Η γραμμή που προσαρμόζεται στους φωτοσυνθετικούς ρυθμούς είναι μια τετραγωνική συνάρτηση. Πηγή: Greer & Weedon, (2011)

Ωστόσο, ένα μέγιστο μειώθηκε σημαντικά ($P < 0,05$) στους 35 ° C κατά 23% και κατά άλλο 25% στους 40 ° C. Οι ρυθμοί στους 20 και 40 ° C δεν ήταν σημαντικά διαφορετικοί. Συνολικά, υπήρξε μια πολύ σημαντική επίδραση της θερμοκρασίας των φύλλων στο A_{max} ($P = 0,004$) και αντιπροσώπευε περίπου το 60% της διακύμανσης. Αυτά τα δεδομένα αποκάλυψαν ότι η φωτοσύνθεση, κορεσμένη από το φως είχε αξιοσημείωτη εξάρτηση από τη θερμοκρασία, με σχετικά ευδιάκριτο βέλτιστο στους 30 ° C ενώ σε συγκεντρώσεις CO_2 περιβάλλοντος.

Υπήρξαν κάποιες διαφορές στην φαινομενική απόδοση φωτονίου (Εικ. 8b), η οποία κυμαινόταν από το μέγιστο $0,0536 \pm 0,0040 \text{ mol (CO}_2\text{) mol (φωτόνια)}^{-1}$ στους 25°C έως τουλάχιστον $0,0347 \pm 0,0025 \text{ mol CO}_2 \text{ mol (φωτόνια)}^{-1}$ στους 35°C και αυτή η διαφορά ήταν σημαντική ($P < 0,001$). Μεταξύ όλων των άλλων θερμοκρασιών φύλλων, οι διαφορές στις αποδόσεις φωτονίων δεν ήταν σημαντικά διαφορετικές. Έτσι, η βέλτιστη θερμοκρασία για περιορισμένη φωτοσύνθεση ήταν μεταξύ 20 και 30°C . Στατιστικά, η απόδοση του φωτονίου εξαρτάται μόνο ασθενώς από τη θερμοκρασία ($P < 0,04$) που αντιστοιχούσε στο 45% της διακύμανσης.

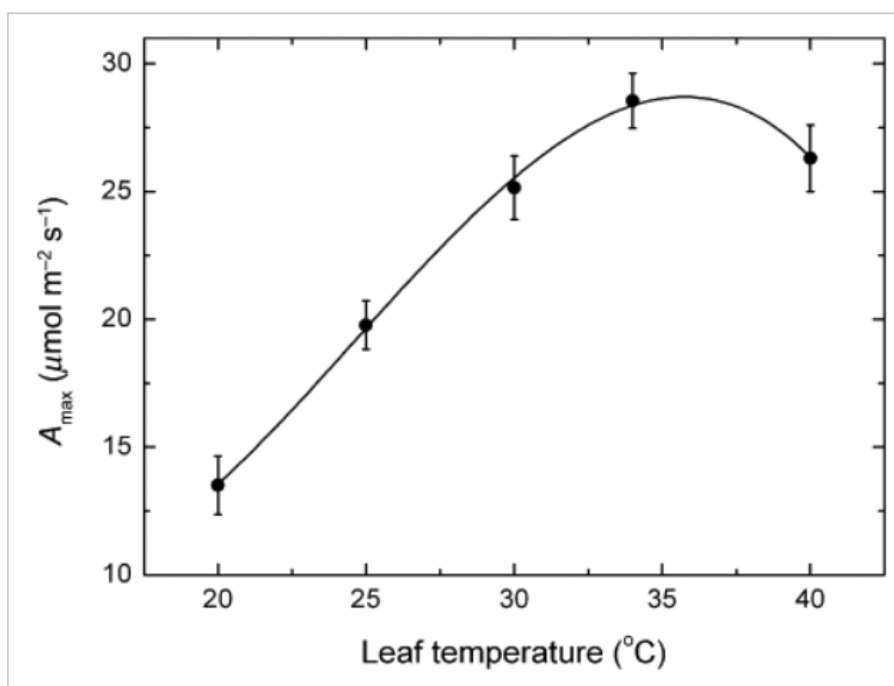
Ο κορεσμός του φωτοσυνθετικού φωτός σημειώθηκε σε PFD που κυμαίνονταν από $550 \mu \text{ mol (φωτόνια) mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ στους 20°C έως $1200 \mu \text{ mol (φωτόνια) mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ στους 35°C (Εικ. 8c) και μειώθηκε σε $750 \mu \text{ mol (φωτόνια) mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ στους 40°C . Υπήρχε μια σχετικά έντονη εξάρτηση θερμοκρασίας, με τον κορεσμό του φωτός σχεδόν διπλασιασμένο μεταξύ των χαμηλότερων και υψηλότερων θερμοκρασιών. Συνολικά, υπήρχε μια σημαντική εξάρτηση θερμοκρασίας ($P < 0,03$), με τον υψηλότερο κορεσμό φωτός να εμφανίζεται στους 35°C .

Η αύξηση της θερμοκρασίας των φύλλων επηρέασε τόσο την αρχική κλίση της καμπύλης αφομοίωσης - συγκέντρωσης CO_2 χλωροπλάστη (A / C_c) (απόδοση καρβοξυλίωσης) όσο και τη μέγιστη, κορεσμένη με CO_2 , φωτοσυνθετικό ρυθμό (Εικ. 9). Η κορεσμένη φωτοσύνθεση CO_2 στους 20°C έφτασε το μέγιστο των $15,0 \pm 0,2 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, σχεδόν διπλάσια από αυτήν στο CO_2 περιβάλλοντος, ενώ στους 25 και 30°C , υπήρξαν πολύ μικρότερες αυξήσεις στους μέγιστους ρυθμούς φωτοσύνθεσης. Στις δύο υψηλότερες θερμοκρασίες, ο κορεσμός CO_2 είχε και πάλι σημαντική επίδραση στους μέγιστους ρυθμούς φωτοσύνθεσης, αυξάνοντας σχεδόν διπλάσιο σε σύγκριση με εκείνο στο CO_2 περιβάλλοντος



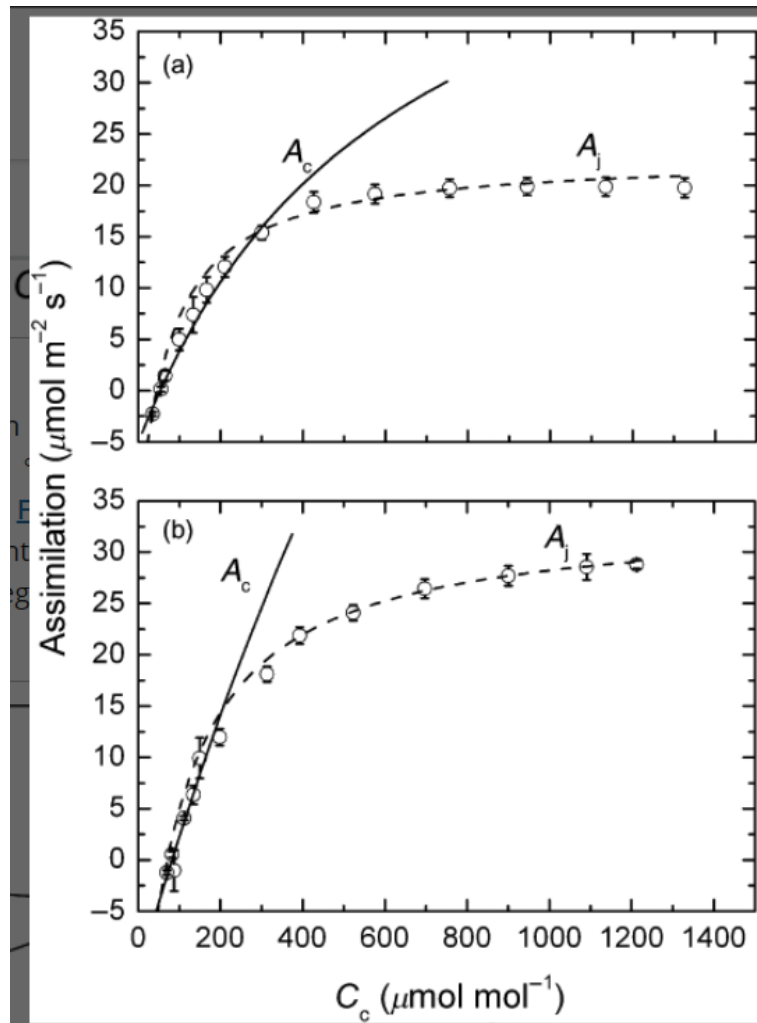
Εικ. 9: Οι ρυθμοί φωτοσύνθεσης (μέσος όρος \pm SE) των φύλλων Semillon ως συνάρτηση της συγκέντρωσης του χλωροπλαστικού CO₂ σε πέντε διαφορετικές θερμοκρασίες φύλλων, όπως υποδεικνύεται. Σε κάθε περίπτωση, οι μεμονωμένες μετρήσεις φύλλων πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας το σύστημα ανταλλαγής αερίων Li-Cor 6400 και το σύστημα φωτισμού 6400-02B. Οι γραμμές που προσαρμόζονται σε αυτά τα δεδομένα προέρχονται από το μοντέλο φωτοσύνθεσης C3 σύμφωνα με τους Farquhar et al. (1980). Όλες οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε αμπέλια που καλλιεργήθηκαν στο χωράφι. Πηγή: Greer & Weedon, (2011)

Οι κορεσμένοι με CO₂ φωτοσυνθετικοί ρυθμοί σε όλο το εύρος θερμοκρασιών (Εικ. 10) εξαρτάται καμπυλόγραμμα από τη θερμοκρασία των φύλλων ($r^2 = 0,99$, $P < 0,04$), με ένα αρκετά ευδιάκριτο βέλτιστο στους περίπου 36 ° C. Η βέλτιστη θερμοκρασία με κορεσμό CO₂ ήταν επομένως σημαντικά υψηλότερη από ό, τι όταν η φωτοσύνθεση ήταν κορεσμένη με φως σε συγκεντρώσεις CO₂ περιβάλλοντος και επίσης από τους προσδιορισμούς πεδίου.

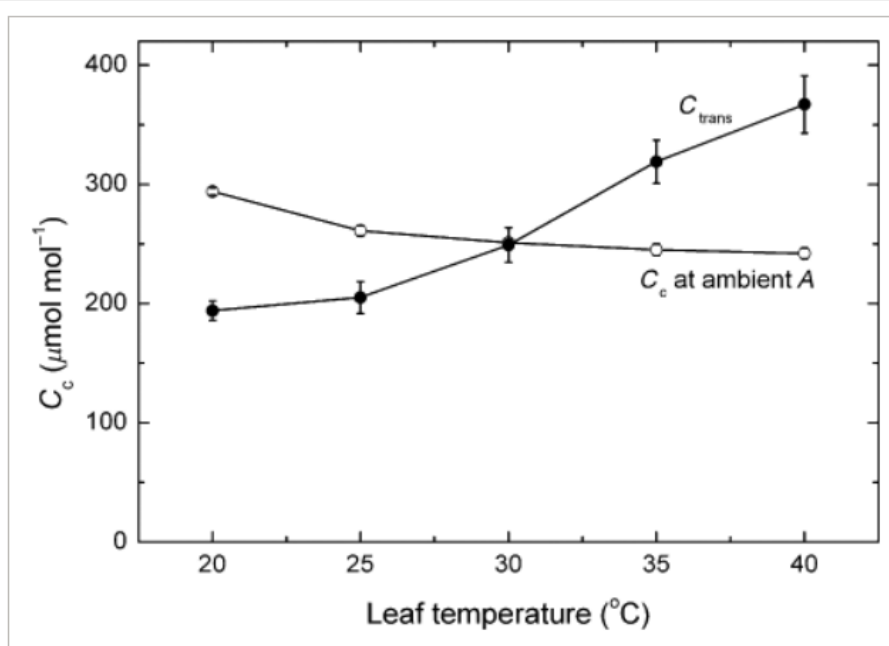


Εικ. 10: Μέγιστοι ρυθμοί φωτοσύνθεσης CO₂ (μέσος όρος ± SE) των φύλλων Semillon ως συνάρτηση της θερμοκρασίας των φύλλων και προέρχονται από τις καμπύλες A / c i. Η προσαρμοσμένη γραμμή είναι σε τετραγωνική συνάρτηση. Πηγή: Greer & Weedon, (2011)

Παραδείγματα προσαρμογών του μοντέλου φωτοσύνθεσης στις αποκρίσεις A / c στους 25 και 35 ° C φαίνονται στην εικ. 11. Αυτό δείχνει τη μετατόπιση από την περιορισμένη αφομοίωση της καρβοξυλίωσης (A γ) στην αναγέννηση RuBP - περιορισμένη αφομοίωση (A j) με αυξανόμενη συγκέντρωση CO₂ χλωροπλαστών (C c) και την επίδραση της θερμοκρασίας στη μετάβαση. Αυτή η αλλαγή στη μετάβαση (C trans) εμφανίζεται γενικότερα σε όλες τις θερμοκρασίες των φύλλων στο Σχ. 9, μαζί με τη συγκέντρωση χλωροπλάστης CO₂ για αφομοίωση που μετράται σε συγκεντρώσεις CO₂ περιβάλλοντος (360-380 μ mol mol⁻¹) και υψηλή ένταση φωτός για κάθε θερμοκρασία. Το j περιορίζει τη φωτοσύνθεση όταν το C c είναι μεγαλύτερο από το C trans και εάν το C c είναι μικρότερο από το C trans τότε το A c περιορίζει τη φωτοσύνθεση (Yamori et al. 2010). Έτσι, μεταξύ 20 και 30 ° C, όπου το C c ήταν σημαντικά υψηλότερο από το C trans, η φωτοσύνθεση περιορίστηκε έντονα από την αναγέννηση RuBP, ενώ στους 30 ° C και άνω, το C trans αυξήθηκε σημαντικά πάνω από το C c, επομένως η φωτοσύνθεση περιορίστηκε έντονα από το RuBP καρβοξυλίωση.

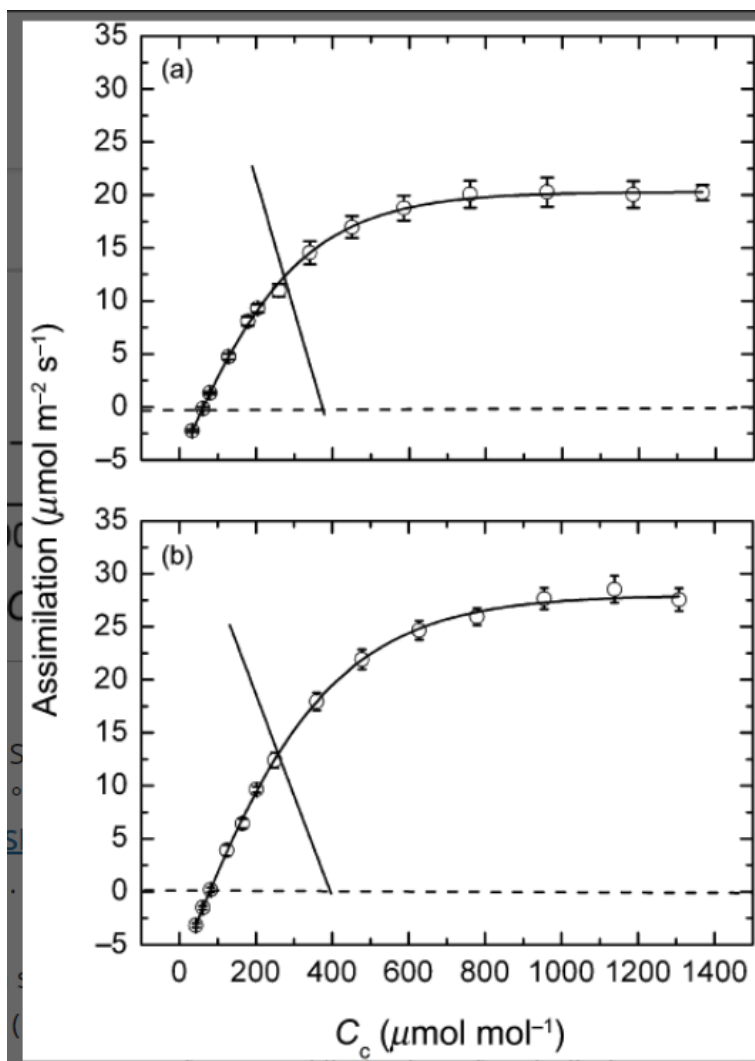


Εικ. 11: (a – b) Ρυθμοί φωτοσύνθεσης (μέσος όρος \pm SE) ως συνάρτηση της συγκέντρωσης CO_2 χλωροπλαστών στους 20°C (a) και 35°C (b) απεικονίζονται ως συμπαγείς και ανοιχτοί κύκλοι. Οι συμπαγείς και διακεκομμένες γραμμές ταιριάζουν με τους Farquhar et al. (1980) μοντέλο φωτοσύνθεσης C_3 και είναι για ρυθμούς φωτοσύνθεσης που περιορίζονται από την καρβοξυλίωση (A_c) και από την αναγέννηση 1,5 - διφωσφορικού ριβουλόζης (RuBP) (A_j), αντίστοιχα. Πηγή: Greer & Weedon, (2011)



Εικ. 12: Η συγκέντρωση του χλωροπλαστικού CO₂ (μέσος όρος ± SE) στην οποία η μετάβαση από την αναγέννηση 1,5 - διφωσφορικής ριβουλόζης (RuBP) σε καρβοξυλίωση RuBP - περιορίστηκε η αφομοίωση ως συνάρτηση της θερμοκρασίας των φύλλων (κλειστά σύμβολα). Επιπλέον, δείχνεται η συγκέντρωση χλωροπλάστης CO₂ για τον ρυθμό αφομοίωσης που μετράται σε συγκέντρωση CO₂ περιβάλλοντος (360–390 μ mol mol⁻¹) και 900 μ mol (φωτόνια) m⁻² s⁻¹ (ανοιχτά σύμβολα). Πηγή: Greer & Weedon, (2011)

Παραδείγματα προσαρμογής της «λειτουργίας τροφοδοσίας» των Farquhar & Sharkey (1982) σε κάθε καμπύλη A / ci σε θερμοκρασίες φύλλων 25 και 35 ° C φαίνονται στο Σχ. 10 και οι κλίσεις της «λειτουργίας τροφοδοσίας». Επιπλέον, φαίνονται οι στοματικές αγωγές που μετρώνται κατά τη διάρκεια κάθε καμπύλης A / ci καθώς και η σχετική μέτρηση του στοματικού περιορισμού της φωτοσύνθεσης. Η μετρούμενη στοματική αγωγιμότητα και η κλίση λειτουργίας τροφοδοσίας μειώθηκαν σημαντικά με την αύξηση της θερμοκρασίας των φύλλων, και οι δύο συμφωνούν με μια μειωμένη στοματική αγωγιμότητα που συμβαίνει σε υψηλές θερμοκρασίες φύλλων. Αντίθετα, η σχετική μέτρηση του περιορισμού των στοματικών αυξήθηκε με την αύξηση της θερμοκρασίας των φύλλων από 15 σε 35%.



Εικ. 13: Ρυθμοί φωτοσύνθεσης (μέσος όρος \pm SE) ως συνάρτηση της συγκέντρωσης CO_2 χλωροπλαστών στους 25 °C (a) και 35 °C (b) και της «συνάρτησης τροφοδοσίας» (ευθείες γραμμές) που υπολογίζονται σύμφωνα με τους Farquhar & Sharkey (1982) υποθέτοντας ότι συγκέντρωση CO_2 περιβάλλοντος 390 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Πηγή: Greer & Weedon, (2011)

Η μελέτη των Greer & Weedon, (2011) επιβεβαίωσε ότι τα φύλλα αμπέλου Semillon που αναπτύσσονται σε συνθήκες αμπελώνα, συνήθως εκτίθενται σε υψηλές θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια της καλλιεργητικής περιόδου, αλλά ιδιαίτερα στα μέσα έως τα τέλη του καλοκαιριού. Οι θερμοκρασίες του αέρα ξεπέρασαν τους 35 °C τουλάχιστον στο 33% των ημερών και οι θερμοκρασίες κορυφώθηκαν στους 43 °C. Τέτοιες θερμοκρασίες είναι συχνό φαινόμενο σε αυτήν και σε άλλες περιοχές της Αυστραλίας (Sadras & Soar, 2009) όπου θερμικά συμβάντα με θερμοκρασίες άνω των 40 °C μπορούν να διατηρηθούν για αρκετές εβδομάδες. Το κλίμα του αμπελώνα ήταν επίσης σχετικά ξηρό, με ελλείμματα ατμοσφαιρικής τάσης ατμών συνήθως μεταξύ 2 και 4 kPa το καλοκαίρι (Rogiers et al. 2009).

Οι φωτοσυνθετικοί ρυθμοί, κατά μέσο όρο καθ' όλη τη διάρκεια της σεζόν, φαινόταν να εγκλιματιστούν περισσότερο προς το χαμηλότερο εύρος θερμοκρασιών, με μια ευρεία βέλτιστη θερμοκρασία μεταξύ 20 και 30 ° C. Πάνω από αυτό, οι φωτοσυνθετικοί ρυθμοί μειώθηκαν σημαντικά σε χαμηλούς ρυθμούς στους 45 ° C. Ο Kriedemann (1968) έδειξε επίσης μια παρόμοια φωτοσυνθετική απόκριση θερμοκρασίας σε καλλιέργεια *V. vinifera* cv.

Οι Yu et al., (2009) έδειξαν επίσης τη θερμοκρασία στην απόκριση της φωτοσύνθεσης των αμπελοκαλλιεργημένων φύλλων (*V. vinifera* × *Vitis labrusca* cv. Campbell's Early and Kyoho), που εξήχθησαν από ημερήσιες μετρήσεις, να είναι η βέλτιστη στους 30 ° C. Ενώ δεν δόθηκαν συνθήκες ανάπτυξης σε αυτήν την τελευταία μελέτη, οι υβριδικοί αμπελώνες έφτασαν σε μέγιστη θερμοκρασία φύλλου περίπου 30 ° C, ενώ οι άμπελοι Σουλτανίνα αναπτύχθηκαν σε παρόμοιο κλίμα με αυτό της μελέτης των Greer & Weedon, (2011). Η φωτοσυνθετική απόκριση θερμοκρασίας δεν δόθηκε, αλλά για το *V. vinifera* cv. Kékfrankos οι μέγιστες θερμοκρασίες του αέρα ήταν χαμηλότερες από αυτές που αναφέρθηκαν, ενώ οι φωτοσυνθετικοί ρυθμοί ήταν κάπως υψηλότεροι (Zsófi et al. 2009a). Φαίνεται πιθανότατα ότι η φωτοσυνθετική απόκριση θερμοκρασίας κάθε ποικιλίας αμπέλου έχει εγκλιματιστεί στις διαφορετικές συνθήκες ανάπτυξης, σύμφωνα με τη βιβλιογραφία για άλλα είδη (Slatyer 1977; Ferrar, Slatyer & Vranjic 1989; Sayed et al. 1989). Ωστόσο, οι μετρήσεις πεδίου επιβεβαίωσαν ότι οι φωτοσυνθετικοί ρυθμοί μειώθηκαν όταν τα φύλλα Semillon εκτέθηκαν σε υψηλές θερμοκρασίες (Haldimann & Feller 2004, 2005; Wise et al. 2004). Υπάρχει, ωστόσο, ανάγκη διάκρισης μεταξύ των επιβαλλόμενων βραχυπρόθεσμων κατεργασιών υψηλής θερμοκρασίας (Faria et al. 1996; Haldimann & Feller 2005; Hamilton et al. 2008; Hüve et al. 2011) σε σύγκριση με τα φυτά που καλλιεργούνται σε υψηλή θερμοκρασία περιβάλλοντος (π.χ. Xu & Baldocchi 2003; Wise et al. 2004; Juárez - Lopez, Escudero & Mediavilla 2008; Dillaway & Kruger 2010) επειδή ο εγκλιματισμός στις συνθήκες ανάπτυξης μπορεί να εξηγεί ορισμένες διαφορές στην απόκριση.

Αν και η μέση στοματική αγωγιμότητα μειώθηκε με την αύξηση των θερμοκρασιών (σχήμα. 2), η αλλαγή ήταν σχετικά μικρή σε σύγκριση με άλλες μελέτες (Haldimann & Feller 2004). Ωστόσο, οι στοματικές αγωγές του Semillon εμφανίστηκαν σχετικά χαμηλές (Zsófi et al. 2009a) αν και αυτό οφείλεται εν μέρει στο μέσο όρο ολόκληρης της καλλιεργητικής περιόδου (Zsófi et al. 2009b). Παρ' όλα αυτά, οι στοματικές αγωγές ήταν σύμφωνες με αυτήν την ποικιλία όπου τα άμεσα διαθέσιμα εδάφη (RAW) ήταν κατά μέσο όρο 40% (Rogiers et al. 2009). Παρομοίως, οι τιμές είναι συγκρίσιμες με εκείνες που μετρώνται στην ίδια ποικιλία σε κοντινούς αμπελώνες όπου το RAW κυμαινόταν από 35 έως 82% και επίσης σε συγκρίσιμο δυναμικό νερού φύλλων νερού (Rogiers et al. 2011). Οι χαμηλές στοματικές αγωγές μπορεί επίσης να σχετίζονται με την ετεροβαρική φύση των φύλλων σταφυλιών (Karabourniotis, Bournman &

Nikolopoulos 2000) ειδικά με ελλείμματα υψηλής τάσης ατμών (Düring 1992) που σηματοδοτούν αυτήν την περιοχή.

Η μείωση της μέσης στοματικής αγωγιμότητας με την αύξηση της θερμοκρασίας υποδηλώνει ότι το στοματικό κλείσιμο μπορεί να μην ήταν η μόνη αιτία της υψηλής θερμοκρασίας - προκαλούμενης μείωσης της φωτοσύνθεσης, ειδικά καθώς η εσωτερική συγκέντρωση CO₂ αυξήθηκε σημαντικά (Faria et al. 1996; Law & Crafts - Brandner 1999 ; Haldimann & Feller 2004). Ωστόσο, από τη γενική γραμμική μοντελοποίηση των μετρήσεων πεδίου, η φωτοσύνθεση των φύλλων Semillon στον αμπελώνα σε κάθε ζώνη θερμοκρασίας φύλλου φάνηκε να είναι υπό αρκετά αυστηρό στοματικό και εσωτερικό έλεγχο συγκέντρωσης CO₂ καθώς και με την επικρατούσα PFD. Ωστόσο, η έκταση του ελέγχου διέφερε ανάλογα με τη θερμοκρασία των φύλλων. σε ψυχρότερες θερμοκρασίες συσχετίστηκε αναλογικά περισσότερο (70%), αν και αρνητικά, με το c_i αλλά ο έλεγχος μετατοπίστηκε στη συσχέτιση με τη στοματική αγωγιμότητα (45-60%) σε θερμοκρασίες πάνω από 35 ° C. Αντίθετα, η PFD προφανώς δεν συσχετίστηκε με τη φωτοσύνθεση των φύλλων Semillon στα δύο άκρα της θερμοκρασίας, αλλά στους 30 ° C υπήρχε ίση συσχέτιση της φωτοσύνθεσης με την PFD, τη στοματική αγωγιμότητα και την εσωτερική συγκέντρωση CO₂. Η αποτυχία απόδειξης μιας επίδρασης της PFD σχετίζεται με τις φωτοσυνθετικές μετρήσεις που διεξήχθησαν κυρίως υπό συνθήκες φωτισμού. Αυτή η ανάλυση, επομένως, υποδηλώνει ότι η φωτοσυνθετική απόκριση των φύλλων Semillon σε υψηλές θερμοκρασίες ανάπτυξης ήταν πιθανότατα μη-στοματική σε αντίθεση με αυτήν όταν εκτέθηκε για μικρές περιόδους σε υψηλή θερμοκρασία (Greer & Weston, 2010).

Φυσικά, η φωτοσύνθεση των φύλλων Semillon ήταν υπό πολύ αυστηρό έλεγχο από PFD κάτω από τον κορεσμό, όπως φαίνεται από τις καμπύλες απόκρισης φωτός (σχήμα. 4). Ωστόσο, αυτή η απόκριση εξαρτάται επίσης σε μεγάλο βαθμό από τη θερμοκρασία. Η αποτελεσματικότητα της φωτοσύνθεσης σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού (απόδοση φωτονίων) δεν επηρεάστηκε έντονα από τις θερμοκρασίες προς το χαμηλό άκρο του εύρους αλλά, προς το ανώτερο εύρος θερμοκρασίας, μειώθηκε (σχήμα 5). Αυτή η μείωση της απόδοσης φωτονίων έχει επίσης παρατηρηθεί σε άλλα είδη C₃ όπως το *Encelia californica* (Ehrlinger & Björkman 1977) και το *Avena sativa*, το *Agropyron desertorum* και το *Hordeum vulgare* (Ehrlinger & Pearcy 1983) καθώς και το *Dactylis glomerata* (Peri, Moot & McNeil 2005)) και πατάτας (Fleisher, Timlin & Reddy, 2006) ενώ για το *Glycine max*, η απόδοση του φωτονίου ήταν αμετάβλητη μεταξύ 20 και 40 ° C, αν και μετρήθηκε στα 1000 $\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$ (Harley, Weber & Gates 1985). Η επαγόμενη από υψηλή θερμοκρασία μείωση της απόδοσης φωτονίων, τουλάχιστον στο είδος C₃, γενικά θεωρείται ότι προκαλείται από διαφορετικούς συντελεστές θερμοκρασίας για τις δραστηριότητες καρβοξυλάσης και οξυγονάσης του Rubisco (Osmond 1981), αυξημένη

αναστολή O₂ της απόδοσης φωτονίων (Ehrlinger & Björkman, 1977) και μια αύξηση στη φωτοαναπνοή (Oberhuber & Edwards, 1993).

Το PFD στο οποίο η φωτοσύνθεση των φύλλων Semillon έγινε ελαφρώς κορεσμένη εξαρτάται ακόμη περισσότερο από τη θερμοκρασία από την απόδοση του φωτονίου, μετατοπίζοντας προς τα πάνω από περίπου 500 μmol (φωτόνια) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ στους 20 ° C έως 1200 μmol (φωτόνια) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ στους 35 ° C, υπερδιπλασιάζοντας έτσι. Ο ελαφρύς κορεσμός σε άλλες ποικιλίες αμπέλου (White Riesling και Zinfandel) αυξήθηκε επίσης με την αύξηση της θερμοκρασίας, τουλάχιστον έως 25-30 ° C [1000–1100 μmol (φωτόνια) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] αλλά στη συνέχεια προφανώς παρέμεινε αμετάβλητο σε υψηλότερο θερμοκρασίες (Schultz 2003). Η φωτοσύνθεση των φύλλων Semillon στους 40 ° C κορέστηκε επίσης σε σχετικά χαμηλή PFD σε σύγκριση με τις χαμηλότερες θερμοκρασίες. Ίσως η μείωση του κορεσμού φωτός σε υψηλές θερμοκρασίες ήταν συνέπεια της μειωμένης δραστηριότητας καρβοξυλάσης σε σχέση με τη δραστηριότητα οξυγονάσης στις υψηλές θερμοκρασίες (Osmond 1981), οδηγώντας σε ταυτόχρονη μείωση της ζήτησης ATP και NADPH.

Σε όλες τις μελέτες, φαίνεται ότι ο φωτοσυνθετικός ελαφρύς κορεσμός αυξήθηκε γενικά με την αύξηση των θερμοκρασιών των φύλλων, αντανακλώντας την υψηλότερη μεταβολική ζήτηση που συμβαίνει με αυτές τις αυξημένες θερμοκρασίες. Επιπλέον, όπως δείχνουν αρκετές από αυτές τις μελέτες, υπήρχε ένα ανώτερο όριο θερμοκρασίας στον κορεσμό του φωτός που καθορίστηκε από τις συνθήκες ανάπτυξης. Είναι αξιοσημείωτο ότι υπήρχε υψηλός βαθμός συμμόρφωσης στον κορεσμό PFD (1000–1200 μmol $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) σε αυτά τα πολύ διαφορετικά είδη στη μέγιστη θερμοκρασία τους, παρόλο που η πραγματική μέγιστη θερμοκρασία διέφερε. Ίσως αυτή είναι εγγενής ιδιότητα των ελαφριών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης C₃.

Οι μέγιστοι ρυθμοί φωτοσύνθεσης για τα φύλλα Semillon σε ελαφρύ κορεσμό εξαρτώνταν επίσης σε μεγάλο βαθμό από τη θερμοκρασία, σε κάπως καμπυλόγραμμο σχέδιο με βέλτιστο στους 30 ° C. Ομοίως για τις ποικιλίες αμπέλου *V. vinifera* White Riesling και Zinfandel, η ελαφριά κορεσμένη φωτοσύνθεση αυξήθηκε στο μέγιστο στους 25-30 ° C και μειώθηκε σε υψηλότερες θερμοκρασίες (Schultz 2003). Οι ελαφρές κορεσμένες ταχύτητες για τα είδη *Nothofagus* που καλλιεργήθηκαν σε δροσερή εποχή ακολούθησαν επίσης καμπυλόγραμμο μοτίβο αλλά ήταν βέλτιστοι στους 25 ° C (Sun & Sweet 1996). Αυτά τα διαφορετικά πρότυπα απόκρισης θερμοκρασίας μεταξύ των ειδών C₃ και C₄ μπορεί να σχετίζονται με τις υψηλότερες ενεργειακές απαιτήσεις των ειδών C₃ με φωτοαναπνοή από ό, τι τα είδη C₄, ειδικά στις υψηλότερες θερμοκρασίες (Ehrlinger & Björkman 1977; Osmond 1981).

Σε όλο το εύρος θερμοκρασιών, οι μέσες τιμές V_{max} και J_{max} ήταν κατά μέσο όρο 20–100 και 60–170 μmol $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, αντίστοιχα, και σύμφωνα με τις περιοχές που

αναφέρθηκαν για άλλα αμπέλια όπως το Tempranillo (Maroco et al. 2002) και White Riesling και Zinfandel (Schultz 2003). Γενικότερα, τα V_{cmax} και J_{max} για τα φύλλα Semillon ταιριάζουν επίσης με αυτά για το ευρύ φάσμα ειδών που αναφέρονται από τους Kattge & Knorr (2007). Αυτά τα αποτελέσματα επιβεβαιώνουν επίσης το συμπέρασμά τους ότι η θερμοκρασία ανάπτυξης έχει μικρή επίδραση σε αυτές τις παραμέτρους, δεδομένου ότι τα αμπέλια Semillon αναπτύχθηκαν σε μια μέση θερμοκρασία ημέρας $33^{\circ}C$ και γενικά υψηλότερη από ό, τι για πολλές από αυτές τις άλλες μελέτες. Για τα φύλλα Semillon, η ανάλυση της θερμοκρασιακής εξάρτησης των V_{cmax} και J_{max} κατέδειξε σαφώς ότι οι βέλτιστες θερμοκρασίες τόσο για την καρβοξυλίωση RuBP όσο και για την αναγέννηση RuBP ήταν κοντά στους $40^{\circ}C$. Αντιθέτως, για τις ποικιλίες αμπέλων White Riesling και Zinfandel, το V_{cmax} ήταν βέλτιστο στους $35^{\circ}C$ και J_{max} στους περίπου $28^{\circ}C$ (Schultz 2003). Ωστόσο, ήταν αξιοσημείωτο ότι στις αντίστοιχες κριτικές των Medlyn et al. (2002) και Kattge & Knorr (2007), αρκετά διαφορετικά είδη έχουν το βέλτιστο και για τις δύο διεργασίες στους $\pm 2,5$ των $40^{\circ}C$. Και οι δύο μελέτες παρέχουν επίσης ισχυρές ενδείξεις ότι οι συνθήκες ανάπτυξης επηρεάζουν σημαντικά τις βέλτιστες θερμοκρασίες αυτών των δύο διαδικασιών. Ωστόσο, οι μέσες θερμοκρασίες ημέρας στην μελέτη των Greer & Weedon (2011) φάνηκαν να είναι πέραν αυτής των περισσότερων μελετών που αναφέρθηκαν σε αυτές τις δύο κριτικές, αλλά το βέλτιστο της θερμοκρασίας του Semillon φαίνεται να ταιριάζει περισσότερο με τις συνθήκες ανάπτυξης ίσως περισσότερο από ότι σε αυτές τις άλλες μελέτες. Επιπλέον, πολλές από τις μελέτες που εξέτασαν τις επιδράσεις της θερμοκρασίας στο V_{cmax} και J_{max} αφορούσαν φυτά ή / και συνθήκες θερμοκηπίου και συχνά αναπτύχθηκαν σε λιγότερο από τη βέλτιστη ακτινοβολία. Πολύ λίγες μελέτες έχουν πραγματοποιήσει τέτοιες μετρήσεις των πλήρως αναπτυγμένων φυτών που καλλιεργούνται σε συνθήκες αγρού (βλ. Medlyn et al. 2002; Kattge & Knorr 2007). Μια άλλη εξαίρεση είναι εκείνη του Haldimann & Feller (2004) που χρησιμοποίησε αποσπασμένα φύλλα από δέντρα *Quercus rubescens* που καλλιεργούνται σε χωράφι για να εκτιμήσει τη φωτοσύνθεση σε υψηλές θερμοκρασίες και κατέληξε στο συμπέρασμα ότι η μειωμένη φωτοσύνθεση δεν οφείλεται στη στοματική αγωγιμότητα αλλά μάλλον στη μείωση της ενεργοποίησης του Rubisco. Είναι προφανές, ωστόσο, ότι η πολύ ανεκτική απόκριση υψηλής θερμοκρασίας των V_{cmax} και J_{max} στα φύλλα Semillon συμβαδίζει καλά με το ζεστό κλίμα, στο οποίο αναπτύχθηκαν τα αμπέλια. Παραμένει ασαφές γιατί πολλά άλλα είδη C3 που αναπτύσσονται σε ψυχρότερες συνθήκες θα πρέπει επίσης να έχουν μια φαινομενική απόκριση υψηλής θερμοκρασίας, αλλά χρειάζονται περισσότερες μελέτες πεδίου με συγκρίσιμες συνθήκες ανάπτυξης για την επίλυση αυτού του ζητήματος.

Η συγκέντρωση του χλωροπλάστη CO₂ (C_c) στην οποία η μετατόπιση του Semillon φεύγει από την αναγέννηση RuBP - περιορίζεται στην καρβοξυλίωση RuBP - η περιορισμένη αφομοίωση ήταν τυπικά περίπου 200-350 μ mol mol⁻¹ σε όλες τις θερμοκρασίες (σχήμα. 10). Αυτά γενικά συμμορφώνονται με το εύρος που αναφέρθηκε από τους Manter & Kerrigan (2004) για ορισμένα είδη και συμβαδίζουν με τη μετάβαση c που ανέφεραν οι Walcroft et al. (1997) για *P. radiata*. Ενώ υπάρχει μεγάλο ενδιαφέρον για τις μεθόδους για τον προσδιορισμό της μετάβασης c ή C_c (Gu et al. 2010), η επίδραση της θερμοκρασίας στη μετάβαση φαίνεται ότι έχει μελετηθεί λιγότερο. Ωστόσο, οι Yamori et al. (2010) έδειξαν πρόσφατα ότι η μετάβαση C_c αυξήθηκε σημαντικά με την αύξηση της θερμοκρασίας από περίπου. 50 μ mol mol⁻¹ στους 15 ° C έως περίπου. 330 μ mol mol⁻¹ στους 40 ° C. Τα αποτελέσματα συμφωνούν απόλυτα με αυτό το μοτίβο απότομης αύξησης C_c εκτός του ότι η μετάβαση C_c στους 20 και 25 ° C ήταν σημαντικά υψηλότερη στα φύλλα αμπέλου σε σύγκριση με τα φύλλα καπνού. Πιο πρόσφατα, οι Yamori, Nagai & Makino (2011) έδειξαν ότι η μετάβαση C_c εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από την περιεκτικότητα σε άζωτο σε φύλλα και αυτό μπορεί να εξηγήσει τις διαφορές μεταξύ των μελετών. Επιπλέον, σημαντικό ήταν ότι στην παρούσα μελέτη και αυτή των Yamori et al. (2010), η μετατόπιση από την αναγέννηση - περιορίζεται στην καρβοξυλίωση - περιορισμένη φωτοσύνθεση με αυξανόμενες θερμοκρασίες φύλλων σημειώθηκε στους περίπου 30 ° C ή λίγο πιο πάνω. Σύμφωνα με αυτό το συμπέρασμα, οι ρυθμοί μεταφοράς ηλεκτρονίων αυξήθηκαν με την αύξηση της θερμοκρασίας, ενδεικτικό της αύξησης της ικανότητας αναγέννησης RuBP. Τα φύλλα *Quercus myrsinaefolia* που αναπτύχθηκαν σε υψηλές θερμοκρασίες άλλαξαν επίσης από την αναγέννηση - σε καρβοξυλίωση - περιορισμένη αφομοίωση με αυξανόμενη θερμοκρασία έκθεσης (Hikosaka et al., 1999). Έτσι, σε πολλά είδη, η καρβοξυλίωση Rubisco έγινε περιοριστική σε υψηλές θερμοκρασίες, πιθανώς λόγω της χαμηλότερης συγγένειας για το CO₂ (Yamori et al. 2010) και της αυξημένης φωτοαναπνοής (Osmond 1981). Σύμφωνα με αυτό, η επίπεδη απόκριση του J στην αύξηση της συγκέντρωσης CO₂ χλωροπλαστών στο φως κορεσμού (Yamori et al. 2010; Yamori et al. 2011) πρότεινε ότι η αύξηση της απόκρισης αφομοίωσης στο C_c σχετίζεται περισσότερο με τις αλλαγές στην κατανομή των ηλεκτρονίων μεταξύ των αντιδράσεων της καρβοξυλάσης και της οξυγονάσης παρά στις αυξήσεις στη μεταφορά ηλεκτρονίων (von Caemmerer & Farquhar 1981; von Caemmerer 2000). Αρκετές μελέτες έχουν δείξει επίσης ότι οι υψηλές θερμοκρασίες μπορούν να αναστέλλουν την κατάσταση ενεργοποίησης του Rubisco (Law & Crafts - Brandner 1999; Haldimann & Feller 2004; Salvucci & Crafts - Brandner 2004; Yamori et al. 2006) που φαίνεται να συμβαδίζει με την αφομοίωση των φύλλων Semillon που αναπτύσσονται σε ζεστό κλίμα.

Η μελέτη των Greer & Weedon (2011) επιβεβαίωσε ότι τα φύλλα αμπέλου Semillon που αναπτύσσονται σε συνθήκες αμπελώνα συνήθως εκτίθενται σε υψηλές θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια της καλλιεργητικής περιόδου, αλλά ιδιαίτερα στα μέσα έως τα τέλη του καλοκαιριού. Οι θερμοκρασίες του αέρα ξεπέρασαν τους 35 ° C τουλάχιστον στο 33% των ημερών και οι θερμοκρασίες κορυφώθηκαν στους 43 ° C. Τέτοιες θερμοκρασίες είναι συχνό φαινόμενο σε αυτήν και σε άλλες περιοχές της Αυστραλίας (Sadras & Soar, 2009) όπου τα θερμικά συμβάντα με θερμοκρασίες άνω των 40 ° C μπορούν να διατηρηθούν για αρκετές εβδομάδες. Το κλίμα του αμπελώνα ήταν επίσης σχετικά ξηρό, με ελλείμματα ατμοσφαιρικής τάσης ατμών συνήθως μεταξύ 2 και 4 kPa το καλοκαίρι (πρβλ. Peña - Rojas, Aranda & Fleck 2004; Yu, Kim & Lee 2009; Zsófi et al. 2009a). Η ισχυρή ατμοσφαιρική ζήτηση νερού οδηγεί σε υψηλούς ρυθμούς διαπνοής σε αυτήν την ποικιλία (Rogiers et al. 2009).

Οι φωτοσυνθετικοί ρυθμοί, κατά μέσο όρο καθ' όλη τη διάρκεια της σεζόν, φαινόταν να εγκλιματίζονται περισσότερο προς το χαμηλότερο εύρος θερμοκρασιών, με μια ευρεία βέλτιστη θερμοκρασία μεταξύ 20 και 30 ° C. Πάνω από αυτό, οι φωτοσυνθετικοί ρυθμοί μειώθηκαν σημαντικά σε χαμηλούς ρυθμούς στους 45 ° C. Ο Kriedemann (1968) έδειξε επίσης μια παρόμοια φωτοσυνθετική απόκριση θερμοκρασίας σε καλλιεργημένο δοχείο *V. vinifera* cv. Τα αμπέλια της σουλτάνας αν και είναι σαφέστερα βέλτιστα στους 30 ° C απ' ό,τι για τα φύλλα Semillon, Yu et al., (2009) έδειξε επίσης τη θερμοκρασία απόκριση της φωτοσύνθεσης των αμπελοκαλλιεργημένων φύλλων (*V. vinifera* × *Vitis labrusca* cv. Campbell's Early and Kyoho), που εξήχθησαν από ημερήσιες μετρήσεις, να είναι η βέλτιστη στους 30 ° C. Ενώ οι συνθήκες ανάπτυξης δεν δόθηκαν σε αυτήν την τελευταία μελέτη, οι υβριδικές αμπέλια έφτασαν σε μέγιστη θερμοκρασία φύλλου περίπου 30 ° C ενώ οι αμπέλια Sultana αναπτύχθηκαν σε παρόμοιο κλίμα με αυτό της παρούσας μελέτης. Η φωτοσυνθετική απόκριση θερμοκρασίας δεν δόθηκε, αλλά για το *V. vinifera* cv. Kékfrankos οι μέγιστες θερμοκρασίες του αέρα ήταν χαμηλότερες από αυτές που αναφέρθηκαν εδώ, ενώ οι φωτοσυνθετικοί ρυθμοί ήταν κάπως υψηλότεροι (Zsófi et al. 2009a). Φαίνεται πιθανότατα ότι η φωτοσυνθετική απόκριση θερμοκρασίας κάθε ποικιλίας αμπέλου έχει εγκλιματιστεί στις διαφορετικές συνθήκες ανάπτυξης, σύμφωνα με τη βιβλιογραφία για άλλα είδη (Slatyer 1977; Ferrar, Slatyer & Vranjic 1989; Sayed et al. 1989). Ωστόσο, οι επιτόπιες μετρήσεις επιβεβαίωσαν ότι οι φωτοσυνθετικοί ρυθμοί μειώθηκαν όταν τα φύλλα Semillon εκτέθηκαν σε υψηλές θερμοκρασίες (βλ. Haldimann & Feller 2004, 2005; Wise et al. 2004). Υπάρχει, ωστόσο, ανάγκη διάκρισης μεταξύ επιβαλλόμενων βραχυπρόθεσμων κατεργασιών υψηλής θερμοκρασίας (π.χ. Faria et al. 1996; Haldimann & Feller 2005; Hamilton et al. 2008; Hüve et al. 2011) σε σύγκριση με τα φυτά που καλλιεργούνται σε υψηλή Environment Περιβάλλον θερμοκρασίας (π.χ. Xu & Baldocchi 2003;

Wise et al. 2004; Juárez - Lopez, Escudero & Mediavilla 2008; Dillaway & Kruger 2010) επειδή ο εγκλιματισμός στις συνθήκες ανάπτυξης μπορεί να εξηγήσει ορισμένες διαφορές στην απόκριση. Αν και η μέση στοματική αγωγιμότητα μειώθηκε με την αύξηση των θερμοκρασιών (Εικ. 2), η αλλαγή ήταν σχετικά μικρή σε σύγκριση με άλλες μελέτες (Haldimann & Feller 2004). Ωστόσο, οι στοματικές αγωγές του Semillon εμφανίστηκαν σχετικά χαμηλές (πρβλ. Zsófi et al. 2009a) αν και αυτό οφείλεται εν μέρει στο μέσο όρο καθ' όλη τη διάρκεια της καλλιεργητικής περιόδου (βλέπε επίσης Zsófi et al. 2009b) και μετρήθηκε επίσης κατά τη διάρκεια της βολής. Παρ' όλα αυτά, οι στοματικές αγωγές ήταν σύμφωνες με αυτήν την ποικιλία όπου τα άμεσα διαθέσιμα εδαφικά ύδατα (RAW) ήταν κατά μέσο όρο 40% (Rogiers et al. 2009). Παρομοίως, οι τιμές είναι συγκρίσιμες με εκείνες που μετρώνται στην ίδια ποικιλία σε κοντινούς αμπελώνες όπου το RAW κυμαινόταν από 35 έως 82% και επίσης σε συγκρίσιμο δυναμικό νερού φύλλων νερού (Rogiers et al. 2011). Σε αυτή τη βάση, η μέση αγωγιμότητα μπορεί να σχετίζεται με αμπέλια που αντιμετωπίζουν πολύ ήπιο υδατικό στρες το πολύ, ειδικά καθώς οι εμπορικές επιταγές ήταν να αρδεύονται τα αμπέλια με πάνω από 120 L την εβδομάδα – 1 το μεσαίο καλοκαίρι και οι ρυθμοί φωτοσύνθεσης δεν ήταν εγγενώς χαμηλοί (βλ. Greer, Weedon & Weston 2011). Αντίθετα, οι χαμηλές στοματικές αγωγές μπορεί επίσης να σχετίζονται με την ετεροβαρική φύση των φύλλων σταφυλιών (Karabourniotis, Bournman & Nikolopoulos, 2000) ειδικά με ελλείμματα υψηλής τάσης ατμών (Düring 1992) που σηματοδοτούν αυτήν την περιοχή.

Η μείωση της μέσης στοματικής αγωγιμότητας με την αύξηση της θερμοκρασίας υποδηλώνει ότι το στοματικό κλείσιμο μπορεί να μην ήταν η μόνη αιτία της υψηλής θερμοκρασίας - προκαλούμενης μείωσης της φωτοσύνθεσης, ειδικά καθώς η εσωτερική συγκέντρωση CO₂ αυξήθηκε σημαντικά (Faria et al. 1996; Law & Crafts 1999 ;Brandner 1999 ; Haldimann & Feller 2004). Ωστόσο, από τη γενική γραμμική μοντελοποίηση των μετρήσεων πεδίου, η φωτοσύνθεση των φύλλων Semillon στον αμπελώνα σε κάθε ζώνη θερμοκρασίας φύλλου φάνηκε να είναι υπό αρκετά περιορισμένο στοματικό και εσωτερικό έλεγχο συγκέντρωσης CO₂ καθώς και με την επικρατούσα PFD. Ωστόσο, η έκταση του ελέγχου διέφερε ανάλογα με τη θερμοκρασία των φύλλων. σε ψυχρότερες θερμοκρασίες συσχετίστηκε αναλογικά περισσότερο (70%), αν και αρνητικά, με *ci* αλλά ο έλεγχος μετατοπίστηκε σε συσχέτιση με στοματική αγωγιμότητα (45-60%) σε θερμοκρασίες πάνω από 35 ° C. Αντίθετα, το PFD προφανώς δεν συσχετίστηκε με τη φωτοσύνθεση των φύλλων Semillon στα δύο άκρα της θερμοκρασίας, αλλά στους 30 ° C υπήρχε ίση συσχέτιση της φωτοσύνθεσης με την PFD, τη στοματική αγωγιμότητα και την εσωτερική συγκέντρωση CO₂. Η αποτυχία απόδειξης μιας επίδρασης της PFD σχετίζεται με τις φωτοσυνθετικές μετρήσεις που διεξήχθησαν κυρίως υπό

καλά φωτισμένες συνθήκες. Αυτή η ανάλυση, επομένως, υποδηλώνει ότι η φωτοσυνθετική απόκριση των φύλλων Semillon σε υψηλές θερμοκρασίες ανάπτυξης ήταν πιθανότατα μη-στοματική σε αντίθεση με αυτήν όταν εκτέθηκε για μικρές περιόδους σε υψηλή θερμοκρασία (Greer & Weston 2010). Φωτοσύνθεση σε απόκριση στο φως και τη θερμοκρασία

Φυσικά, η φωτοσύνθεση των φύλλων Semillon ήταν υπό πολύ αυστηρό έλεγχο από PFD κάτω από τον κορεσμό, όπως φαίνεται από τις καμπύλες απόκρισης φωτός (Εικ. 4). Ωστόσο, αυτή η απόκριση ήταν επίσης πολύ εξαρτώμενη από τη θερμοκρασία, όπως φαίνεται και για το τροπικό γρασίδι *Paspalum notatum* (Kakani et al. 2008) και για τον καπνό (Yamori et al. 2010). Η αποτελεσματικότητα της φωτοσύνθεσης σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού (απόδοση φωτονίων) δεν επηρεάστηκε έντονα από τις θερμοκρασίες προς το χαμηλό άκρο της περιοχής αλλά, προς το ανώτερο εύρος θερμοκρασίας, μειώθηκε (Εικ. 5). Αυτή η μείωση της απόδοσης φωτονίων έχει επίσης παρατηρηθεί σε άλλα είδη C3 όπως το *Encelia californica* (Ehrlinger & Björkman 1977) και το *Avena sativa*, το *Agropyron desertorum* και το *Hordeum vulgare* (Ehrlinger & Pearcy 1983) καθώς και το *Dactylis glomerata* (Peri, Moot & McNeil 2005)) και πατάτας (Fleisher, Timlin & Reddy 2006) ενώ για το *Glycine max*, η απόδοση του φωτονίου ήταν αμετάβλητη μεταξύ 20 και 40 ° C, αν και μετρήθηκε στα 1000 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (Harley, Weber & Gates 1985). Αντίθετα, η φαινόμενη απόδοση φωτονίου για το C4 γρασίδι *P. notatum* αυξήθηκε εκθετικά με την αύξηση των θερμοκρασιών των φύλλων μεταξύ 14 και 30 ° C (Kakani et al. 2008). Η επαγόμενη από υψηλή θερμοκρασία μείωση της απόδοσης φωτονίων, τουλάχιστον στο είδος C3, γενικά θεωρείται ότι προκαλείται από διαφορετικούς συντελεστές θερμοκρασίας για τις δραστηριότητες καρβοξυλάσης και οξυγονάσης του Rubisco (Osmond 1981), αυξημένη αναστολή O₂ της απόδοσης φωτονίων (Ehrlinger & Björkman 1977) και μια αύξηση στη φωτοαναπνοή (Oberhuber & Edwards 1993). Η μείωση της φαινομενικής απόδοσης φωτονίων με την αύξηση της θερμοκρασίας των φύλλων στην παρούσα μελέτη συγκρίνεται έτσι με πολλές άλλες μελέτες.

Το PFD στο οποίο η φωτοσύνθεση των φύλλων Semillon έγινε ελαφρώς κορεσμένη (Εικ. 5) εξαρτάται ακόμη περισσότερο από τη θερμοκρασία από την απόδοση του φωτονίου, μετατοπίζοντας προς τα πάνω από περίπου 500 μmol (φωτόνια) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ στους 20 ° C σε 1200 μmol (φωτόνια) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ στους 35 ° C, υπερδιπλασιάζοντας έτσι. Ο ελαφρύς κορεσμός σε άλλες ποικιλίες αμπέλου (White Riesling και Zinfandel) αυξήθηκε επίσης με την αύξηση της θερμοκρασίας, τουλάχιστον έως 25-30 ° C [1000–1100 μmol (φωτονίων) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$], αλλά στη συνέχεια προφανώς παρέμεινε αμετάβλητο σε υψηλότερες θερμοκρασίες (Schultz 2003). Μια παρόμοια ανοδική μεταβολή του κορεσμού φωτός μεταξύ 10 και 25 ° C συνέβη με τα φύλλα

Actinidia chinensis (Laing 1985; Greer & Halligan 2001). Για σπορόφυτα δύο ειδών οξιάς (*Nothofagus*) σε δροσερή περίοδο, ο ελαφρύς κορεσμός αυξήθηκε επίσης από 760 μmol (φωτόνια) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ στους 10 ° C σε 1032 μmol (φωτόνια) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ στους 20 ° C αλλά μειώθηκε έως 718 μmol (φωτόνια) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ στους 25 ° C (υπολογίστηκε εκ νέου από την Sun & Sweet 1996). Για τα σπορόφυτα *Picea glauca* την άνοιξη, ο ελαφρύς κορεσμός αυξήθηκε από περίπου 650 σε 1100 μmol (φωτόνια) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ μεταξύ 5 και 25 ° C θερμοκρασία φύλλου, αλλά στη συνέχεια μειώθηκε σε περίπου 950 μmol (φωτόνια) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ σε 35 ° C (Man & Lieffers 1997). Σύμφωνα με αυτήν την τελευταία απόκριση, η φωτοσύνθεση των φύλλων Semillon στους 40 ° C κορέστηκε επίσης σε σχετικά χαμηλή PFD σε σύγκριση με τις χαμηλότερες θερμοκρασίες. Ίσως η μείωση του κορεσμού φωτός σε υψηλές θερμοκρασίες ήταν συνέπεια της μειωμένης δραστηριότητας καρβοξυλάσης σε σχέση με τη δραστηριότητα οξυγονάσης στις υψηλές θερμοκρασίες (Osmond 1981), οδηγώντας σε ταυτόχρονη μείωση της ζήτησης ATP και NADPH. Σε όλες τις μελέτες, φαίνεται ότι ο φωτοσυνθετικός ελαφρύς κορεσμός αυξήθηκε γενικά με την αύξηση των θερμοκρασιών των φύλλων, αντανakλώντας την υψηλότερη μεταβολική ζήτηση που συμβαίνει με αυτές τις αυξημένες θερμοκρασίες. Επιπλέον, όπως δείχνουν αρκετές από αυτές τις μελέτες, υπήρχε ένα ανώτερο όριο θερμοκρασίας στον ελαφρύ κορεσμό που καθορίστηκε από τις συνθήκες ανάπτυξης. Είναι αξιοσημείωτο ότι υπήρχε υψηλός βαθμός συμμόρφωσης στον κορεσμό PFD (1000–1200 $\mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) σε αυτά τα πολύ διαφορετικά είδη στη μέγιστη θερμοκρασία τους, παρόλο που η πραγματική μέγιστη θερμοκρασία διέφερε. Ίσως αυτή είναι εγγενής ιδιότητα των ελαφριών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης C3.

Η λειτουργία μεταφοράς ηλεκτρονίων του φωτοσυστήματος II, η κατάσταση ενεργοποίησης του Rubisco και η επίδραση της στοματικής συμπεριφοράς διερευνήθηκαν σε φύλλα αμπέλου κατά τη διάρκεια θερμικών επεξεργασιών και μετά την ανάκαμψη. Οι θεραπείες υψηλής θερμοκρασίας περιελάμβαναν 35, 40 και 45 ° C, με 25 ° C ως θερμοκρασία ελέγχου και ανάκτησης. Η θερμική κατεργασία στους 35 ° C δεν ανέστειλε σημαντικά ($P > 0,05$) καθαρές φωτοσυνθετικές ταχύτητες (P_n). Ωστόσο, με θεραπείες στους 40 και 45 ° C, η P_n μειώθηκε, συνοδευόμενη από αύξηση της συγκέντρωσης του CO₂ μετά τον τοκετό (C_i), μειώσεις της στοματικής αγωγιμότητας (g_s) και της κατάστασης ενεργοποίησης του Rubisco και αναστολή της πλευράς του δότη και της αντίδρασης κέντρο του PSII. Η πλευρά δέκτη του PSII παρεμποδίστηκε στους 45 ° C αλλά όχι στους 40 ° C. Όταν τα φύλλα σταφυλιών ανακτήθηκαν μετά από θερμική επεξεργασία, αυξήθηκαν επίσης τα P_n , g_s και η κατάσταση ενεργοποίησης του Rubisco, και η πλευρά του δότη και το κέντρο αντίδρασης του PSII ανακτήθηκαν. Η αύξηση του P_n κατά την περίοδο ανάκαμψης μετά το δεύτερο στρες 45 ° C ήταν βραδύτερη από εκείνη

μετά το στρες στους 40 ° C, και αυτές οι αυξήσεις αντιστοιχούσαν στην πλευρά του δότη του PSII και στην κατάσταση ενεργοποίησης του Rubisco. Η θερμική κατεργασία στους 35 ° C δεν επηρέασε σημαντικά ($P > 0,05$) τη φωτοσύνθεση. Η μείωση της P_n στα φύλλα σταφυλιών που εκτέθηκαν σε πιο σοβαρή θερμική πίεση (40 ή 45 ° C) αποδόθηκε κυρίως σε τρεις παράγοντες: την κατάσταση ενεργοποίησης του Rubisco, την πλευρά του δότη και το κέντρο αντίδρασης του PSII. Ωστόσο, η αύξηση της P_n στα φύλλα σταφυλιών μετά από θερμικό στρες συσχετίστηκε επίσης με μια στοματική απόκριση. Η πλευρά του αποδέκτη του PSII στα φύλλα σταφυλιών ήταν ευαίσθητη αλλά λιγότερο ευαίσθητη στο θερμικό στρες (Luo et al., 2011).

Για τη μελέτη των επιπτώσεων της υψηλής θερμοκρασίας (HT) στην ανάπτυξη σταφυλιών, πραγματοποιήθηκε ένα ελεγχόμενο πείραμα με αμπέλι (*Vitis vinifera* L., cv. Hongti) από τον Ιούλιο έως τον Οκτώβριο του 2015. Οι θεραπείες HT ήταν 34, 36, 38 και 40 ° C, με 28 ° C ως μάρτυρα. Διερευνήθηκαν οι αλλαγές στα χαρακτηριστικά της φωτοσυνθετικής χρωστικής, των αντιοξειδωτικών ενζύμων και της σχετικής περιεκτικότητας σε νερό (RWC) κάτω από διαφορετικά HT. Σοβαρή χλώρωση παρατηρήθηκε κατά τα τελευταία στάδια της θεραπείας με HT. Χλωροφύλλη α (Chl a), χλωροφύλλη b (Chl b), φωτοσυνθετικός ρυθμός σε κορεσμό ακτινοβολίας (P_{max}), σημείο κορεσμού φωτός (LSP), φαινόμενη κβαντική απόδοση (AQE), υπεροξειδάση (POD), υπεροξειδίου δισμουτάση (SOD) και καταλάση (CAT) η δραστηριότητα στα φύλλα σταφυλιών αυξήθηκε αρχικά και στη συνέχεια μειώθηκε υπό πίεση υψηλής θερμοκρασίας (HTS), αλλά το σημείο αντιστάθμισης φωτός ενήργησε αντίθετα με το LSP. Η καρροτενοειδής, η μηλονδιαλδεΐδη και η σχετική ηλεκτρική αγωγιμότητα (REC) αυξήθηκαν υπό HTS. και η αναλογία Chl / καρροτενοειδούς και RWC ήταν αντίθετα με την REC. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι τα σταφύλια που υπέστησαν 38 ° C για 4 ημέρες μείωσαν το RWC τους, αλλά τα Chl a, Chl b, P_{max} , AQE, LSP, SOD, POD και CAT έφτασαν στα μέγιστα. Επομένως, το όριο υψηλής θερμοκρασίας του Hongti ήταν 38 ° C και ο χρόνος διάρκειας ήταν 4 d (Xiao et al., 2016).

Η θερμική πίεση εμφανίζεται συχνά στα θερμοκήπια του ήλιου εξοικονόμησης ενέργειας (ESSG) στο τελευταίο στάδιο ανάπτυξης. Η τριετής καθυστερημένη καλλιέργεια (DC) της ποικιλίας της Ερυθράς Σφαίρας του *Vitis vinifera* L. χρησιμοποιήθηκε για την αποσαφήνιση των φυσιολογικών μηχανισμών της βραχυπρόθεσμης θερμικής πίεσης στο PSII και της επακόλουθης ανάκαμψης από το θερμικό στρες. Μέχρι τον Νοέμβριο, η φωτοσυνθετική λειτουργία είχε μειωθεί και η πτώση του ρυθμού διαπνοής (E) με το χρόνο θέρμανσης αύξησε την πιθανότητα θερμικής βλάβης. Τον Ιούλιο, η πιο εμφανής αύξηση ήταν στο σχετικό μεταβλητό φθορισμό σε σημείο J στους 40 ° C, και το Νοέμβριο άλλαξε σε σημείο K. Τα 5 λεπτά θερμικής επεξεργασίας οδήγησαν σε σημαντική αύξηση του σχετικού μεταβλητού φθορισμού στα 0,3 ms (Wk) και μετά

από 10 λεπτά θερμικής επεξεργασίας, ο αριθμός των αντιδραστικών κέντρων ανά διεγερμένη διατομή (RC / CSo), πιθανότητα παγίδευσης Το exciton μετακινεί ένα ηλεκτρόνιο στην αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων πέρα από το QA⁻ (σε t = 0) (ψο) και η κβαντική απόδοση μεταφοράς ηλεκτρονίων σε t = 0 (φΕο) μειώθηκε σημαντικά (P <0,05), υποδηλώνοντας ότι το κέντρο αντίδρασης, ο δότης και Η πλευρά του αποδέκτη του φωτοσυστήματος II (PSII) αναστέλλεται σημαντικά (P <0,05) και ότι η θερμική σταθερότητα του φωτοσυνθετικού μηχανισμού μειώθηκε. Η αναστολή των ενεργειακών ροών για τα φύλλα γήρανσης τον Νοέμβριο ήταν νωρίτερα και πιο έντονη από εκείνη για τα υγιή φύλλα, τα οποία δεν ανέκαμψαν από τη θερμική πίεση περισσότερο από 15 λεπτά μετά από ανάκτηση 2 ωρών σε θερμοκρασία δωματίου (Zhang et al., 2018).

Η θερμική πίεση εμφανίζεται συχνά στα θερμοκήπια του ήλιου εξοικονόμησης ενέργειας (ESSG) στο τελευταίο στάδιο ανάπτυξης. Η τριετής καθυστερημένη καλλιέργεια (DC) της ποικιλίας της Ερυθράς Σφαίρας του *Vitis vinifera* L. χρησιμοποιήθηκε για την αποσαφήνιση των φυσιολογικών μηχανισμών της βραχυπρόθεσμης θερμικής πίεσης στο PSII και της επακόλουθης ανάκαμψης από το θερμικό στρες. Μέχρι τον Νοέμβριο, η φωτοσυνθετική λειτουργία είχε μειωθεί και η πτώση του ρυθμού διαπνοής (E) με το χρόνο θέρμανσης αύξησε την πιθανότητα θερμικής βλάβης. Τον Ιούλιο, η πιο εμφανής αύξηση ήταν στο σχετικό μεταβλητό φθορισμό σε σημείο J στους 40 ° C, και το Νοέμβριο άλλαξε σε σημείο K. Τα 5 λεπτά θερμικής επεξεργασίας οδήγησαν σε σημαντική αύξηση του σχετικού μεταβλητού φθορισμού στα 0,3 ms (Wk) και μετά από 10 λεπτά θερμικής επεξεργασίας, ο αριθμός των αντιδραστικών κέντρων ανά διεγερμένη διατομή (RC / CSo), πιθανότητα παγίδευσης Το exciton μετακινεί ένα ηλεκτρόνιο στην αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων πέρα από το QA⁻ (σε t = 0) (ψο) και η κβαντική απόδοση μεταφοράς ηλεκτρονίων σε t = 0 (φΕο) μειώθηκε σημαντικά (P <0,05), υποδηλώνοντας ότι το κέντρο αντίδρασης, ο δότης και Η πλευρά του αποδέκτη του φωτοσυστήματος II (PSII) αναστέλλεται σημαντικά (P <0,05) και ότι η θερμική σταθερότητα του φωτοσυνθετικού μηχανισμού μειώθηκε. Η αναστολή των ενεργειακών ροών για τα φύλλα γήρανσης τον Νοέμβριο ήταν νωρίτερα και πιο έντονη από εκείνη για τα υγιή φύλλα, τα οποία δεν ανέκαμψαν από τη θερμική πίεση περισσότερο από 15 λεπτά μετά από ανάκτηση 2 ωρών σε θερμοκρασία δωματίου (Zhang et al., 2018).

Σύμφωνα με τους Wang et al., (2010) ο αντίκτυπος της προεπεξεργασίας του σαλικυλικού οξέως (SA) στη φωτοσύνθεση αξιολογήθηκε στα φύλλα νεαρών αμπέλων πριν από τη θερμική καταπόνηση (25 ° C), κατά τη διάρκεια της θερμικής πίεσης (43 ° C για 5 ώρες) και κατά την επόμενη περίοδο ανάκαμψης (25 ° C). Τα φωτοσυνθετικά μέτρα περιελάμβαναν παραμέτρους ανταλλαγής αερίων, μεταφορά ηλεκτρονίων PSII, διάχυση ενέργειας και

κατάσταση ενεργοποίησης Rubisco. Διερευνήθηκαν επίσης τα επίπεδα των πρωτεϊνών θερμικού σοκ (HSPs) στον χλωροπλάστη. Τα SA δεν επηρέασαν σημαντικά ($P < 0,05$) τον καθαρό ρυθμό φωτοσύνθεσης (P_n) των φύλλων πριν από τη θερμική πίεση. Όμως, το SA ανακούφισε τις μειώσεις στην κατάσταση ενεργοποίησης P_n και Rubisco και δεν άλλαξε τις αρνητικές αλλαγές στις παραμέτρους PSII (πλευρά δότη, πλευρά δέκτη και κέντρο αντίδρασης QA) υπό θερμική πίεση. Μετά τη θερμική κατεργασία, η ανάκτηση της P_n σε φύλλα που είχαν υποστεί αγωγή με SA επιταχύνθηκε σε σύγκριση με τα φύλλα ελέγχου (που υποβλήθηκαν σε αγωγή με H_2O) και, οι παράμετροι δότη και δέκτη του PSII σε φύλλα που είχαν υποστεί αγωγή με SA ανακτήθηκαν σε φυσιολογικά επίπεδα πιο γρήγορα από ό, τι στους μάρτυρες. Ωστόσο, η Rubisco δεν επηρεάστηκε σημαντικά ($P < 0,05$) από το SA. Πριν από το θερμικό στρες, το SA δεν επηρέασε το επίπεδο του HSP 21, αλλά το ανοσοποιητικό σήμα HSP21 αυξήθηκε τόσο στα φύλλα που υποβλήθηκαν σε αγωγή με SA όσο και στα φύλλα ελέγχου κατά τη διάρκεια του θερμικού στρες. Κατά τη διάρκεια της περιόδου ανάκαμψης, τα επίπεδα HSP21 παρέμειναν υψηλά μέχρι το τέλος του πειράματος στα φύλλα που είχαν υποστεί αγωγή με SA, αλλά μειώθηκαν στους ελέγχους. Οι ερευνητές κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι η προεπεξεργασία του σαλικυλικού οξέως μείωσε τη μείωση της πίεσης στη θερμότητα λόγω της διατήρησης υψηλότερης κατάστασης ενεργοποίησης Rubisco και επιτάχυνε την ανάκαμψη του P_n κυρίως μέσω επιδράσεων στη λειτουργία PSII. Αυτές οι επιπτώσεις του SA μπορεί να σχετίζονται εν μέρει με αυξημένα επίπεδα των πρωτεϊνών HSPs (heat shock proteins) (Wang et al., 2010) .

5 Συμπεράσματα

Η αύξηση της μέσης θερμοκρασίας στην καλλιεργητική περίοδο, η οποία αναμένεται να αυξηθεί στα επόμενα χρόνια, είναι πιθανό να έχει αρνητικές επιπτώσεις στην απόδοση και την ποιότητα των καλλιεργειών, καθώς ακόμα και σύντομα επεισόδια ακραίων θερμοκρασιών αναμένεται να είναι ακόμη πιο επιζήμια ιδιαίτερα στα βασικά φαινολογικά στάδια της ανάπτυξης των φυτών.

Οι μελέτες που χρησιμοποιήθηκαν στην παρούσα εργασία έδειξαν ότι οι υψηλότερες θερμοκρασίες οδήγησαν σε υψηλότερο ρυθμό αποκοπής των άνθων.

Μελέτες για την αναπαραγωγική ανάπτυξη των αμπέλων σε ελεγχόμενα περιβάλλοντα έχουν δείξει ότι οι υψηλές θερμοκρασίες είναι επιζήμιες για την αναπαραγωγική απόδοση και κατά συνέπεια την απόδοση. Υψηλότερες θερμοκρασίες που εφαρμόστηκαν μετά την έκρηξη του καρπού προχώρησαν στη φαινολογία των ραγών της αμπέλου και είχαν επίσης αρνητική επίδραση στον αριθμό των λουλουδιών ανά ταξιανθία. Οι υψηλές θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια της ημέρας στους 35-40 ° C γύρω από την ανθοφορία ήταν επίσης επιζήμιες για τους καρπούς και τη γονιμότητα των ωοθηκών των φυτών και είχε ως αποτέλεσμα λιγότερες ρώγες ανά συστάδα.

Η φωτοσύνθεση συγκαταλέγεται μεταξύ των λειτουργιών των φυτικών κυττάρων, η οποία είναι πολύ ευαίσθητη σε υψηλή θερμοκρασία και συχνά αναστέλλεται προτού υποβαθμιστούν οι άλλες κυτταρικές λειτουργίες. Οι κύριες θέσεις στόχων υψηλής πίεσης θερμοκρασίας είναι το Photosystem II (PSII), η ριβουλόζη-1,5-διφωσφορική καρβοξυλάση / οξυγονάση (Rubisco), ενώ το Cytochrome b559 (Cytb559) και η πλαστοκινίνη (PQ) επηρεάζονται επίσης. Σε σύγκριση με το PSII, το PSI είναι σταθερό σε υψηλότερες θερμοκρασίες. Η παραγωγή ROS, η παραγωγή πρωτεϊνών θερμικού σοκ, η παραγωγή δευτερογενών μεταβολιτών είναι μερικές από τις συνέπειες του άγχους υψηλής θερμοκρασίας. Σε αυτήν την ανασκόπηση έχουμε συνοψίσει τις φυσιολογικές, βιοχημικές και μοριακές πτυχές του άγχους υψηλής θερμοκρασίας στη διαδικασία της φωτοσύνθεσης, καθώς και τους σχετικούς μηχανισμούς ανοχής και προσαρμογής (Sonal et al., 2014).

Οι μέγιστοι ρυθμοί φωτοσύνθεσης για τα φύλλα Semillon σε ελαφρύ κορεσμό επίσης εξαρτώνταν σε μεγάλο βαθμό από τη θερμοκρασία, σε κάπως καμπυλόγραμμο σχέδιο με βέλτιστο στους 30 ° C. Ομοίως για τις ποικιλίες αμπέλου V. vinifera White Riesling και Zinfandel, η ελαφριά κορεσμένη φωτοσύνθεση αυξήθηκε στο μέγιστο στους 25-30 ° C και μειώθηκε σε υψηλότερες θερμοκρασίες (Schultz 2003). Οι ελαφρές κορεσμένες τιμές για τα είδη Nothofagus που καλλιεργήθηκαν σε δροσερή εποχή ακολούθησαν επίσης καμπυλόγραμμο

μοτίβο, αλλά ήταν βέλτιστοι στους 25 ° C (Sun & Sweet 1996). Παρόμοια αποτελέσματα συνέβησαν με τα φυτά *P. glauca*, αλλά το βέλτιστο κυμαινόταν μεταξύ των εποχών από 15 έως 25 ° C (Man & Lieffers 1997). Αντίθετα, για το C4 γρασίδι *P. notatum*, οι ελαφροί κορεσμένοι ρυθμοί αυξήθηκαν γραμμικά μεταξύ 14 και 30 ° C (Kakani et al. 2008) και δεν έδειξαν καμία ένδειξη κορεσμού, όπως φαίνεται με τα είδη C3. Αυτά τα διαφορετικά σχήματα απόκρισης θερμοκρασίας μεταξύ των ειδών C3 και C4 μπορεί να σχετίζονται με τις υψηλότερες ενεργειακές απαιτήσεις των ειδών C3 με φωτοαναπνοή από τα είδη C4, ειδικά στις υψηλότερες θερμοκρασίες (Ehrlinger & Björkman 1977; Osmond 1981).

Από την ανάλυση των καμπυλών A / c_i χρησιμοποιώντας την προσέγγιση Farquhar & Sharkey (1982), ήταν σαφές ότι σημειώθηκε 15-30% στοματικός περιορισμός της φωτοσύνθεσης, αλλά προφανώς αυξήθηκε με την αύξηση της θερμοκρασίας (Πίνακας 1). Αυτό συνέβη παρά τη μείωση της μετρηθείσας στοματικής αγωγιμότητας με την αύξηση της θερμοκρασίας των φύλλων. Ωστόσο, αυτό συμφωνεί με τη γενική γραμμική μοντελοποίηση της εποχικής φωτοσύνθεσης η οποία συσχετίστηκε σε μεγάλο βαθμό με τη στοματική αγωγιμότητα. Από αυτήν την ανάλυση, ήταν προφανές ότι οι μη-στοματικοί περιορισμοί της φωτοσύνθεσης ήταν γενικά πιο κυρίαρχοι από τους στοματικούς περιορισμούς (Yamori et al. 2006). Για παράδειγμα, αυτή η ελαφριά κορεσμένη φωτοσύνθεση και κορεσμός φωτός στους 40 ° C μειώθηκε λόγω του περιορισμού του CO₂ στη θέση καρβοξυλίωσης ήταν εμφανής από τις αντιδράσεις αφομοίωσης έναντι της συγκέντρωσης CO₂ χλωροπλάστη (A / c_c) (Εικ. 6). Συγκεκριμένα, οι διαφορές στους φωτοσυνθετικούς ρυθμούς που σημειώθηκαν μεταξύ 30 και 40 ° C εξαφανίστηκαν σε μεγάλο βαθμό όταν η φωτοσύνθεση ήταν κορεσμένη με CO₂ και, επιπλέον, οι κορεσμένες με CO₂ φωτοσυνθετικές ταχύτητες ήταν βέλτιστες μεταξύ 35 και 40 ° C, σε αντίθεση με εκείνες στον ελαφρύ κορεσμό και το CO₂ περιορισμένο. Παρόμοια αποτελέσματα για την εξάρτηση από τη θερμοκρασία της απόκρισης A / c_i παρουσιάστηκαν επίσης για τα φύλλα ελιάς, τα οποία ήταν βέλτιστα κοντά ή πάνω από 35 ° C και αναπτύχθηκαν σε παρόμοιες συνθήκες θερμοκρασίας με τα αμπέλια Semillon (Díaz - Espejo et al. 2006). Για τα φύλλα *Quercus petraea* σε φυτά που καλλιεργήθηκαν σε κάπως ψυχρότερες συνθήκες, η απόκριση A / c_i ήταν και πάλι συγκρίσιμη με αυτές τις άλλες μελέτες και η βέλτιστη θερμοκρασία ήταν κοντά στους 40 ° C (Dreyer et al. 2001). Τα φυτά σίτου, που καλλιεργούνται σε ακόμη πιο ψυχρές συνθήκες, εξέφρασαν επίσης αύξηση της μέγιστης αφομοίωσης με την αύξηση της θερμοκρασίας στο βέλτιστο στους 30–35 ° C (Alonso, Pérez & Martínez - Carrasco 2009). Υπήρχε επίσης μια ισχυρή εξάρτηση θερμοκρασίας για την απόκριση A / c_i για τα φυτά *Pinus radiata* αλλά ήταν βέλτιστη στους 25-30 ° C όταν αναπτύχθηκε σε μέτριες θερμοκρασίες

(Walcroft et al. 1997). Υπάρχουν πολλές άλλες μελέτες (Han et al. 2004; Kakani et al. 2008; Warren 2008; Medek et al. 2011) που δείχνουν επίσης τη θερμοκρασία εξάρτηση της απόκρισης A / c_i και είναι σαφές ότι οι συνθήκες ανάπτυξης και τα είδη έχουν σημαντική επίδραση στην απόκριση. Το γεγονός ότι αυτά τα αμπέλια καλλιεργούνται σε περιβάλλον υψηλής θερμοκρασίας μπορεί να εξηγήσει γιατί η απόκριση στους 20 ° C ήταν προφανώς χαμηλότερη από την αναμενόμενη.

Σε όλο το εύρος θερμοκρασίας, οι V_{cmax} και J_{max} ήταν κατά μέσο όρο 20–100 και 60–170 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, αντίστοιχα, και σύμφωνα με τα εύρη που αναφέρονται για άλλα αμπέλια, όπως Tempranillo (Maroco et al. 2002) και White Riesling και Zinfandel (Schultz 2003). Ομοίως, οι σειρές είναι συγκρίσιμες με ορισμένα άλλα είδη όπως εύκρατα δέντρα (Dreyer et al. 2001), μεσογειακές βελανιδιές (Juárez - Lopez, Escudero & Mediavilla 2008), ροδάκινο (Walcroft et al. 2002) και ελιά (Díaz- Espejo et al. 2006). Γενικότερα, τα V_{cmax} και J_{max} για τα φύλλα Semillon ταιριάζουν επίσης με αυτά για το ευρύ φάσμα ειδών που αναφέρονται από τους Kattge & Knorr (2007). Αυτά τα αποτελέσματα επιβεβαιώνουν επίσης το συμπέρασμα ότι η θερμοκρασία ανάπτυξης έχει μικρή επίδραση σε αυτές τις παραμέτρους, δεδομένου ότι τα αμπέλια Semillon αναπτύχθηκαν σε μια μέση θερμοκρασία ημέρας 33 ° C και γενικά υψηλότερη από ό, τι για πολλές από αυτές τις άλλες μελέτες. Για τα φύλλα Semillon, η ανάλυση της θερμοκρασιακής εξάρτησης των V_{cmax} και J_{max} κατέδειξε σαφώς ότι οι βέλτιστες θερμοκρασίες τόσο για την καρβοξυλίωση RuBP όσο και για την αναγέννηση RuBP ήταν κοντά στους 40 ° C. Υπάρχουν πολλές μελέτες που δείχνουν παρόμοια αποτελέσματα: ροδάκινο (Walcroft et al. 2002), ελιά (Díaz - Espejo et al. 2006); Eucalyptus regnans (Warren 2008); και σιτάρι (Alonso et al. 2009), και όλα δείχνουν ότι οι V_{cmax} και J_{max} βρίσκονται στο μέγιστο κοντά ή κοντά στους 40 ° C. Αντίθετα, για τις ποικιλίες αμπέλων White Riesling και Zinfandel, το V_{cmax} ήταν βέλτιστο στους 35 ° C και το J_{max} στους 28 ° C περίπου (Schultz 2003). Ωστόσο, ήταν αξιοσημείωτο ότι στις αντίστοιχες κριτικές των Medlyn et al. (2002) και Kattge & Knorr (2007), πολλά διαφορετικά είδη (αλλά όχι είδη κηπουρικής) έχουν το βέλτιστο και για τις δύο διεργασίες στους $\pm 2,5$ των 40 ° C. Και οι δύο μελέτες παρέχουν επίσης ισχυρές ενδείξεις ότι οι συνθήκες ανάπτυξης επηρεάζουν σημαντικά τις βέλτιστες θερμοκρασίες αυτών των δύο διαδικασιών. Ωστόσο, οι μέσες θερμοκρασίες ημέρας στην παρούσα μελέτη φάνηκαν να υπερβαίνουν αυτές των περισσότερων μελετών που αναφέρθηκαν σε αυτές τις δύο κριτικές, αλλά το βέλτιστο της θερμοκρασίας του Semillon φαίνεται να ταιριάζει περισσότερο με τις συνθήκες ανάπτυξης ίσως περισσότερο από ότι σε αυτές τις άλλες μελέτες. Επιπλέον, πολλές από τις μελέτες που εξέτασαν τις επιδράσεις της θερμοκρασίας στο V_{cmax} και το J_{max} αφορούσαν φυτά ή / και συνθήκες θερμοκηπίου και συχνά αναπτύχθηκαν σε λιγότερο από

βέλτιστη ακτινοβολία. Πολύ λίγες μελέτες έχουν πραγματοποιήσει τέτοιες μετρήσεις των πλήρως αναπτυγμένων φυτών που καλλιεργούνται σε συνθήκες αγρού (Medlyn et al. 2002; Kattge & Knorr 2007). Εξάιρεση είναι αυτή της μελέτης ροδάκινων από τους Walcroft et al. (2002), και στην περίπτωση αυτή τόσο το V_{cmax} όσο και το J_{max} κορυφώθηκαν στους περίπου $35\text{ }^{\circ}\text{C}$, δυστυχώς δεν δόθηκαν συνθήκες ανάπτυξης για να ολοκληρωθεί η σύγκριση. Μια άλλη εξάιρεση είναι αυτή του Haldimann & Feller (2004) που χρησιμοποίησε αποσπασμένα φύλλα από δέντρα *Quercus rubescens* που καλλιεργούνται σε χωράφι για να εκτιμήσει τη φωτοσύνθεση σε υψηλές θερμοκρασίες και κατέληξε στο συμπέρασμα ότι η μειωμένη φωτοσύνθεση δεν αποδόθηκε στη στοματική αγωγιμότητα αλλά μάλλον στη μείωση της ενεργοποίησης του Rubisco. Είναι προφανές, ωστόσο, ότι η πολύ ανεκτική απόκριση υψηλής θερμοκρασίας των V_{cmax} και J_{max} στα φύλλα Semillon συμβαδίζει καλά με το καυτό κλίμα στο οποίο αναπτύχθηκαν τα αμπέλια. Παραμένει ασαφές γιατί πολλά άλλα είδη C3 που αναπτύσσονται σε ψυχρότερες συνθήκες θα πρέπει επίσης να έχουν μια φαινομενική απόκριση υψηλής θερμοκρασίας, αλλά χρειάζονται περισσότερες μελέτες πεδίου με παρεμφερείς συνθήκες ανάπτυξης για την επίλυση αυτού του ζητήματος. Η συγκέντρωση χλωροπλάστης CO₂ (Cc) στην οποία η μετατόπιση του Semillon φεύγει από την αναγέννηση RuBP - περιορίζεται στην καρβοξυλίωση RuBP - η περιορισμένη αφομοίωση ήταν συνήθως περίπου 200-350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ σε όλες τις θερμοκρασίες. Αυτά γενικά συμμορφώνονται με το εύρος που αναφέρθηκε από τους Manter & Kerrigan (2004) για ορισμένα είδη ξυλείας και συμβαδίζουν με τη μετάβαση c_i που αναφέρουν οι Walcroft et al. (1997) για *P. radiata*. Ενώ υπάρχει μεγάλο ενδιαφέρον για τις μεθόδους προσδιορισμού της μετάβασης c_i ή Cc (βλ. Gu et al. 2010), η επίδραση της θερμοκρασίας στη μετάβαση φαίνεται ότι έχει μελετηθεί λιγότερο. Ωστόσο, οι Yamori et al. (2010) έδειξαν πρόσφατα ότι η μετάβαση Cc αυξήθηκε σημαντικά με την αύξηση της θερμοκρασίας από περίπου. 50 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ στους $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ έως περίπου. 330 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ στους $40\text{ }^{\circ}\text{C}$. Τα αποτελέσματα για την παρούσα μελέτη συμφωνούν απόλυτα με αυτό το μοτίβο απότομης αύξησης Cc εκτός από το ότι η μεταβατική Cc στους 20 και $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ ήταν σημαντικά υψηλότερη στα φύλλα αμπέλου σε σύγκριση με τα φύλλα καπνού. Πιο πρόσφατα, οι Yamori, Nagai & Makino (2011) έχουν δείξει ότι η μετάβαση Cc εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από την περιεκτικότητα σε άζωτο σε φύλλα και αυτό μπορεί να εξηγήσει τις διαφορές μεταξύ των μελετών. Επιπλέον, σημαντικό ήταν ότι στην παρούσα μελέτη και αυτή των Yamori et al. (2010), η μετατόπιση από την αναγέννηση - περιορίζεται στην καρβοξυλίωση - περιορισμένη φωτοσύνθεση με αυξανόμενες θερμοκρασίες φύλλων εμφανίστηκε στους περίπου $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ή λίγο παραπάνω. Σύμφωνα με αυτό το συμπέρασμα, οι ρυθμοί μεταφοράς ηλεκτρονίων αυξήθηκαν με την αύξηση της θερμοκρασίας, ενδεικτικό της αύξησης της ικανότητας αναγέννησης RuBP. Τα

φύλλα *Quercus myrsinaefolia* που αναπτύχθηκαν σε υψηλές θερμοκρασίες άλλαξαν επίσης από την αναγέννηση - σε καρβοξυλίωση - περιορισμένη αφομοίωση με αυξανόμενη θερμοκρασία έκθεσης (Hikosaka, Murakami & Hirose 1999). Έτσι, σε πολλά είδη, η καρβοξυλίωση Rubisco έγινε περιοριστική σε υψηλές θερμοκρασίες, πιθανώς λόγω της χαμηλότερης συγγένειας για το CO₂ (Yamori et al. 2010) και της αυξημένης φωτοαναπνοής (Osmond 1981). Σύμφωνα με αυτό, η επίπεδη απόκριση του J στην αύξηση της συγκέντρωσης του χλωροπλαστικού CO₂ σε κορεσμένο φως (Yamori et al. 2010; Yamori et al. 2011) πρότεινε ότι η αύξηση της απόκρισης αφομοίωσης στο C_c συσχετίστηκε περισσότερο με τις αλλαγές στην κατανομή των ηλεκτρονίων μεταξύ των αντιδράσεων καρβοξυλάσης και οξυγονάσης παρά στις αυξήσεις στη μεταφορά ηλεκτρονίων (von Caemmerer & Farquhar 1981; von Caemmerer 2000). Αρκετές μελέτες έχουν δείξει επίσης ότι οι υψηλές θερμοκρασίες μπορούν να εμποδίσουν την κατάσταση ενεργοποίησης του Rubisco (Law & Crafts - Brandner 1999; Haldimann & Feller 2004; Salvucci & Crafts - Brandner 2004; Yamori et al. 2006) που φαίνεται να συμβαδίζει με την αφομοίωση των φύλλων Semillon καλλιεργείται σε ζεστό κλίμα.

Η θερμική κατεργασία στους 35 ° C δεν επηρέασε σημαντικά ($P > 0,05$) τη φωτοσύνθεση. Η μείωση της P_n στα φύλλα σταφυλιών που εκτέθηκαν σε πιο σοβαρή θερμική πίεση (40 ή 45 ° C) αποδόθηκε κυρίως σε τρεις παράγοντες: την κατάσταση ενεργοποίησης του Rubisco, την πλευρά του δότη και το κέντρο αντίδρασης του PSII. Ωστόσο, η αύξηση της P_n στα φύλλα σταφυλιών μετά από θερμικό στρες συσχετίστηκε επίσης με μια στοματική απόκριση. Η πλευρά του αποδέκτη του PSII στα φύλλα σταφυλιών ήταν ευαίσθητη αλλά λιγότερο ευαίσθητη στο θερμικό στρες (Luo et al., 2011).

Για τη μελέτη των επιπτώσεων της υψηλής θερμοκρασίας (HT) στην ανάπτυξη σταφυλιών, πραγματοποιήθηκε ένα ελεγχόμενο πείραμα με αμπέλι (*Vitis vinifera* L., cv. Hongti) από τον Ιούλιο έως τον Οκτώβριο του 2015. Οι θεραπείες HT ήταν 34, 36, 38 και 40 ° C, με 28 ° C ως μάρτυρα. Διερευνήθηκαν οι αλλαγές στα χαρακτηριστικά της φωτοσυνθετικής χρωστικής, των αντιοξειδωτικών ενζύμων και της σχετικής περιεκτικότητας σε νερό (RWC) κάτω από διαφορετικά HT. Σοβαρή χλώρωση παρατηρήθηκε κατά τα τελευταία στάδια της θεραπείας με HT. Χλωροφύλλη α (Chl a), χλωροφύλλη b (Chl b), φωτοσυνθετικός ρυθμός σε κορεσμό ακτινοβολίας (P_{max}), σημείο κορεσμού φωτός (LSP), φαινόμενη κβαντική απόδοση (AQE), υπεροξειδάση (POD), υπεροξειδίου δισμουτάση (SOD) και καταλάση (CAT) η δραστηριότητα στα φύλλα σταφυλιών αυξήθηκε αρχικά και στη συνέχεια μειώθηκε υπό πίεση υψηλής θερμοκρασίας (HTS), αλλά το σημείο αντιστάθμισης φωτός ενήργησε αντίθετα με το LSP. Η καρροτενοειδής, η μηλονδιαδεΰδη και η σχετική ηλεκτρική αγωγιμότητα (REC) αυξήθηκαν υπό HTS. και η αναλογία Chl / καρροτενοειδούς και RWC ήταν αντίθετα με την REC. Τα

αποτελέσματα έδειξαν ότι τα σταφύλια που υπέστησαν 38 ° C για 4 ημέρες μείωσαν το RWC τους, αλλά τα Chl a, Chl b, Pmax, AQE, LSP, SOD, POD και CAT έφτασαν στα μέγιστα. Επομένως, το όριο υψηλής θερμοκρασίας του Hongti ήταν 38 ° C και ο χρόνος διάρκειας ήταν 4 d (Xiao et al., 2016).

Η έρευνα των Wang et al., (2010) κατέληξε στο συμπέρασμα ότι η προεπεξεργασία του σαλικιλικού οξέως μείωσε τη μείωση της πίεσης στη θερμότητα λόγω της διατήρησης υψηλότερης κατάστασης ενεργοποίησης Rubisco και επιτάχυνε την ανάκαμψη του Pn κυρίως μέσω επιδράσεων στη λειτουργία PSII. Αυτές οι επιπτώσεις του SA μπορεί να σχετίζονται εν μέρει με αυξημένα επίπεδα των πρωτεϊνών HSPs (heat shock proteins).

Φυσικά απαιτούνται περαιτέρω μελέτες και με ελληνικά δεδομένα.

5 Βιβλιογραφία

- Aslam M., Lowe S.B., Hunt L.A. (1977). Effect of leaf age on photosynthesis and transpiration of cassava. *Canadian Journal of Bot.*, 55:2228-2295
- Badger M.R., Björkman 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
- Bernard, A.C., (1986). An approach to coulure in Grenache. *Prog. Agric. Vitic.* 103, 395-399.
- Bauerle W.L., Bowden J.D. & Wang G.G. (2007) The influence of temperature on within-canopy acclimation and variation in leaf photosynthesis: spatial acclimation to microclimate gradients among climatically divergent *Acer rubrum* L. genotypes. *Journal of Experimental Botany* 58, 3285– 3298.
- Bernacchi C.J., Singass E.L., Pimentel C., Portis A.R. & Long S.P. (2001) Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* 24, 253– 259
- Berry J.A. & Björkman O. (1980) Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31, 491– 543.
- Bessis, R., Fournioux, J.C., (1992). Abscission zone and berry drop in grapevine. *Vitis* 31, 9-21
- Bindi, M., & Olesen, J. (2011). The responses of agriculture in Europe to climate change. *Regional Environmental Change*(11.1), 151-158.
- Bindi, M., Miglietta, F., Gozzini, B., Orlandini, S., & Seghi, L. (1997b). A simple model for simulation of growth and development in grapevine (*Vitis vinifera* L.). II. *Model validation*. *vitis-geilweilerhof*-(36), 73-76.
- Bindi M., M. F. (1997b). A simple model for simulation of growth and development in grapevine (*Vitis vinifera* L.). I. *Model description*. *Vitis*, 67 - 71.
- Bois, B. (2007). Ce que nous apprennent le climat récent et les observations phénologiques sur les effets du changement climatique en Gironde viticole. *Actes de la 8ème Journée Technique du CIVB*, 72 - 80.
- Bowen, P.A., Bogdanoff, C.P., Estergaard, B., 2004. Impacts of using polyethylene sleeves and wavelength-selective mulch in vineyards. II. Effects on growth, leaf gas exchange, yield components and fruit quality of *Vitis vinifera* cv. *Merlot*. *Can. J. Plant Sci.* 84, 555-568.
- Buttrose, M.S., Hale, C.R., 1973. Effect of temperature on development of the grapevine inflorescence after bud burst. *Am. J. Enol. Vitic.* 24, 14-16.

- Caffarra, A. & Eccel (2010). Increasing the robustness of phenological models for *Vitis vinifera* cv. Chardonnay. *International journal of biometeorology*, 255 - 267.
- Caldwell, M.M., Robberecht, R., Holman, S., Nowak, R., Camp, L.B., Flint, S.D., Harris, G., Teramura, A.H., 1979. Annual Report 1978 NAS-9-14871. NASA, Dept. Range Sci. & Ecology Center, Utah State Univ., UT.
- Campbell, W.F., Caldwell, M.M., Sisson, W.B., (1975). Effect of UV-B radiation on pollen germination, Impacts of Climatic Change on the Biosphere, CIAP Monogr. *Department of Transportation*, Washington, DC, pp 4-227:276
- Carbonneau, A., Ollat, N., (1993). Etude de la coulure et maîtrise de la production [Coulure and grape yield]. *Progres Agric. Vitic.* 110, 331-340
- Constable G.A., Rawson H.M (1980). Effect of leaf position, expansion and age of photosynthesis transpiration and water use efficiency of cotton. *Aust Journal Plant Physiology*, 7:89-100
- Delas, J., Molot, C., Soyer, J.P., (1991). Effects of nitrogen fertilization and grafting on the yield and quality of the crop of *Vitis vinifera* cv. Merlot, in: Rantz, J.M. (Ed.), In Proc. Intl. Symp. Nitrogen in Grapes and Wine Seattle, Washington, USA, pp. 242-248.
- Díaz-Espejo A., Walcroft A.S., Fernandez J.E., Hafidi B., Palomo M.J. & Girón I.F. (2006) Modeling photosynthesis in olive leaves under drought conditions. *Tree Physiology* 26, 1445– 1456.
- 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 & Environment* 33, 888– 899.
- Dreyer E., Le Roux X., Montpied P., Daudet F.A. & Masson F. (2001) Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate trees species. *Tree Physiology* 21, 223– 232.
- Dunn, G.M., Martin, S.R., (2000). Do temperature conditions at budburst affect flower number in *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon? *Aust. J. Grape Wine Res.* 6, 116-124.
- Duchêne, E., & Schneider, C. (2005). Grapevine and climatic changes: a glance at the situation in Alsace. *Agronomy for sustainable development*, 25, 93-99.
- Düring H. (1992) Low air humidity causes non-uniform stomatal closure in heterobaric leaves of grapevines of *Vitis* species. *Vitis* 31, 1– 7.
- Eamus D., Taylor D.T., Macinnis C.M.O., Shanahan S. & De Silva L. (2008) Comparing model predictions and experimental data for the response of stomatal conductance and guard cell turgor to manipulations of cuticular conductance, leaf-to-air vapour pressure

- difference and temperature: feedback mechanisms are able to account for all observations. *Plant, Cell & Environment* 31, 269– 277.
- Ebadi, A., May, P., Sedgley, M., Coombe, B.G., (1995). Effects of low temperature near flowering time on ovule development and pollen tube growth in the grapevine (*Vitis vinifera* L.), cvs Chardonnay and Shiraz. *Aust. J. Grape Wine Res.* 1, 11-18.
- Ehrlinger J. & Björkman O. (1977) Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. Dependence on temperature, CO₂ and O₂ concentration. *Plant Physiology* 59, 86– 90.
- Ehrlinger J. & Pearcy R.W. (1983) Variation in quantum yield for CO₂ uptake among C₃ and C₄ plants. *Plant Physiology* 73, 555– 559.
- Evans J.R. (1983). Nitrogen and photosynthesis on the flag leaf of wheat. *Plant Physiology* 72:297-302
- Farquhar & Sharkey (1982). Stomatal Conductance and Photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology Vol. 33:317-345
- 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.
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149: 78–90
- Ferris R., Ellis R.H., Wheeler T.R. & Hadley P. (1998) Effect of high temperature stress at anthesis on grain yield and biomass of field-grown crops of wheat. *Annals of Botany* 82, 631– 639.
- 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.
- Field CB.(1987). Leaf-age effects on stomatal conductance. *University Press* P367-384
- Finazzo, S.F., T.L. Davenport and B. Schaffer. 1994. Partitioning of photoassimilates in avocado (*Persea americana* Mill.) during flowering and fruit set. *Tree Physiol.* 14:153–164.
- Flint, S.D., Caldwell, M.M., (1983). Influence of floral optical properties on the ultraviolet radiation environment of pollen. *Am. J. Bot.* 70, 1416-1419
- Fleisher D.H., Timlin D.J. & Reddy V.R. (2006) Temperature influence on potato leaf and branch distribution and on canopy photosynthetic rate. *Agronomy Journal* 98, 1442– 1452.

- Flore J.A., Lakso A.N., (1989). Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops. *Hortic Rev.* 11 :111-157
- Fraga, H., Malheiro, A., Mutinho-Pereira, J., & Santos, J. (2012). An overview of climate change impacts on European viticulture. *Food and Energy Security*, 1(2), 94-110.
- Garcia de Cortázar-Atauri, I. G. (2010). A curvilinear process-based phenological model to study impacts of climate change on grapevine (*Vitis vinifera* L.). Proceedings of Agro 2010: the 11th ESA Congress (p. 907-908). Montpellier, France: *Agropolis International Editions*: Montpellier.
- Glad, C., Farineau, J., Regnard, J.L., Morot-Gaudry, J.F., (1994). The relative contribution of nitrogen originating from two seasonal ¹⁵N supplies to the total nitrogen pool present in the bleeding sap and in whole *Vitis vinifera* cv. *Pinot Noir* grapevines at bloom time. *Am. J. Enol. Vitic.* 45, 327-332
- Gladstones, J. (1992). Viticulture and environment. *Winetitles*
- 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.
- Greer D.H., Weston C. & Weedon M. (2010) Shoot architecture, growth and development dynamics of *Vitis vinifera* cv. Semillon vines grown in an irrigated vineyard with and without shade covering. *Functional Plant Biology* 37, 1061– 1070
- Greer D.H., Weedon M.M. & Weston C. (2011) Reduction in biomass accumulation, photosynthesis in situ and net carbon balance are the costs of protecting *Vitis vinifera* ‘Semillon’ grapevines from heat stress with shade covering. *AoB Plants*
- Gu L., Pallardy S.G., Tu K., Law B.E. & Wullschlegel S.D. (2010) Reliable estimates of biochemical parameters from C3 leaf photosynthesis-intercellular carbon dioxide response curves. *Plant, Cell & Environment* 33, 1852– 1874.
- Guido V. Impact of climate change on *vitis vinifera* l. over mediterranean area. università degli studi di sassari scuola di dottorato di ricerca. Ανακτήθηκε από:
<https://core.ac.uk/download/pdf/33724277.pdf>
- 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 heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant, Cell & Environment* 27, 1169– 1183.

- 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 & Environment* 28, 302– 317.
- Haldimann P., Feller U. (2004). Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-
- Hall, A. & Jones (2010). Spatial analysis of climate in wine grape-growing regions in Australia. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 389 - 404.
- Hamilton E.W. III, Heckathorn S.A., Joshi P., Wang D. & Barua D. (2008) Interactive effects of elevated CO₂ and growth temperature on the tolerance of photosynthesis to acute heat stress in C₃ and C₄ species. *Journal of Integrative Plant Biology* 50, 1375– 1387.
- Han Q., Kawasaki T., Nakano T. & Chiba Y. (2004) Spatial and seasonal variability of temperature responses of biochemical photosynthetic parameters and leaf nitrogen content within a *Pinus densiflora* crown. *Tree Physiology* 24, 737– 744.
- Harley P.C., Weber J.A. & Gates D.M. (1985) Interactive effects of light, leaf temperature, CO₂ and O₂ on photosynthesis in soybean. *Planta* 165, 249– 261.
- Harley P.C., Thomas R.B., Reynolds J.F. & Strain B.R. (1992) Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell & Environment* 15, 271– 282.
- Heiniche D.R. (1964). The micro-climate of fruit trees. *Proc Amer Society Hort Science*. 85:33-41
- Hieke, S., C.M. Menzel and P. Lüdders. 2002a. Shoot development, chlorophyll, gas exchange and carbohydrates in lychee seedlings (*Litchi chinensis*). *Tree Physiol.* 22:947–953
- Hikosaka K., Ishikawa K., Borjigidal A., Muller O. & Onoda Y. (2006) Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany* 57, 291– 302
- Hikosaka K., Murakami A. & Hirose T. (1999) Balancing carboxylation and regeneration of ribulose-1,5-bisphosphate in leaf photosynthesis: temperature acclimation of an evergreen tree, *Quercus myrsinaefolia*. *Plant, Cell & Environment* 22, 841– 849.
- 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 & Environment* 34, 113– 126.
- Iland P. and Gago P. (2002) 'Australia wines. *Styles and tastes*.' (Patrick Iland Wine Promotions: Campbelltown).
- Johnson Matthew P. (2016). Photosynthesis. *Essays in Biochemistry* 60 255–273

- Jones, G. (2007). Climate change: observations, projections, and general implications for viticulture and wine production. In Working paper n°7. Economics Department, Whitman College, USA.
- Jones, G., White, M., Cooper, O., & Storchmann, K. (2005). Climate change and global wine quality. *Climatic change*, 73, 319-343.
- 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
- Juric T.W., Chabot J.F., Chabot B.F.(1979). Ontogeny of photosynthetic performance on *Fragaria virginiana* under changing light regimes. *Plant Physiology* 63:542-547
- Kakani V.G., Boote K.J., Reddy K.R. & Land D.J. (2008) Response of Bahiagrass carbon assimilation and photosystem activity to below optimum temperatures. *Functional Plant Biology* 35, 1243– 1254.
- Keller, M., Tarara, J.M. and Mills, L.J. (2010b). Spring temperature alter reproductive development in grapevines. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16, 445-454.
- 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 & Environment* 23, 423– 430.
- Kattge J. & Knorr W. (2007) Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant, Cell & Environment* 30, 1176– 1190
- Kliewer, W.M., (1977). Effect of high temperatures during the bloom-set period on fruit-set, ovule fertility, and berry growth of several grape cultivars. *Am. J. Enol. Vitic.* 28, 215-222.
- Kriedemann P.E., Kliewer W.M., Harris J.M (1970). Leaf age and photosynthesis in *Vitis vinifera* L. *Vitis* 7:213-220
- Kriedemann P.E. (1968) Photosynthesis in vine leaves as a function of light intensity, temperature and leaf age. *Vitis* 7, 213– 220.
- Lebon, G., E. Duchêne, O. Brun, C. Magné and C. Clément. 2004. Flower abscission and inflorescence carbohydrates in sensitive and non-sensitive cultivars of grapevine. *Sex. Plant Reprod.* 17:71–79

- Law R.D. & Crafts-Brandner S.J. (1999) Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Physiology* 120, 173– 181.
- Manter D.K. & Kerrigan J. (2004) A/Ci curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. *Journal of Experimental Botany* 55, 2581– 2588.
- Medlyn B.E., Dreyer E., Ellsworth D., et al . (2002) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell & Environment* 25, 1167– 1179.
- Malheiro, A., Santos, J., Fraga, H., & Pinto, J. (2010). Climate change scenarios applied to viticultural zoning in Europe. *Climate research*, 43, 163-177.
- Man R. & Lieffers V.J. (1997) Seasonal photosynthetic responses to light and temperature in white spruce (*Picea glauca*) seedlings planted under an aspen (*Populus tremuloides*) canopy and in the open. *Tree Physiology* 17, 437– 444.
- Maroco JP, Rodrigues ML, Lopes C, Chaves MM. 2002. Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought—metabolic and modelling approaches. *Functional Plant Biology* 29: 451–459
- Medlyn B.E., Dreyer E., Ellsworth D., et al. (2002) Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell & Environment* 25, 1167– 1179.
- Meehl, G. A. (2007). The WCRP CMIP3 multimodel dataset: A new era in climate change research. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 1383 - 1394.
- Moriondo, M., Ferrise, R., Trombi, G., Brillì, L., & Dibari, C. (2015). Modelling olive trees and grapevines in a changing climate. *Environmental modelling & software* (XXX), 1-15.
- Niimi, Y. and H. Torikata. 1979. Changes in photosynthesis and respiration during berry development in relation to the ripening of Delaware grapes. *J. Jap. Soc. Hortic. Sci.* 47:448–453.
- Oberhuber W. & Edwards G.E. (1993) Temperature dependence of the linkage of quantum yield of photosystem II to CO₂ fixation in C₃ and C₄ plants. *Plant Physiology* 101, 507– 512.
- Onoda Y., Hikosaka K. & Hirose T. (2005) Seasonal change in the balance between capacities of RuBP carboxylation and RuBP regeneration affects CO₂ response of photosynthesis in *Polygonum cuspidatum*. *Journal of Experimental Botany* 56, 755– 763.
- Osmond C.B. (1981) Photosynthesis and photorespiration. Some implications for the energetics of photosynthesis. *Biochimica et Biophysica Acta* 639, 77– 98

- Pagay Vinay, Collins Cassandra (2017). Effects of timing and intensity of elevated temperatures on reproductive development of field-grown Shiraz grapevines. <https://oeno-one.eu/article/view/1066>
- Palliotti, A. and A. Cartechini. 2001. Developmental changes in gas exchange activity in flowers, berries, and tendrils of field-grown cabernet sauvignon. *Am. J. Enol. Vitic.* 52:317–323
- Parker, A. d.-A. (2013). Classification of varieties for their timing of flowering and veraison using a modelling approach: A case study for the grapevine species *Vitis vinifera* L. *Agricultural and Forest Meteorology*, 249-264.
- Parker, A. K.-A. (2011). General phenological model to characterise the timing of flowering and veraison of *Vitis vinifera* L. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 206 - 216.
- Peña - Rojas, Aranda & Fleck (2004). Stomatal limitation to CO₂ assimilation and down-regulation of photosynthesis in *Quercus ilex* resprouts in response to slowly imposed drought. *Tree Physiology* 24(7):813-22
- Peri P.L., Moot D.J. & McNeil D.L. (2005) Modelling photosynthetic efficiency (α) for the light-response curve of cocksfoot leaves under temperate field conditions. *European Journal of Agronomy* 22, 277– 292
- Petrie P.R. and Clingeleffer P.R. (2006) Crop thinning (hand versus mechanical), grape maturity and anthocyanin concentration: outcomes from irrigated Cabernet Sauvignon (*Vitis vinifera* L.) in a warm climate. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 12, 21-29.
- Petrie P.R. and Clingeleffer P.R., 2005. Effects of temperature and light (before and after budburst) on inflorescence morphology and flower number of Chardonnay grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 11(1), 59-65.
- Petrie Paul R., Michael C. T. Trought., Stanley Howell Graeme D. Buchan (2000). The effect of leaf removal and canopy height on whole-vine gas exchange and fruit development of *Vitis vinifera* L. Sauvignon Blanc *Functional Plant Biology*, 30, 711–717
- Polito, V.S., Weinbaum, S.A., Muraoka, T.T., 1991. Adaptive responses of walnut pollen germination to temperature during pollen development. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 116, 552-554.
- Pouget, R., 1981. Action of temperature on the differentiation of inflorescences and flowers during the pre-budburst and post-budburst phases of latent buds in the grapevine. *Connaissance de la Vigne et du Vin* 15, 65-79.

- 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
- Rajasekaran, K., Mullins, M.G., 1985. Somatic embryo formation by cultured ovules of Cabernet Sauvignon grape: effects of fertilization and of the male gameticide toluidine blue. *Vitis* 24, 151-157
- Rochard, J., Clement, J., & Srihyeri, A. (2006). The evolution of grape harvest dates in relation to climate change. Sixth International Cool Climate Symposium for Viticulture and Oenology. Christchurch, New Zealand.
- Rogiers S.Y., Greer D.H., Hutton R.J. & Clarke S.J. (2011) Transpiration efficiency of the grapevine cv. Semillon is tied to VPD in warm climates. *Annals of Applied Biology* 158, 106– 114.
- Rogiers SY, Greer DH, Hutton RJ, Landsberg JJ. 2009. Does nighttime transpiration contribute to anisohydric behaviour in a *Vitis vinifera* cultivar? *Journal of Experimental Botany* 60: 3751–3763
- Saladiè, O., Montse, N., Aguilar, E., & Lampreave, M. (2007). Variation de la date du début des vendanges en catalogne au cours de la période de la plus forte influence anthropique sur le climat. *Climate and Viticulture*, (p. 65-71). Zaragoza (Spain).
- Salvucci M.E. & Crafts-Brandner S.J. (2004) Relationships between the heat tolerance of photosynthesis and thermal stability of Rubisco activase in plants from contrasting environments. *Plant Physiology* 134, 1460– 1470.
- Sadras V.O. & Soar C.J. (2009) Shiraz vines maintain yield in response to a 2–4 °C increase in maximum temperature using an open-top heating system at key phenostages. *European Journal of Agronomy* 21, 250– 258.
- Sadras VO, Soar CJ, Hayman PH, McCarthy MG (2009). Managing grapevines in variable climates: The impact of temperature. Final Report to Grape and Wine Research & Development Corporation
- Sadras VO. (2007). Quantifying the improvement in Australian wine quality in the last two decades: Can technology counteract warming trends? *Viticulture Seminar - Climate Change, Manjimup Horticultural Research Institute*, 5 Nov 2007
- Sauter, J.J. and B. Van Cleve. 1994. Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees. *Trees* 8:297–304

- 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
- Schubert A., Restagno M., Lovisolo C. (1996). Net photosynthesis of grapevine leaves of different age exposed to high or low light intensity. *Adv.Hort.Science* 10:163-166
- Schultz, H., & Jones, G. (2010). Climate induced historic and future changes in viticulture. *Journal of Wine Research*, 21, 137-145.
- Schultz HR. 2003. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell and Environment* 26: 1393–1405.
- Sepúlveda G, Kliewer WM. 1986. Effect of high temperature on grapevines (*Vitis vinifera* L.). II. Distribution of soluble sugars. *American Journal of Enology and Viticulture* 37: 20–25
- 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.
- Smart, R.E., Coombe, B.G., (1983). Water relations in grapevine, in: Kozlowski, T.T. (Ed.), In Water deficits and plant growth. *Academic Press*, New York, pp. 137-196.
- Snider, J.L., Oosterhuis, D.M., Loka, D.A., Kawakami, E.M., 2011. High temperature limits in vivo pollen tube growth rates by altering diurnal carbohydrate balance in field-grown *Gossypium hirsutum* pistils. *J. Plant Physiol.* 168, 1168-1175.
- Soar, C.J., Sadras, V.O., Petrie, P.R., (2008). Climate drivers of red wine quality in four contrasting Australian wine regions. *Aust. J. Grape Wine Res.* 14, 78-90.
- Sonal M., Agrawal D. Jajoo A. (2014). Photosynthesis: Response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology Biology* Volume 137, Pages 116-126
- Spanna, F. S. (2005). Risultati preliminari dell'applicazione di un modello unificato per la simulazione del germogliamento di specie arboree spontanee. Convegno AIAM "Agrometeorologia. risorse naturali e sistemi di gestione del territorio", (p. 94 - 95). Vasto
- Staudt, G., (1982). In vivo pollen germination and pollen tube growth in *Vitis* and dependence on temperature. *Vitis* 21, 205-216
- Suppiah, R., Preston, B., Whetton, P.H., McInnes, K.L., Jones, R.N., Macadam, I., Bathols, J., Kirono, D. (2010). Regional climate change projections: South Australian Murray-Darling Basin, South Australia. *Department of Environment and Natural Resources*

- Sun O.J. & Sweet G.B. (1996) Genotypic variation in light and temperature response of photosynthesis in *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* and *N. menziesii*. *Australian Journal of Plant Physiology* 23, 421– 428.
- 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.
- Suwa R., Hakata H., Hara H., El-Shemy H.A., Adu-Gyamfi J.J., Nguyen N.T., Kanai S., Lightfoot D.A., Mohapatra P.K. & Fujita K. (2010) High temperature effects on photosynthetic partitioning and sugar metabolism during ear expansion in maize (*Zea mays* L.) genotypes. *Plant Physiology and Biochemistry* 48, 124– 130.
- 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.
- Vergnes, A., (1982). Treatments to control coulure in grapevine cultivar Grenache. *Prog. Agric. Vitic.* 99, 571-573
- Von Caemmerer S. (2000) Biochemical Models of Leaf Photosynthesis. *CSIRO Publishing*, Collingwood, Australia.
- Von Caemmerer S. & Farquhar G.D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153, 376– 387.
- Walcroft A., Le Roux X., Diaz-Espejo A., Dones N. & Sinoquet H. (2002) Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. *Tree Physiology* 22, 929– 938.
- Wang Z Y. 2010. Grape Phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae* Fitch). *China Agriculture Press*, Beijing. p. 2.
- Webb, L.B., Whetton, P.H. and Barlow, E.W.R. (2007) Modelled impact of future climatechange on the phenology of winegrapes in Australia. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 13, 165-175.
- White, M.A., Diffenbaugh, N.S., Jones, G.V., Pal, J.S., Giorgi, F., (2006). Extreme heat reduces and shifts United States premium wine production in the 21st century. *PNAS* (USA) 103, 11217-11222.
- Wise R.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 & Environment* 27, 717– 724.

- Wullschleger S.D. (1993) Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants. A retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany* 44, 907– 950.
- Xiao F., Yang Q., K. W. Lee (2016). Photosynthetic and physiological responses to high temperature in grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves during the seedling stage. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*
- 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.
- Yamori W., Evans J. R, Von Caemmerer S. (2010). Effects of growth and measurement light intensities on temperature dependence of CO₂ assimilation rate in tobacco leaves. *Plant Cell Environ.* 33 332–343 10.1111/j.1365-3040.2009.02067.x
- 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 & Environment* 25, 536– 547
- Yu DJ, Kim SJ, Lee HJ. 2009. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in field-grown grapevine cultivars. *Biologia Plantarum* 53: 133–137
- Zapata, C., E. Deléens, S. Chaillou and C. Magné. (2004a). Partitioning and mobilization of starch and N reserves in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *J. Plant Physiol.* 161:1031–1040.
- Zapata, C., E. Deléens, S. Chaillou and C. Magné. (2004b). Mobilisation and distribution of starch and totalN in two grapevine cultivars differing in their susceptibility to shedding. *Funct. Plant Biol.* 31:1127–1135.
- Zapata C, Magne´ C, Dele´ens E, Brun O, Audran JC, Chaillou S. Grapevine culture in trenches. I. Root growth and dry matter partitioning. *Aust J Grape Wine Res* 1999;7:127–31
- Zhang K., Chen Bai-hong, Haob Y., (2018). Effects of short-term heat stress on PSII and subsequent recovery for senescent leaves of *Vitis vinifera* L. cv. Red Globe. *Journal of Integrative Agriculture* Volume 17, Issue 12, Pages 2683-2693
- Zsófi Z., Váradi G., Bálo B., Marschall M. & Nagy Z. (2009a) Heat acclimation of grapevine leaf photosynthesis: mezo- and macroclimatic aspects. *Functional Plant Biology* 36, 310– 322.
- Zsofi Z, Ga´l L, Szila´gyi Z, Szu´cs E, Marschall M, Nagy Z, Ba´lo B. 2009b. Use of stomatal conductance and pre-dawn water potential to classify terroir for the grape variety Ke´kfrankos. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 15: 36–47