

Investigation of Drought Tolerance Using Metabolites and Photosynthetic Characters in Zard Olive (*Olea Europaea* L.) Cultivar Plants

MAHMOUD AZIMI^{*1}, MEHDI TAHERI², TOURAJ KHOSHZAMAN¹, MOHAMMAD TOKASI², ESMAIL SOHRABI², AHMADREZA DADRAS¹, AZIZOLLAH ABDOLLAHI³

1. Agricultural and Horticultural Research Department, Zanjan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Zanjan, Iran.

2. Soil and Water Research Department, Zanjan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Zanjan, Iran.

3. Expert in agricultural and horticultural research Department, Zanjan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Zanjan, Iran.

(Received: Nov. 17, 2019- Revised: Jan. 5, 2020- Accepted: Jan. 8, 2020)

ABSTRACT

Olive has been well adapted to arid and semi-arid climates due to leaf structure and drought tolerance mechanisms. Zard is a native double-purpose cultivar and the most important olive cultivar in Iran. This study was conducted to investigate the effect of drought stress on some metabolic, morphological and physiological traits of Zard cultivar plants under greenhouse conditions. One-year old plants (self-rooted) of Zard cultivar were used in this study. Self-rooted plants were transferred to 10 kg pots containing 1:1:1 sand, field soil and cocopeat and kept for six months with optimal irrigation and nutrition conditions. By considering the field capacity as control treatment, three treatments of 75, 50 and 25% of field capacity were defined as drought stress (totally four treatments) and the experiment was continued for 60 days. The experimental design was a completely randomized design with four drought stress treatments in three replications and two plants per replicate. Results showed that the moderate and severe drought stress significantly reduced stomatal conductance and transpiration and consequently reduced the differences between the leaf and air temperatures. Despite of decrease in photosynthesis rate, its difference was significant in stresses greater than 0.5FC, indicating that the drought tolerance mechanisms were activated in this cultivar. Reduced photosynthesis rate was due to reduction in chlorophyll content per unit leaf area and also in carbon dioxide assimilation and consequently reduction in stomatal conductance. Increased accumulation of proline and total phenol caused to boost the plant tolerance to drought stress. Based on the responses of olive plants to drought stress, it was concluded that Zard cultivar was tolerant to drought stress up to 0.5FC level. According to growth indices, Zard olive cultivar can be recommended for orchards in regions with scarcity or marginal water conditions.

Keywords: Chlorophyll, Phenol, Photosynthesis Rate, Proline.

بررسی تحمل به تنش خشکی با استفاده از متابولیت‌ها و ویژگی‌های فتوسنتزی در نهال‌های زیتون (*Olea europaea* L.) رقم زرد

محمود عظیمی^{۱*}، مهدی طاهری^۲، تورج خوش‌زمان^۱، محمد تکاسی^۲، اسماعیل سهرابی^۲، احمدرضا دادرسی^۱، عزیزاله عبدالهی^۲

۱. بخش تحقیقات زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان زنجان، سازمان تحقیقات،

آموزش و ترویج کشاورزی، زنجان، ایران.

۲. بخش تحقیقات خاک و آب، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان زنجان، سازمان تحقیقات،

آموزش و ترویج کشاورزی، زنجان، ایران.

۳. ایستگاه تحقیقات زیتون طارم، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان زنجان، سازمان تحقیقات،

آموزش و ترویج کشاورزی، زنجان، ایران.

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۸/۲۶ - تاریخ بازنگری: ۱۳۹۸/۱۰/۱۵ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۸/۱۰/۱۸)

چکیده

زیتون به دلیل ساختار برگ‌ها و وجود مکانیسم‌های تحمل به خشکی، به‌خوبی با شرایط اقلیمی خشک و نیمه خشک سازگار شده است. رقم زرد، یک رقم بومی دومانظوره و مهم‌ترین رقم باغات زیتون ایران می‌باشد. این پژوهش برای بررسی اثر تنش خشکی روی برخی صفات متابولیکی، مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی نهال‌های رقم زرد در شرایط گلخانه اجرا شد. در این تحقیق از نهال‌های یک‌ساله (ریشه‌دار شده) رقم زرد استفاده شد. نهال‌ها به گلدان‌های ۱۰ کیلوگرمی حاوی ماسه، خاک مزرعه و کوکوپیت با نسبت ۱:۱:۱ منتقل و به مدت شش ماه در شرایط آبیاری و تغذیه مطلوب نگهداری شدند. با در نظر گرفتن رطوبت ظرفیت زراعی به‌عنوان تیمار شاهد، سه تیمار رطوبتی ۷۵، ۵۰ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی، به‌عنوان تیمارهای تنش خشکی (در مجموع چهار تیمار تنش رطوبتی) تعریف و آزمایش به مدت ۶۰ روز ادامه یافت. برای اجرای این آزمایش از طرح آماری کاملاً تصادفی با چهار تیمار تنش خشکی در سه تکرار و تعداد دو نهال در هر تکرار استفاده شد. نتایج نشان داد که تنش خشکی متوسط و شدید موجب کاهش زیاد هدایت روزنه‌ای و تعرق از سطح برگ و به دنبال آن، کاهش اختلاف درجه حرارت برگ با محیط شد. علی‌رغم کاهش سرعت فتوسنتز، اختلاف این ویژگی از تنش خشکی ۵FC/۰ به بعد، معنی‌دار شد که نشان‌دهنده فعال شدن مکانیسم‌های تحمل به خشکی در این رقم بود. کاهش سرعت فتوسنتز، به دلیل کاهش مقدار کلروفیل در واحد سطح برگ و همچنین کاهش آسیمیلایون دی‌اکسیدکربن و در نتیجه کاهش هدایت روزنه‌ای بود. افزایش تجمع پرولین و فنل کل، موجب افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش خشکی شد. با در نظر گرفتن عکس‌العمل‌های نهال زیتون در برابر تنش خشکی، چنین نتیجه گرفته شد که رقم زرد در برابر تنش خشکی تا سطح ۵FC/۰ مقاوم است. با توجه به شاخص‌های رشد، رقم زرد را می‌توان برای باغ‌های مناطق کم آب و یا دارای آب با کیفیت حاشیه‌ای توصیه نمود.

واژه‌های کلیدی: پرولین، سرعت فتوسنتز، فنل، کلروفیل.

مقدمه

(Bacelar *et al.*, 2004). مجموعه‌ای از مکانیسم‌های سازگاری در زیتون باعث می‌شوند که این درخت بتواند شرایط شدید تنش خشکی را تحمل نماید. این مکانیسم‌ها منجر به تغییر در وضعیت آب برگ و بسته شدن روزنه‌ها شده و در نتیجه باعث کاهش میزان فتوسنتز می‌شوند. در شرایط تنش خشکی و درجه حرارت بالا، درخت زیتون با بستن روزنه‌ها از هدر رفت بیش از اندازه آب جلوگیری می‌کند (Sofa *et al.*, 2008; Chartzoulakis *et al.*, 1999; Moriana *et al.*, 2002). در حقیقت بستن روزنه‌ها می‌تواند باعث جلوگیری از کاهش بیش از اندازه آب در شرایط تنش خشکی

زیتون به‌عنوان یک درخت همیشه سبز، بومی آب و هوای نیمه-خشک مدیترانه‌ای است. گیاهانی که در مناطق خشک و نیمه-خشک کشت می‌شوند، معمولاً در فصل تابستان با تنش کم آبی و خشکی مواجه هستند (Chartzoulakis *et al.*, 1999; Khoshzaman *et al.*, 2018). زیتون با ساختار اسکلوروفیلی برگ‌ها (تراکم بالای بافت برگ و وجود کوتیکول‌های ضخیم و لایه‌های هیفی در زیر برگ) به‌خوبی با شرایط خشکی سازگار است

کلروز در نهال‌های در معرض کم آبی استفاده می‌شود (Sairam *et al.*, 2003; Brito *et al.*, 1998). کاروتنوئیدها، از تجزیه کلروفیل‌ها در مقابل نور محافظت می‌کنند (Mittler, 2002).

بروز پدیده تغییر اقلیم در اکثر مناطق کشور و کاهش میزان بارندگی به همراه تنزل کیفی منابع آب (افزایش شوری منابع آب زیرزمینی و سطحی)، اهمیت توجه به موضوع بررسی میزان تحمل ارقام مختلف زیتون به تنش‌های محیطی مانند خشکی، شوری و غیره را بیش از پیش نمایان می‌کند. سطح زیرکشت زیتون در منطقه طارم زنجان، حدود ۲۰ هزار هکتار می‌باشد (Anonymous, 2018). رقم زیتون زرد به‌عنوان یک محصول دومنظوره (کنسروی و روغنی)، مهمترین رقم زیتون‌کاری‌های منطقه طارم بوده و بیشترین سطح زیرکشت باغات این منطقه را به خود اختصاص داده است. علاوه بر این، روغن استخراج‌شده از رقم زرد نیز کیفیت بالایی دارد (Zeinanloo *et al.*, 2015). بنابراین ارزیابی رفتار این رقم در برابر تنش خشکی به منزله تهیه شناسنامه رقم زرد در برابر تنش‌های محیطی ضروری می‌باشد. با عنایت به موارد فوق‌الذکر، هدف از اجرای این آزمایش بررسی اثر تنش خشکی روی تبادلات گازی و صفات فیزیولوژیکی نهال‌های رقم زرد می‌باشد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و شرایط رشد

این تحقیق در سال ۱۳۹۶ در ایستگاه تحقیقات زیتون طارم استان زنجان به اجرا در آمد. طول و عرض جغرافیایی ایستگاه به ترتیب برابر ۴۹ درجه شرقی و ۳۶ درجه شمالی و ارتفاع از سطح دریا برابر ۳۵۰ متر بود. نهال‌های یک ساله رقم زرد در گلدان‌های ۱۰ لیتری حاوی ماسه، خاک مزرعه و کوکوپیت با نسبت ۱:۱:۱ کاشته شده و به مدت شش ماه در شرایط آبیاری و تغذیه کامل نگهداری شدند (جدول ۱).

جدول ۱- ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مورد استفاده در آزمایش

کربن آلی	بافت	رس	سیلت	شن	pH	مواد خنثی‌شونده	EC	پتاسیم	فسفر
(%)	(-)	(%)	(%)	(%)	(-)	(%)	(dS m ⁻¹)	(mg kg ⁻¹)	(mg kg ⁻¹)
۶/۳۶	شنی لوم	۸	۲۳	۶۹	۷/۱۸	۷/۹	۹/۹	۲۰۱۵	۱۱۶/۲

زراعی) و تنش شدید (۲۵ درصد ظرفیت زراعی) با استفاده از روش بیلان آبی بر اساس رطوبت وزنی محاسبه و اعمال شد. برای این منظور قبل از شروع اجرای تیمارها، حجم معینی آب به گلدان

شود (Fernández *et al.*, 1997). تنظیم تبادلات گازی و رفتار بیوشیمیایی درختان زیتون به عنوان ابزاری برای تحمل تنش خشکی می‌باشد (Bacelar *et al.*, 2007; Ben Abdallah *et al.*, 2018). همچنین تنش خشکی بر روی اجزای فتوسنتز مثل هدایت روزنه‌ای ۱، فتوسنتز ۲ و میزان تعرق ۳ اثرگذار است (Tugendhaft *et al.*, 2009; Ben Ahmed *et al.*, 2016).

رابطه مثبت قوی بین هدایت روزنه‌ای و پتانسیل آب برگ-های درختان زیتون توسط Tognetti *et al.* (2006) گزارش شد که نشان‌دهنده عملکرد بالای روزنه‌ها در مقابل تنش خشکی است. تنظیم اسمزی یک عامل سازگار فیزیولوژیکی مهم مرتبط با تنش خشکی است. سنتز موادی همانند پرولین و قندها، یک مکانیسم سازگاری دیگر درخت زیتون در برابر تنش خشکی است که مشابه تنظیم‌کننده‌های اسمزی عمل می‌کند (Sofa *et al.*, 2004b). با اینکه تجمع پرولین در برخی از ارقام زیتون متحمل به تنش آبی با تاخیر صورت می‌گیرد اما غلظت آن در برگ‌های رقم متحمل بیشتر از رقم حساس می‌باشد. (Ennajeh *et al.*, 2006) معتقدند شروع تجمع پرولین (به‌عنوان تنظیم‌کننده اسمزی) و کاهش آن، انعکاس مناسبی از رفتار یک رقم تحت شرایط تنش آبی است. همچنین Karimi *et al.* (2018) تحمل بالای درختان زیتون به تنش خشکی را به غلظت زیاد کربوهیدرات‌های محلول همراه با پتاسیم و کلسیم زیاد برگ‌ها ارتباط دادند.

رشد رویشی، وزن تر و خشک برگ نهال‌های زیتون در شرایط کم‌آبی، کاهش می‌یابد. علاوه بر این، تنش خشکی باعث کاهش غلظت کلروفیل کل (a+b) می‌شود (Bacelar *et al.*, 2006). بر اساس نظر Smirnoff (1993)، کاهش مقدار کلروفیل یکی از علائم بارز تنش اکسیداسیونی است. در اثر تنش خشکی، سنتز کلروفیل‌ها کاهش و تجزیه آن‌ها افزایش می‌یابد. نسبت کلروفیل کل به کاروتنوئید، در شرایط کم آبی به طور معنی‌داری در نهال‌های زیتون پایین‌تر است که به‌عنوان یک شاخص برای وجود

به منظور بررسی اثر تنش خشکی روی نهال‌های زیتون، تیمار تنش خشکی در چهار سطح شاهد (ظرفیت زراعی)، تنش کم (۷۵ درصد ظرفیت زراعی)، تنش متوسط (۵۰ درصد ظرفیت

خنثی شد. نمونه به مدت دو ساعت برای هم‌دماشدن با محیط، در شرایط تاریک آزمایشگاه، نگهداری و میزان جذب نور در طول موج ۷۶۵ نانومتر اندازه‌گیری شد. در نهایت مقدار فنل کل با استفاده از منحنی استاندارد تهیه‌شده با گالیک اسید محاسبه شد (Talhaoui et al., 2015).

مقدار پرولین برگ به روش Bates et al (1973) تعیین شد. مقدار ۰/۱ گرم از بافت تر برگ در ۱۰ میلی‌لیتر محلول سه درصد اسید سولفوسالیسیلیک ساییده و مخلوط یکنواختی به دست آمد. عصاره حاصل با استفاده از سانتریفیوژ به مدت پنج دقیقه در ۱۰۰۰۰ سانتریفیوژ شد. سپس دو میلی‌لیتر از مایع فوقانی با دو میلی‌گرم معرف نین‌هیدرین و دو میلی‌لیتر اسید استیک خالص مخلوط و یک ساعت در دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد در حمام بن‌ماری قرار گرفت. لوله‌های محتوی عصاره بافت برگ در حمام یخ، سرد شد و سپس چهار میلی‌لیتر تولوئن به مخلوط اضافه و با ثابت شدن لوله‌ها به مدت ۲۰-۱۵ ثانیه، دو لایه کاملاً مجزا تشکیل شد. لایه رنگی فوقانی (حاوی تولوئن و پرولین)، برای اندازه‌گیری غلظت پرولین مورد استفاده قرار گرفت. جذب نور در طول موج ۵۲۰ نانومتر اندازه‌گیری و مقدار پرولین در هر نمونه با استفاده از منحنی استاندارد، تعیین شد.

تجزیه آماری

این آزمایش، در قالب طرح آماری کاملاً تصادفی با چهار تیمار تنش خشکی، در سه تکرار و تعداد دو نهال در هر تکرار، مجموعاً ۲۴ نهال به اجرا در آمد. بانک اطلاعاتی این تحقیق پس از جمع‌آوری داده‌ها در محیط نرم‌افزار Excel تهیه و تجزیه آماری داده‌ها توسط نرم‌افزار SAS (Copyright 2002 by SAS Institute Inc.) انجام شد. برای انجام مقایسات میانگین از آزمون LSD استفاده شد.

نتایج و بحث

بر اساس تجزیه واریانس داده‌ها (جدول ارائه نشده است)، اثر تنش خشکی روی مقدار کلروفیل کل، کارایی لحظه‌ای مصرف آب، فنل کل، پرولین و اختلاف درجه حرارت برگ با محیط در سطح احتمال پنج درصد، مقدار کلروفیل a و نسبت کاروتنوئید به کلروفیل کل در سطح احتمال یک درصد، مقدار کاروتنوئید، تعلق از سطح برگ، هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز در سطح احتمال ۰/۱ درصد معنی‌دار بود. در مقابل اثر تنش خشکی روی مقدار کلروفیل b، کربوهیدرات‌های محلول و کارایی مصرف آب معنی‌دار نشد.

شاهد اضافه شد و حجم آب زهکش شده در مدت دو روز جمع‌آوری و مورد اندازه‌گیری قرار گرفت. اختلاف مقدار حجم آب اضافه و زهکشی‌شده، به‌عنوان حجم آب مورد استفاده در تیمار شاهد تعیین شد. این فرآیند در سه تکرار انجام و بقیه تیمارها به‌صورت درصدی از تیمار شاهد محاسبه شدند. حجم آب مورد نیاز آبشویی نمک‌های تجمع‌یافته برای تیمارهای تنش، با استفاده از روش Nikbakht et al. (2013) برآورد شد. این آزمایش به مدت ۶۰ روز ادامه یافت.

اندازه‌گیری تبادلات گازی و رنگدانه‌ها

در این آزمایش خصوصیات فتوسنتزی برگ‌های زیتون به کمک دستگاه فتوسنتز متر قابل حمل (LCi (ADC Bio Scientific Ltd.) تعیین شد. ویژگی‌هایی مانند غلظت دی‌اکسیدکربن در فضای زیر روزنه (Ci)، تعلق از سطح برگ (E)، فتوسنتز (An) و هدایت روزنه-ای (gs) توسط این دستگاه ثبت شد. پس از اندازه‌گیری اجزای فتوسنتز، فاکتورهای کارایی ذاتی مصرف آب ۱ از رابطه $(Int. WUE = \frac{An}{E})$ و کارایی لحظه‌ای مصرف آب ۲ از رابطه $(Ins. WUE = \frac{An}{gs})$ محاسبه شد (Medrano et al., 2015). برای اندازه‌گیری میزان رنگدانه برگ نهال‌های زیتون و محاسبه مقدار کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل از روش Arnon (1967) استفاده شد. مقدار نیم گرم از ماده تر گیاهی در هاون چینی ریخته و سپس با استفاده از نیتروژن مایع خرد و له شد. ۲۰ میلی‌لیتر استن ۸۰ درصد به نمونه اضافه شده و در دستگاه سانتریفیوژ با سرعت ۶۰۰۰ دور در دقیقه به مدت ۱۰ دقیقه قرار گرفت. مقدار جذب نور در محلول صاف رویی در طول موج‌های ۶۶۳ نانومتر برای کلروفیل a، ۶۴۵ نانومتر برای کلروفیل b و ۴۷۰ نانومتر برای کاروتنوئید توسط اسپکتروفتومتر قرائت شد.

$$\begin{aligned} 2.69(A645) - \text{mg chlorophyll a/gr tissue} &= 12.7(A663) \\ & \times W \times V1000 \\ 4.68(A663) - \text{mg chlorophyll b/gr tissue} &= 22.9(A645) \\ & \times W \times V1000 \\ 8.02(A663) + \text{mg total chlorophyll/gr tissue} &= 20.2(A645) \\ & \times W \times V1000 \end{aligned}$$

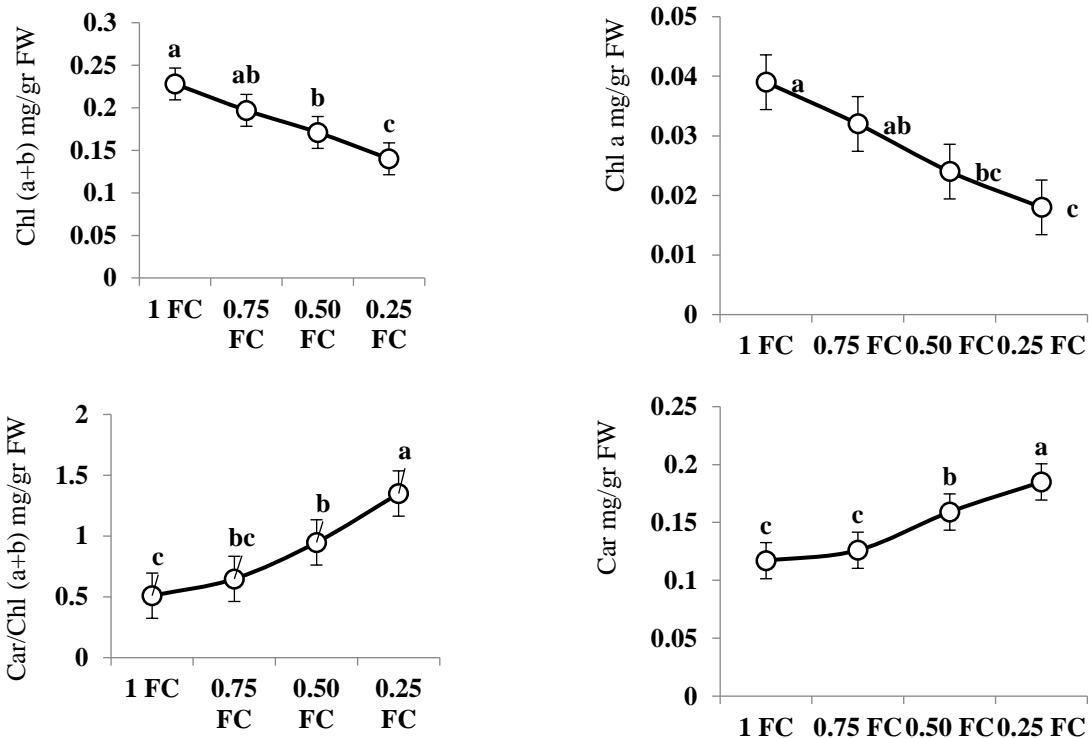
اندازه‌گیری فنل کل و پرولین

میزان فنل کل موجود در برگ با استفاده از معرف فولین اندازه‌گیری شد. مقدار ۰/۵ گرم از برگ‌های تازه در داخل متانول ۸۰ درصد له شد. سپس مخلوط حاصل به مدت پنج دقیقه با سرعت ۱۰۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. به یک لوله آزمایش مقدار ۵۰ میکرولیتر از عصاره برگ، ۴۵۰ میکرولیتر آب مقطر و ۲/۵ میلی‌لیتر معرف فولین ۱۰ درصد اضافه شد. پس از گذشت ۱۰ دقیقه، واکنش مذکور با افزودن دو میلی‌لیتر کربنات سدیم اشباع،

مقدار رنگدانه‌ها

کاهش سنتز آن، هر دو به دلیل تخریب ساختار تیلاکوئیدها می‌باشد (Liu *et al.*, 2011). نسبت کلروفیل به کاروتنوئید به طور معنی‌داری در نهال‌های زیتون در شرایط کم آبی پایین‌تر است که به‌عنوان یک شاخص برای وجود کلروز در نهال‌های در معرض کم آبی استفاده می‌شود. طی فرآیند تنش خشکی، گونه‌های اکسیژن فعال ۱ تشکیل شده که باعث تجزیه کلروفیل‌ها می‌شوند. همچنین تجزیه کلروفیل‌ها در کلروپلاست، باعث تخریب ساختارهای تیلاکوئیدی می‌شود (Sairam *et al.*, 1998). کاروتنوئیدها به عنوان یک آنتی‌اکسیدان از طریق خنثی‌سازی رادیکال‌های آزاد، فرایند اکسیداسیون را متوقف می‌کنند و نقش مهمی در تعدیل اثرات تنش خشکی در برگ‌ها دارند (Mittler, 2002) بنابراین افزایش نسبت کاروتنوئیدها به کلروفیل کل در گیاهان، نشان‌دهنده تحمل آن‌ها در مقابل تنش خشکی است (Liu *et al.*, 2011; Demmig Adams and Adams, 1996).

بررسی اثر تیمارهای تنش خشکی روی رنگدانه برگ‌های رقم زرد نشان داد که با افزایش شدت تنش خشکی از مقدار کلروفیل a و کلروفیل کل کاسته شد. مقدار کلروفیل a و کلروفیل کل در تیمارهای شاهد و ۷۵ درصد ظرفیت زراعی با هم تفاوت معنی‌داری نداشتند. در مقابل، با افزایش شدت تنش خشکی بر مقدار کاروتنوئیدها افزوده شده و نسبت کاروتنوئید به کلروفیل کل افزایش یافت. مقدار کاروتنوئید تیمارهای شاهد و ۷۵ درصد ظرفیت زراعی نیز با هم تفاوت معنی‌دار نداشتند. محتوای کلروفیل a و کلروفیل کل برگ‌های رقم زرد با افزایش شدت تنش خشکی، شیب نزولی داشتند (شکل ۱). کلروفیل a رنگدانه مهم فتوسیستم I بوده و محل استقرار آن، غشاء تیلاکوئیدها است (Demmig Adams and Adams, 1996)، کاهش مقدار کلروفیل، یکی از علائم بارز تنش بوده (Smirnov, 1993) و تجزیه کلروفیل و یا



شکل ۱- رابطه بین تنش خشکی با کلروفیل a (بالا راست)، کلروفیل کل (بالا چپ)، کاروتنوئید (پایین راست)، نسبت کاروتنوئید به کلروفیل کل (پایین چپ) در برگ نهال‌های زیتون رقم زرد

خشکی روند صعودی داشت و با افزایش شدت تنش، مقدار پروکلین برگ‌ها نیز افزایش یافت. مقدار فنل کل در تیمار خشکی ملایم (۷۵ درصد) افزایش کمی داشت اما در تیمار متوسط (۵۰ درصد) و تیمار شدید خشکی (۲۵ درصد)، نرخ افزایش مقدار فنل کل، زیاد بود (شکل ۲). در بسیاری از گونه‌های گیاهی، تجمع پروکلین

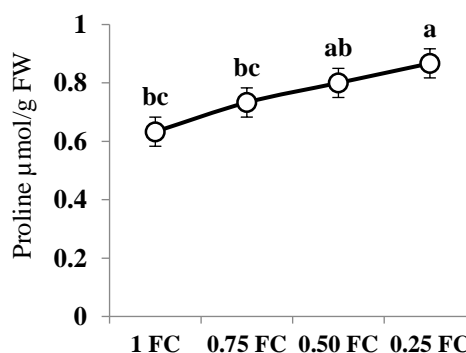
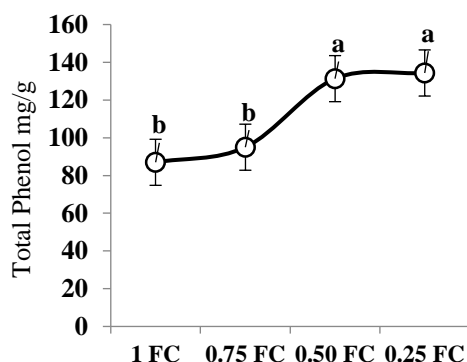
پروکلین و فنل

مقدار پروکلین برگ‌ها با افزایش شدت تنش خشکی افزایش پیدا کرد. مقدار پروکلین برگ نهال‌های تحت تنش متوسط و شدید (۵۰ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی) از نظر آماری بیشتر از تیمارهای ۱۰۰ و ۷۵ درصد بود. مقدار پروکلین برگ‌های زیتون با پیشرفت تنش

درصد ظرفیت زراعی بود اما در داخل هر دو گروه تفاوت معنی-داری از نظر فنل کل وجود نداشت. با افزایش شدت تنش خشکی، میزان فنل کل برگ‌ها نیز افزایش یافت. میزان تجمع فنل کل در تیمار ملایم تنش خشکی (۷۵ درصد ظرفیت زراعی)، افزایش کمی داشت اما در تنش‌های متوسط و شدید (۵۰ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی) میزان افزایش خیلی زیاد بود (شکل ۲). تنش خشکی، تجمع ترکیبات فنلی را تحریک می‌کند (Boussadia et al., 2018; Ahmedipour et al., 2012; Petridis et al., 2013). افزایش تجمع فنل کل علاوه بر تنش، به نوع ژنوتیپ نیز بستگی دارد (Petridis et al., 2012). افزایش مقدار فلاونوئیدها در شرایط تنش خشکی، احتمالاً یکی از مکانیسم‌های دفاعی گیاهان در برابر خشکی است (Çetinkaya, 2017). از سوی دیگر، بررسی‌های انجام گرفته توسط Cetinkaya et al. (2016) نشان داد که در فصل تابستان، مقدار فلاونوئیدها بیشتر از سایر فصل‌ها بود. نتایج مذکور این فرضیه را ثابت می‌کند که افزایش سنتز فلاونوئیدها در برگ‌ها در فصل تابستان یک عامل محافظت‌کننده در برابر اشعه فرابنفش است (Winkel-Shirley, 2002; Abdeljelil et al., 2017). با توجه به سمی بودن گونه‌های فعال اکسیژن برای سلول‌ها، این ترکیبات به‌طور موثری توسط آنتی‌اکسیدان‌ها حذف می‌شوند (Foyer et al., 1994). تنش خشکی، تجمع ترکیبات فنلی به ویژه اولئوروپئین را تحریک می‌کند (Petridis et al., 2012). آن‌ها نتیجه گرفتند که اولئوروپئین به‌عنوان یک آنتی‌اکسیدان عمل کرده و مقدار مالون دی‌آلدهید (MDA) نیز در شرایط تنش خشکی افزایش می‌یابد (Sofa et al., 2004a).

و افزایش قندهای محلول همبستگی مثبتی با تحمل به تنش خشکی دارد (Liu et al., 2011). اسید آمینه پرولین در برگ‌ها و ریشه نهال‌های زیتون در شرایط تنش خشکی تجمع می‌یابد (Ben Ahmed et al., 2009; Petridis et al., 2012; Sofu et al., 2004b; Arji and Arzani, 2008)، تجمع این اسید آمینه نشان‌دهنده نقش آن در تحمل به تنش خشکی است (Sofu et al., 2004b). در تعدادی از گونه‌های گیاهی، میزان تجمع پرولین در ارقام متحمل به تنش خشکی بیشتر از ارقام حساس گزارش شد (Reddy et al., 2004; Ben Ahmed et al., 2009; Elsheery and Cao, 2008; Liu et al., 2011; Kumar and Sharma, 2016; Karimi et al., 2018). در حالی که Shaheen et al. (2011) گزارش کردند میزان تجمع پرولین در ارقام حساس به تنش خشکی بیشتر از ارقام متحمل به تنش خشکی است. معمولاً در کوتاه‌مدت، پرولین در تیمارهای تنش خشکی به شدت تجمع می‌یابد گرچه در تیمارهای ملایم و متوسط خشکی نیز تجمع پرولین ادامه پیدا می‌کند (Liu et al., 2011). برخی از محققین اعلام کردند که در تنش‌های شدید خشکی، میزان تجمع پرولین از تیمارهای متوسط و ملایم بیشتر است (Shaheen et al., 2011; Boussadia et al., 2013). علاوه بر این، رابطه نزدیکی بین محتوای پرولین و میزان فتوسنتز مشاهده شد و نقش مهم این اسمولیت در حفظ فعالیت فتوسنتزی به اثبات رسید (Ben Ahmed et al., 2009). در این تحقیق نیز میزان تجمع پرولین در تیمار شدید تنش خشکی بیشتر از تیمارهای ملایم و متوسط بود.

مقدار فنل کل در تیمارهای تنش خشکی ۱۰۰ و ۷۵ درصد ظرفیت زراعی، کمتر از مقدار این ص در تیمارهای ۵۰ و ۲۵



شکل ۲- رابطه بین تنش خشکی با پرولین (راست) و فنل کل (چپ) در برگ نهال‌های زیتون رقم زرد

مشاهده‌شده تعرق از سطح برگ در ۲۵ درصد ظرفیت زراعی، کمترین میزان در بین تمام تیمارهای خشکی بود و تفاوت آماری معنی‌دار با بقیه تیمارهای خشکی داشت. مقدار تعرق از سطح برگ (E) با پیشرفت تنش خشکی، شیب نزولی داشته و تنش

تعرق از سطح برگ (E) اختلاف معنی‌داری بین مقادیر تعرق از سطح برگ (E) در تیمارهای ۱۰۰ و ۷۵ درصد وجود نداشت اما میزان این ویژگی در تیمار ۱۰۰ درصد بیشتر از سایر تیمارهای خشکی بود. مقادیر

تعرق و هدایت روزه‌های کاهش یافت. (Khan et al., 2010) گزارش نمودند که تنش خشکی مقدار تعرق را کاهش داده و با بسته نگه‌داشتن روزه‌ها، راندمان مصرف آب را برای حفظ رشد رویشی و عملکرد گیاهان افزایش می‌دهد.

سرعت فتوسنتز (An)

سرعت فتوسنتز بین تیمار ۱۰۰ و ۷۵ درصد ظرفیت زراعی اختلاف معنی‌داری نشان نداد اما با افزایش تنش خشکی، مقدار آن کاهش یافت. بیشترین مقدار فتوسنتز در تیمار شاهد و کمترین مقدار آن در تیمار ۲۵ درصد ظرفیت زراعی بود (شکل ۳). فتوسنتز یکی از حساس‌ترین فرآیندهایی است که تحت تاثیر تنش‌های غیرزنده قرار گرفته و منجر به کاهش عملکرد در درختان زیتون می‌شود. تنش خشکی علاوه بر سرعت فتوسنتز، باعث کاهش هدایت روزه‌ای و تعرق می‌شود. تنش خشکی با کاهش انتشار دی‌اکسیدکربن در فضای بین سلولی، توسط هر دو مکانیسم روزه‌ای و غیرروزه‌ای، سرعت فتوسنتز را کاهش می‌دهد (Ben Abdallah et al., 2017). در شرایط تنش خشکی، مقدار فتوسنتز به دلیل کاهش سطح برگ و همچنین کاهش سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ، کاهش می‌یابد. در شرایط تنش خشکی ملایم و متوسط، کاهش سرعت فتوسنتز به بسته شدن روزه‌ها نسبت داده می‌شود (Loreto and Sharkey, 1990). در خشکی شدید، محدودیت‌های غیر روزه‌ای روی سرعت فتوسنتز اثرگذار می‌باشند (Angelopoulos et al., 1996). بررسی‌های انجام‌شده در ارقام مختلف زیتون نشان داد که همزمان با کاهش هدایت روزه‌ای و تعرق، سرعت فتوسنتز نیز کاهش می‌یابد (Chartzoulakis et al., 1999; Sofo et al., 2005).

کارایی لحظه‌ای مصرف آب (Ins. WUS)

نتایج نشان داد که با افزایش تنش خشکی، کارایی لحظه‌ای مصرف آب افزایش یافت (شکل ۴). اختلاف سطوح کارایی لحظه‌ای مصرف آب بین دو سطح تیمار شاهد و تنش شدید خشکی (۰/۲۵FC) از نظر آماری معنی‌دار بود و بین مقادیر این ویژگی در بقیه سطوح تنش خشکی، اختلاف آماری معنی‌دار مشاهده نشد. با کاهش میزان آب خاک و افزایش تنش خشکی، سرعت فتوسنتز و هدایت روزه‌ای، هر دو کاهش می‌یابند اما نرخ کاهش هدایت روزه‌ای شدیدتر می‌باشد (شکل ۳). بنابراین روند تغییرات کارایی لحظه‌ای مصرف آب با افزایش تنش خشکی، صعودی خواهد بود. بروز تنش خشکی در محیط به بسته‌شدن روزه‌ها منجر می‌شود اما گیاه برای زنده‌ماندن نیازمند انجام تعرق است. در نتیجه، همزمان با کاهش فتوسنتز و بسته‌شدن تعداد زیادی از روزه‌ها متناسب با تنش خشکی، تعدادی از روزه‌ها نیز به حالت

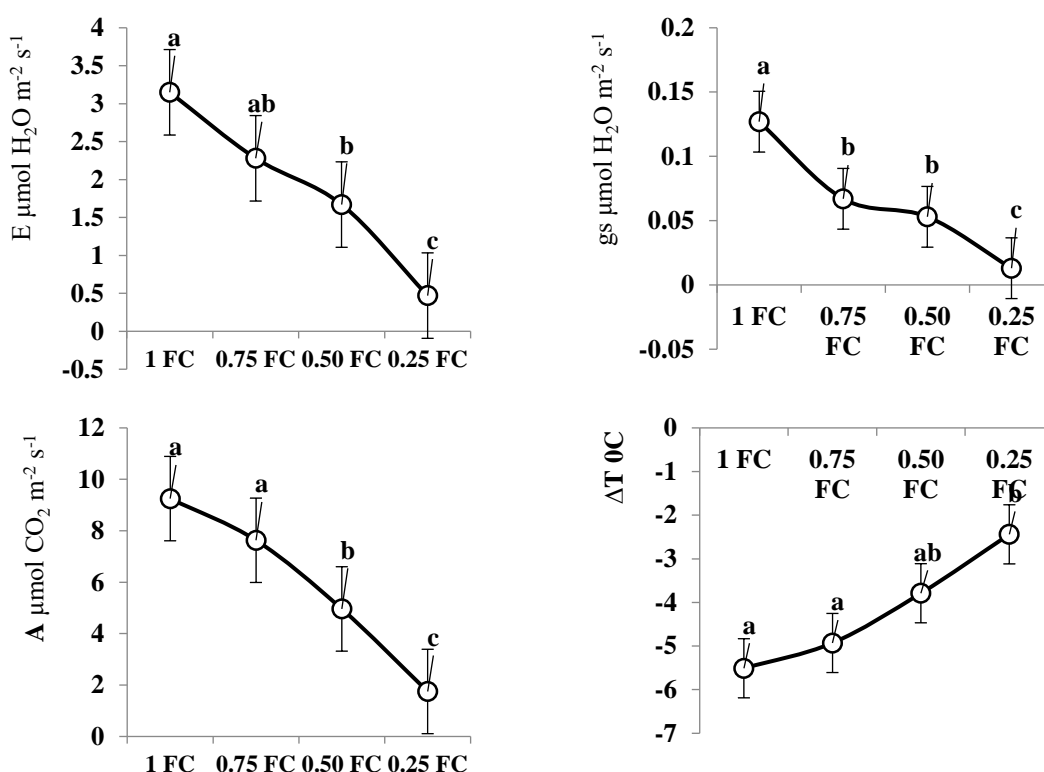
خشکی روی تعرق از سطح برگ تاثیر منفی نشان داد (شکل ۳). گزارش شده که در دوره تنش خشکی، میزان تعرق، هدایت روزه‌ای و فتوسنتز خالص در درخت زیتون به‌طور واضح کاهش می‌یابد (El Yamani et al., 2019). در شرایط تنش خشکی متوسط، رشد رویشی نهال‌ها متوقف شده اما فتوسنتز و تعرق فعال باقی می‌مانند. بنابراین تولید آسیمیلات‌ها و تجمع آن‌ها در قسمت‌های مختلف نهال به‌ویژه ریشه‌ها ادامه یافته و نسبت وزن خشک ریشه به برگ در مقایسه با نهال‌های آبیاری شده، افزایش می‌یابد (Xiloyannis et al., 1999). همچنین بررسی‌ها نشان داده است که در تنش‌های ملایم و متوسط خشکی عمدتاً به دلیل بسته‌بودن روزه‌ها، فتوسنتز کاهش می‌یابد (Angelopoulos et al., 1996). بر اساس نظر El Yamani et al. (2019) تنش خشکی با کاهش تعرق و افزایش کارایی مصرف آب از طریق بستن روزه‌ها، موجب حفظ رشد رویشی و عملکرد می‌شود. در ارقامی که ساختار برگ آن‌ها به تنش خشکی سازگاری یافته است، نسبت بالای آسیمیلات‌های فتوسنتزی و مقدار کم تعرق حفظ می‌شود (Ben Abdallah et al., 2017). همچنین برگ‌های زیتون در شرایط تنش خشکی قادر به کاهش حجم فضای بین سلولی، به‌منظور جلوگیری از جابه‌جایی آب در فضای بین سلول‌های مزوفیل هستند. در عین حال، برگ‌های زیتون تراکم لایه‌های هیف را برای کاهش بهتر تعرق افزایش می‌دهند (Bosabalidis and Kofidis, 2002; Roussos et al., 2010).

هدایت روزه‌ای (gs)

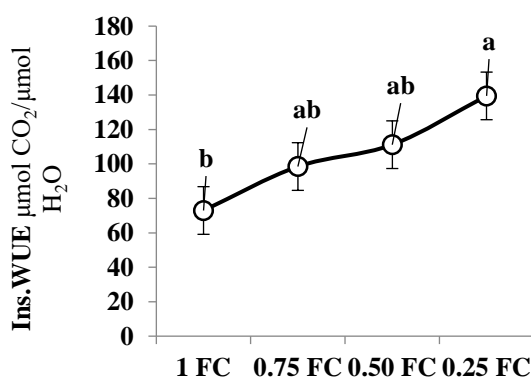
هدایت روزه‌ای برگ‌ها با افزایش شدت تنش، کاهش یافت. بیشترین مقدار هدایت روزه‌ای در تیمار ۱۰۰ درصد (شاهد) و کمترین مقدار آن در تیمار ۲۵ درصد ظرفیت زراعی (تنش شدید خشکی) بود. مقدار هدایت روزه‌ای در تیمارهای ۷۵ و ۵۰ درصد تفاوت معنی‌دار نداشت (شکل ۳). تنش خشکی باعث کاهش فتوسنتز، هدایت روزه‌ای و تعرق می‌شود (Ben Abdallah et al., 2017) و با افزایش تنش، مقدار کاهش این ویژگی‌ها زیاد خواهد بود (Tugendhaft et al., 2016). در شرایط تنش خشکی، درختان زیتون سریعاً با کمک بستن روزه‌ها، با جریان آب (شیره گیاهی) هماهنگ می‌شوند و در نتیجه مقاومت روزه‌ای را برای محدود ساختن تلفات آب از طریق تعرق برگ‌ها، افزایش می‌دهند. وقتی که خشکی شدت می‌یابد، روزه‌ها زمان بیشتری در طول روز بسته می‌مانند که موجب کاهش تلفات روزانه آب در زمان اوج تقاضای تبخیر و تعرق می‌شود. این فرآیند مرتبط با پتانسیل آب خاک بوده و به‌طور موثری هدایت روزه‌ای را کنترل می‌کند (Jones, 1992). در این تحقیق، شرایط تنش خشکی روی میزان تعرق و هدایت روزه‌ای تاثیر منفی داشت و با افزایش شدت تنش، مقدار

مزرعه‌ای و گلخانه‌ای اتفاق افتاد و مشاهده شد که کارایی لحظه-ای مصرف آب در شرایط مزرعه‌ای و نه در شرایط کم آبیاری گلخانه‌ای، افزایش یافت (González *et al.*, 2012). این محققین چنین نتیجه گرفتند که اثر توام کمبود آب و شوری موجب افزایش کارایی لحظه‌ای مصرف آب در شرایط مزرعه شد.

نیمه باز به فعالیت ادامه می‌دهند. این وضعیت باعث می‌شود تا هدایت روزنه‌ای به میزان زیادی کاهش یابد. افزایش کارایی لحظه‌ای مصرف آب در تنش‌های محیطی توسط محققان زیادی گزارش شد (Khoshzaman *et al.*, 2018). در گیاه *Nicotiana glauca* (نوعی تنباکو)، بسته‌شدن شدید روزنه‌ها در شرایط



شکل ۳- رابطه بین تنش خشکی با تعرق، هدایت روزنه‌ای، سرعت فتوسنتز و اختلاف درجه حرارت برگ با محیط در برگ نهال‌های زیتون رقم زرد



شکل ۴- رابطه بین تنش خشکی با کارایی لحظه‌ای مصرف آب در برگ نهال‌های زیتون رقم زرد

عنوان شاخصی برای بررسی اثر تنش خشکی در گیاهان استفاده نمود (Jackson *et al.*, 1981) و با توجه به اندازه‌گیری راحت‌تر دمای برگ یا تاج درخت، این ویژگی می‌تواند جایگزینی برای اندازه-گیری هدایت روزنه‌ای در مطالعات مربوط به بررسی تنش خشکی باشد. در زمان بسته‌بودن روزنه‌ها، میزان تعرق کاهش یافته و

اختلاف درجه حرارت برگ با محیط (ΔT_{Temp}) در این بررسی با افزایش تنش خشکی، اختلاف درجه حرارت برگ با محیط کاهش یافت اما بین اختلاف درجه حرارت برگ با محیط در تیمارهای ظرفیت زراعی، ۷۵ و ۵۰ درصد ظرفیت زراعی تفاوت معنی‌داری وجود نداشت. دمای برگ یا تاج درخت را می‌توان به

کمتر از ۰/۵FC، معنی دار شد. نتیجه ظاهری این ویژگی‌ها که در سرعت فتوسنتز خلاصه می‌شوند، نشان داد که سرعت فتوسنتز در نهال‌های زیتون رقم زرد با کاهش رطوبت خاک تا ۰/۵FC دچار کاهش معنی‌دار نشد. این احتمال وجود دارد که مکانیسم‌های تحمل به خشکی در این رقم، فعال شده و باعث ایجاد مقاومت در برابر تنش خشکی شده است. نشانه فعال شدن این مکانیسم، افزایش میزان کاروتنوئیدها در برگ‌ها است که در رطوبت ۰/۵FC افزایش یافت و توانسته نقش حفاظتی خود را ایفا نماید. با ادامه کاهش رطوبت خاک، سرعت فتوسنتز به دلیل کاهش مقدار کلروفیل در واحد سطح برگ و کاهش آسیمیلایون دی‌اکسیدکربن در نتیجه کاهش هدایت روزنه‌ای، کاهش یافت. افزایش تنش خشکی نیز باعث افزایش تجمع پرولین به صورت خطی با شیب ملایم و افزایش فنل کل در سلول‌های برگ به طور سیگموئیدی شد. تجمع پرولین با افزایش پتانسیل اسمزی برگ‌ها، روند ورود آب از خاک به ریشه‌ها و انتقال آن به برگ‌ها را تسهیل می‌کند. افزایش غلظت فنل‌ها به عنوان آنتی‌اکسیدان قوی با جلوگیری از تخریب سلول‌ها، در مقابل اثرات تخریبی تنش خشکی محافظت می‌کند. گرچه زیتون گیاهی است که به رطوبت زیادی در خاک نیاز دارد اما به نظر می‌رسد زیتون رقم زرد در برابر تنش خشکی تا سطح ۰/۵FC، مقاومت قابل توجهی نشان داده و شاخص‌های رشد و فعالیت‌های متابولیکی خود را در مقایسه با سایر ارقام، به طور طبیعی در سطح بالایی حفظ می‌کند. در نتیجه زیتون زرد، رقمی است که می‌توان برای کشت در باغ‌های مناطق کم آب و یا دارای آب با کیفیت حاشیه‌ای توصیه نمود.

سپاسگزاری

این پژوهش بخشی از پروژه ۹۳۱۴۲-۰۳۱۰-۴۷-۳۴ بوده و با حمایت‌های مالی سازمان جهاد کشاورزی استان زنجان و سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی انجام شد. بدین منظور از سازمان‌های فوق، تشکر و قدردانی می‌شود.

REFERENCES

- Abdeljelil, Z. B., Tekaya, M., Elmsellem, H., Mechri, B., and Hammami, M. (2017). Impact of season and foliar fertilizers on phenolics of leaves of Chemlali olive cultivar. *Moroccan Journal of Chemistry*, 5(1), 5-1.
- Ahmadipour, S., Arji I., Ebadi, A., and Abdossi, V. (2018). Physiological and biochemical responses of some olive cultivars (*Olea europaea* L.) to water stress. *Cellular and Molecular Biology*, 64(15), 20-29.
- Angelopoulos, K., Dichio, B., and Xiloyannis, C. (1996). Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany*, 47(301), 1093-1100.
- Anonymous. (2018). *Agricultural Statistics (Horticultural crops)*. Ministry of Jihad-e-Agriculture. 233p. (In Farsi)
- Arnon, A. N. (1967). Method of extraction of chlorophyll in the plants. *Agronomy Journal*, 23, 112-121.
- Bacelar, E. A., Correia, C. M., Moutinho-Pereira, J. M., Gonçalves, B. C., Lopes, J. I., and TorresPereira, J. M. (2004). Sclerophylly and leaf anatomical

دمای برگ یا تاج درخت افزایش می‌یابد. Angelopoulos *et al.* (1996) محدوده دمایی برگ نهال‌های زیتون رقم کراتینا در تیمارهای تنش خشکی در آزمایش گلخانه‌ای را ۳۸-۳۹ درجه سانتی‌گراد بیان کرده و اختلاف دمای چهار تا پنج درجه سانتی‌گراد بین تیمار شاهد و تنش شدید خشکی در میانه روز را گزارش کردند. در تحقیق حاضر بر روی زیتون رقم زرد، مقدار اختلاف درجه حرارت برگ با محیط در تیمار ظرفیت زراعی ۵/۵ و در تیمار ۲۵ درصد ظرفیت زراعی، ۲/۴۴ درجه سانتی‌گراد بود (شکل ۳). همچنین نتایج نشان داد که بین دمای برگ با شدت نور، همبستگی مثبت و بین دمای برگ و تعرق، کمبود فشار بخار هوا و میزان آب خاک، همبستگی منفی وجود داشت. با افزایش تنش، کاهش اختلاف دمای برگ با محیط که در حقیقت به معنی افزایش دمای برگ است، مشاهده شد. همچنین با افزایش تنش، میزان جذب آب توسط گیاه کاهش یافته و با کاهش تعرق و بسته شدن روزنه‌ها، دمای برگ افزایش می‌یابد (*Khoshzaman et al.*, 2018).

نتیجه‌گیری

این پژوهش با هدف بررسی تحمل به تنش خشکی با استفاده از متابولیت‌ها و ویژگی‌های فتوسنتزی در نهال‌های زیتون رقم زرد انجام شد. نتایج نشان داد که بیشتر ویژگی‌های مطالعه شده در مورد نهال‌های زیتون رقم زرد، با کاهش اندک رطوبت خاک، دچار تغییر نشدند ولی کاهش بیشتر رطوبت خاک تا سطح ۰/۵FC و در برخی موارد تا ۰/۲۵FC، موجب بروز تغییرات معنی‌دار در این ویژگی‌ها شد. هدایت روزنه‌ای با کاهش اندک رطوبت خاک، عکس‌العمل تندی نشان داده و کاهش یافت. ویژگی‌های دیگر نظیر تعرق و اختلاف درجه حرارت برگ با محیط، عکس‌العمل ملایم‌تری نسبت به کاهش رطوبت خاک نشان دادند. کاهش غلظت کلروفیل کل در برگ‌ها، با کاهش رطوبت خاک همراه بود. اگر چه کاهش رطوبت خاک، موجب کاهش غلظت کلروفیل در برگ‌ها شد اما تغییرات غلظت کلروفیل a و کل در رطوبت‌های

- traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology*, 24, 233-239.
- Bacelar, E. A., Santos, D. L., Moutinho-Pereira, J. M., Gonçalves, B. C., Ferreira, H. F., and Correia, C. M. (2006). Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Science*, 170, 596-605.
- Bacelar, E. A., Santos, D. L., Moutinho-Pereira, J. M., Lopes, J. I., Gonçalves, B. C., Ferreira, T. C., and Correia, C. M. (2007). Physiological behaviour, oxidative damage and antioxidative protection of olive trees grown under different irrigation regimes. *Plant Soil*, 292, 1-12.
- Bates, L. S., Waldren, R. P., and Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil*, 39, 205-207.
- Ben Abdallah, M., Methennia, K., Nouairib, I., Zarrouka, M., and Ben Youssef, N. (2017). Drought priming improves subsequent more severe drought in a drought-sensitive cultivar of olive cv. Chétoui. *Scientia Horticulturae*, 221, 43-52.
- Ben Abdallah, M., Trupiano, D., Polzella, A., De Zio, E., Sassi, M., Scaloni, A., Zarrouk, M., Ben Youssef, N., and Scippa, G. S. (2018). Unraveling physiological, biochemical and molecular mechanisms involved in olive (*Olea europaea* L. cv. Chétoui) tolerance to drought and salt stresses. *Journal of Plant Physiology*, 220, 83-95.
- Ben Ahmed, C. h., Ben Rouina, B., Sensoy, S., Boukhris, M., and Ben Abdallah, F. (2009). Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 67(2), 345-352.
- Bosabalidis, A. M., and Kofidis, G. (2002). Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science*, 163, 375-379.
- Boussadia, O., Bchir, A., Steppe, K., Van Labeke, M. C., Lemeur, R., and Braham, M. (2013). Active and passive osmotic adjustment in olive tree leaves during drought stress. *European Scientific Journal*, 9(24), 423-439.
- Brito, G., Costa, A., Fonseca, H. M. A. C., and Santos, C. V. V. (2003). Response of *Olea europaea* ssp. *maderensis* in vitro shoots exposed to osmotic stress. *Scientia Horticulturae*, 97: 411-417.
- Çetinkaya, H. (2017). Bazı Zeytin Çeşidi Yapraklarındaki Flavanol Miktarına Ağaç Yaşı, Çeşit ve Sulamanın Etkisi. *Harran Tarım ve Gıda Bilimleri Dergisi*, 21(2), 177-184.
- Cetinkaya, H., Koc, M., and Kulak, M. (2016). Monitoring of mineral and polyphenol content in olive leaves under drought conditions: Application chemometric techniques. *Industrial Crops and Products*, 88, 78-84.
- Chartzoulakis, K., Patakas, A., and Bosabalidis, A. (1999). Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olive cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 42, 113-120.
- Demmig Adams, B., and Adams, W. W. (1996). Xanthophyll cycle and light stress in nature: Uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 198(3), 460-470.
- El Yamani, M., Sakar, E. H., Boussakouran, A., and Rharrabti, Y. (2019). Physiological and biochemical responses of young olive trees (*Olea europaea* L.) to water stress during flowering. *Archives of Biological Sciences*, 71(1), 123-132.
- Elsheery, N. I., and Cao, K. F. (2008). Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiol. Plant*, 30, 769-777.
- Ennajeh, M., Vadel, A. M., Khemira, H., Mimoun, M. B., and Hellali, R. (2006). Defense mechanisms against water deficit in two olive (*Olea europaea* L.) cultivars 'Meski' and 'Chemlali'. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 81, 99-104.
- Foyer, C. H., Lelandais, M., and Kunert, K. J. (1994). Photooxidative stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 92, 696-717.
- González, A., Tezara, W., Rengifo, E. and Herrera, A. (2012) Ecophysiological responses to drought and salinity in the cosmopolitan invader *Nicotiana glauca*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 24(3), 213-222.
- Jackson, R., Idso, S., Reginato, R., and Pinter, P. (1981). Canopy temperature as a crop water stress indicator. *Water Resources Research*, 17, 1133-1138.
- Jones, H. G. (1992). *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology.* 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 428.
- Karimi, S., Rahemi, M., Rostami, A. A., and Sedaghat, S. (2018). Drought effects on growth, water content and osmoprotectants in four olive cultivars with different drought tolerance. *International Journal of Fruit Science*, 3, 1-14.
- Khan, N. A., Syeed, S., Masood, A., Nazar, R., and Iqbal, N. (2010). Application of salicylic acid increases contents of nutrients and antioxidative metabolism in mung bean and alleviates adverse effects of salinity stress. *International Journal of Plant Biology*, 1(1), e1.
- Khoshzaman, T., Golchin, A., Taheri, M., Azimi, M., and Zarehaghi, D. (2018). Response of Olive (*Olea europaea* L.) self-rooted cuttings to joint salinity and soil compaction stresses in soil hypoxia conditions. *Iranian Journal of Soil and Water Research*, 49(2), 303-315. (In Farsi)
- Kumar, A., and Sharma, N. (2016). Characterization of olive cultivars for drought tolerance potential under rainfed conditions of Himachal Pradesh. *Indian Journal of Agricultural Research*, 50(5), 440-445.
- Liu, C., Liu, Y., Guo, K., Fan, D., Li, G., Zheng, Y., Yu, Y.

- L., and Yang, R. (2011). Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environmental and Experimental Botany*, 71, 174-183.
- Medrano, H., Tomás, M., Martorell, S., Flexas, J., Hernández, E., Rosselló, J., Pou, A., Escalona, J. M., and Bota, J. (2015). From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: Limitations of leaf WUE as a selection target. *Crop Journal*, 3, 220-228.
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidant and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 9, 405-410.
- Moriana, A., Villalobos, F. J., and Fereres, E. (2002). Stomatal and photosynthetic responses of olive (*Olea europaea* L.) leaves to water deficit. *Plant Cell Environment*, 25, 395-405.
- Nikbakht, J., Khandeh Rouyan, M., Tavakkoli, A., and Taheri, M. (2013). Effect of deficit irrigation with magnetic water on yield and productivity of corn water consumption. *Water Research in Agriculture*, 27(4), 551-563. (In Farsi)
- Petridis, A., Therios, I., Samouris, G., Koundouras, S., and Giannakoula A. (2012). Effect of water deficit on leaf phenolic composition, gas exchange, oxidative damage and antioxidant activity of four Greek olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 60, 1-11.
- Reddy, A. R., Chaitanya, K. V., Jutur, P. P., and Sumithra, K. (2004). Differential antioxidative responses to water stress among five mulberry (*Morus alba* L.) cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 52, 33-42.
- Roussos, P. A., Denaxa, N. K., Damvakaris, T., Stournaras, V., and Argyrokastritis, I. (2010). Effect of alleviating products with different mode of action on physiology and yield of olive under drought. *Scientia Horticulturae*, 125, 700-711.
- Sairam, R. K., Deshmukh, P. S., and Saxna, D. C. (1998). Role of antioxidant systems in wheat genotype tolerance to water stress. *Biologia plantarum*, 41, 387-394.
- Shaheen, M. A., Hegazi, A. A., and Hammam, I. S. A. (2011). Effect of water stress on vegetative characteristics and leaves chemical constituents of some transplants olive cultivars. *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Science*, 11(5), 663-670.
- Smirnoff, N. (1993). The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*, 125, 27-58.
- Sofo, A., Dichio, B., Xiloyannis, C., and Masia, A. (2004a). Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree. *Plant Science*, 166, 293-302.
- Sofo, A., Dichio, B., Xiloyannis, C., and Masia, A. (2004b). Lipoxygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees in response to drought stress. *Physiologia Plantarum*, 121(1), 58-65.
- Sofo, A., Dichio, B., Xiloyannis, C., and Masia, A. (2005). Antioxidant defences in olive trees during drought stress: changes in activity of some antioxidant enzymes. *Functional Plant Biology*, 32, 45-53.
- Sofo, A., Manfreda, S., Fiorentino, M., Dichio, B., and Xiloyannis, C. (2008). The olive tree: a paradigm for drought tolerance in Mediterranean climates. *Hydrology Earth System Scientific*, 12, 293-301.
- Talhaoui, N., Taamalli, A., Gómez-Caravaca, A. M., Fernández-Gutiérrez, A., and Segura-Carretero, A. (2015). Phenolic compounds in olive leaves: Analytical determination, biotic and abiotic influence, and health benefits. *Food Research International*, 77, 92-108.
- Tognetti, R., d'Andria, R., Lavini, A., and Morelli, G. (2006). The effect of deficit irrigation on crop yield and vegetative development of *Olea europaea* L. (cvs. Frantoio and Leccino). *European Journal of Agronomy*, 25, 356-64.
- Tugendhaft, Y., Eppel, A., Kerem, Z., Barazani, O., Ben-Gal, A., Kadereit, J. W., and Dag, A. (2016). Drought tolerance of three olive cultivars alternatively selected for rain fed or intensive cultivation. *Scientia Horticulturae*, 199, 158-162.
- Winkel-Shirley, B. (2002). Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 5(3), 218-223.
- Xiloyannis, C., Dichio, B., Nuzzo, V., and Celano, G. (1999). Defence strategies of olive against water stress. *Acta Horticulturae*, 474, 423-426.
- Zeinanloo, A. A., Arji, I., Taslimpour, M., Ramazani malakroodi, M., and azimi, M. (2015). Effect of cultivar and climatic conditions on olive (*Olea europaea* L.) oil fatty acid composition. *Iranian Journal of Horticultural Science*, 46(2), 233-242. (In Farsi)