

تأثیر تنش سرما بر زنده‌مانی و تبادلات گازی نهال زیتون (*Olea europaea* L.)خدیجه مهاجری^۱، مسعود طبری کوچکسرای^{۱*}، سیداحسان ساداتی^۲، علی خدادوست^۱^۱گروه جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی، تربیت مدرس، نور، ایران.^۲موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور، مازندران، ساری، ایران.

تاریخ دریافت: ۹۸/۰۱/۱۹ تاریخ پذیرش: ۹۸/۰۵/۳۰

چکیده

تحمل به سرما یکی از عوامل مهم توزیع و پراکنش گونه‌های گیاهی محسوب می‌شود. این تحقیق با هدف بررسی پاسخ‌های زنده‌مانی و تبادلات گازی نهال زیتون (رقم زرد) به تنش در دماهای پایین و یخ‌زدگی انجام شد. برای این کار در سال ۱۳۹۶، تعداد ۱۴۴ اصله نهال گلدانی دو ساله بازکاشتی زیتون (رقم زرد) به ارتفاع متوسط ۳۰ سانتی‌متر به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در زمان‌های یک و سه ساعت در معرض پنج سطح سرما-یخ‌زدگی شامل دماهای ۲+، ۵-، ۷-، ۱۰-، ۱۶-، ۲۰- درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. صفات تبادلات گازی از قبیل نرخ فتوسنتز کل، تعرق و هدایت روزنه‌ای برای هر سطح دما در سه نوبت شامل قبل از تنش، بلافاصله پس از تنش و ۱۲ روز پس از تنش اندازه‌گیری شدند. نتایج نشان داد که در هر یک از سطوح سرما، اندازه متغیرها در هر دو مدت (یک و سه ساعت) کاهش یافت و این کاهش در نهال‌هایی که سه ساعت در سرما قرار داشتند بیشتر بود. در دماهای ۱۰-، ۱۶- و ۲۰- درجه سانتی‌گراد کلیه نهال‌های زیتون دچار زوال شدند. این در حالی است که تحت تأثیر دماهای ۷- درجه سانتی‌گراد و گرم‌تر (در هر دو مدت نگهداری)، اندازه متغیرهای تبادلات گازی تا روز دوازدهم پس از تنش بازیابی شد. در کل، این تحقیق آشکار ساخت که نهال زیتون رقم زرد تا سرمای ۷- درجه را برای مدت سه ساعت به‌خوبی تحمل می‌کند.

واژه‌های کلیدی: دمای پایین، زیتون، فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، یخ‌زدگی

مقدمه

پایین ضروری است (Hatfield and Prueger, 2015). یخ‌زدگی (انجماد) با تشکیل بلورهای یخ در آوندهای گیاه شروع شده، سپس به تمام اجزای آن گسترش می‌یابد؛ آنگاه، باعث اختلاف فشار اسمزی در بین و درون سلول‌ها و نشست آب و پلاسمولیز سلول‌ها می‌شود (Hashempour et al., 2014; Eris et al., 2007). در هنگام یخ‌زدگی و سرما، ذخیره قند داخل سلولی نقش مهمی در اجتناب از کمبود آب سلول‌ها ایفا می‌کند و به سرعت پتانسیل آب برگ کاهش می‌یابد (Hu ve et al., 2006). این پدیده به‌طور هم‌زمان در برابر آسیب تغییرات حرارتی و یخ‌زدگی

سرما یکی از مهم‌ترین فاکتورهای اقلیمی تعیین‌کننده در گسترش گونه‌های گیاهی است طوری که سالانه حدود ۶۰ درصد پوشش‌های زمین در معرض یخبندان قرار می‌گیرد (Rihan et al., 2017). گیاهان در محدوده دمایی مشخصی، بیشینه رشد خود را دارند و در خارج از این محدوده، رشدشان دچار کاهش یا توقف می‌شود؛ در نتیجه، برای بسیاری از گیاهان، دانستن محدوده حداقل دمایی در فصل رشد، پراکنش جغرافیایی و نیز زنده‌مانی و رویش در دمای

*نویسنده مسئول: mtabari@modares.ac.ir

سبز، تحمل فتوستتزی قابل ملاحظه‌ای نسبت به سرما نشان می‌دهند (Cavender-Bares et al., 2000).

درخت همیشه سبز زیتون (*Olea europaea* L.) در آب و هوای مدیترانه‌ای و شبه مدیترانه‌ای گرم و معتدل رشد می‌کند، و در مناطقی که زمستان و اوایل بهار یخبندان اتفاق افتد گیاه دچار یخزدگی می‌شود (Escobar et al., 2012). به علت افزایش تقاضا برای مصارف خوراکی و دارویی زیتون و نیز افزایش سودآوری مزارع آن در سال‌های اخیر، کاشت این درخت در عرض‌های جغرافیایی بالاتر از رویشگاه اصلی و نیز مناطق مرتفع دره‌هایی با آب و هوای مدیترانه‌ای جهان از جمله آمریکای جنوبی، آفریقای جنوبی، استرالیا و آسیا گسترش یافته است (Bernardini and Visioli, 2017).

گزارش‌های متعددی در سال‌های اخیر در ارتباط با پاسخ نهال زیتون به سرما و یخزدگی منتشر شده است (Gomez-del-Campo and Barranco, 2005). از جمله اینکه، دمای سردتر از ۱۲- درجه سانتی‌گراد به این گیاه خسارت جدی وارد می‌کند و به شدت فیزیولوژی آن را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Larcher, 1970). البته، کاهش میزان تولید زیتون در دمای کمتر از ۷- درجه سانتی‌گراد اتفاق می‌افتد (Bongi and Palliotti, 1996). همچنین، وارسته‌های مقاوم به سرمای زیتون نرخ نشت یونی کمتری را نشان می‌دهند و یخزدگی تا دمای ۲۰- درجه سانتی‌گراد تشدید تخریب غشایی و یا نشت یونی برگ‌ها را به همراه دارد (Azzarello et al., 2009). اصولاً، دماهای تا ۵- درجه سانتی‌گراد آسیبی به زیتون وارد نمی‌کنند (Simkeshzadeh et al., 2011) بلکه در این محدوده دمایی و به طور کلی در دمای بالای صفر گیاه قادر به حفظ ساختارهای فتوستتزی خود است (Afshar-Mohammadian et al., 2012).

برای گونه‌های همیشه سبز مناطق قاره‌ای که تحت تأثیر نوسانات شدید روزانه و فصلی هستند، اهمیت زیاد دارد.

بسته به شدت حساسیت گیاهان، تنش دمای پایین به دو نوع تقسیم شده است. تنش سرما با دامنه دمایی ۰-۱۵ درجه سانتی‌گراد و تنش انجماد یا یخزدگی با دمای زیر صفر درجه سانتی‌گراد (Banerjee et al., 2017). اگرچه دماهای پایین‌تر از حالت مطلوب، رشد گیاه را کاهش می‌دهد، اما با قرار گرفتن تدریجی گیاهان در معرض دمای پایین غیرانجماد، زنده‌مانی آنها پس از سازگاری به سرما افزایش می‌یابد (Janská et al., 2010). دماهای پایین غیرانجماد، فیزیولوژی و رشد گیاه را با ایجاد آسیب‌های سرمایی مثل خسارت مرتبط با فتوستتز، کلروز، از دست دادن سیالیت غشاء و نهایتاً پلاسیده شدن تحت تأثیر قرار می‌دهد (Wani et al., 2016). دمای پایین، روابط آبی گیاه را از طریق کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه و از دست دادن کنترل روزنه‌ای کاهش می‌دهد طوری که کارایی فتوستتز از طریق تغییر در ترکیب رنگدانه‌ها و اختلال در نمو کلروپلاستی دچار نقصان می‌شود (Miura and Furumoto, 2013). هنگامی که گیاهان تحت تنش سرما قرار می‌گیرند، آسیب غشا و کاهش سیالیت آن و تغییر در ترکیبات لیپید حادث می‌شود که با افزایش نشت الکتروولت و پراکسیداسیون لیپید همراه است (Hajiboland et al., 2019).

به‌طور کلی، خاصیت تغییرپذیری پارامترهای فیزیولوژیکی نسبت به پارامترهای موفولوژیکی بسیار بیشتر است (Valladares et al., 2002) و با اندازه‌گیری پارامترهای فیزیولوژیکی و تبدلات گازی (از جمله تعرق، فعالیت فتوستتزی و هدایت روزنه‌ای) می‌توان میزان تحمل گیاهان به تنش سرما را سنجید (Saadati et al., 2019; Li et al., 2018; Zhang et al., 2017). در این راستا، برخی گونه‌های همیشه

اندازه‌گیری‌های فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای در دوره‌های زمانی قبل از تنش، بلافاصله پس از تنش و ۱۲ روز پس از تنش صورت گرفت. برای این کار، با استفاده از دستگاه پرتابل اندازه‌گیری تبادلات گازی (Model LCpro+, ADC BioScientific Ltd., Hertfordshire, UK)، برگ‌های یک پنجم بالایی نهال در روز آفتابی و در هوای آزاد (ساعت ۹-۱۱)، تحت شرایط طبیعی دما، رطوبت نسبی هوا و نور (شدت جریانی فوتونی ۸۰۰ تا ۹۰۰ میکرومول مترمربع بر ثانیه) انتخاب شد (Parad et al., 2016).

زنده‌مانی نهال‌ها برای هر یک از سطوح تیمار (دمای نگهداری - مدت زمان نگهداری) در روز دوازدهم بررسی و مقادیر آن با محاسبه نسبت تعداد نهال‌های زنده به تعداد نهال‌های قبل از تنش (به صورت درصد) تعیین شد. بازیابی هر یک از متغیرهای مربوط به تبادلات گازی نهال‌ها با اندازه‌گیری در روز دوازدهم انجام شد.

تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SPSS نسخه ۲۲ و رسم نمودارها در نرم‌افزار Excel صورت گرفت. جهت بررسی نرمالیتی و همگنی داده‌ها به ترتیب از آزمون‌های کولموگروف-اسمیرنوف و لوک استفاده شد. برای بررسی اثر معنی داری و مقایسه میانگین‌ها به ترتیب از تجزیه واریانس دو طرفه (Two-Way Anova) و آزمون Duncan استفاده شد.

نتایج

زنده‌مانی: نتایج تحقیق نشان داد که در دماهای ۱۰-، ۱۶- و ۲۰- درجه سانتی‌گراد تمام نهال‌ها پس از گذشت ۱۲ روز دچار یخ‌زدگی و در نهایت مرگ‌ومیر شدند این در حالی است که در دماهای ۲+، ۵- و ۷- درجه سانتی‌گراد در هر دو مدت نگهداری یک و سه ساعت تمامی نهال‌ها سالم ماندند (جدول ۱).

در بین ارقام مختلف زیتون، زیتون زرد، رقم پرمحصولی است که بیشترین سطح زیر کشت باغ‌های اقتصادی زیتون کشور را داراست و به منظور کنسروسازی و روغن‌کشی پرورش داده می‌شود. مصرف روغن آن علاوه بر کاهش وابستگی به واردات روغن‌های خوراکی، سبب افزایش سلامت عمومی مردم کشور می‌شود، این در حالی است که در بین درختان دانه روغنی، کمتر به آب نیاز دارد و می‌تواند در تپه ماهورها با شیب نسبتاً زیاد نیز کشت شود و از فرسایش خاک و ایجاد سیلاب جلوگیری کند (Homapour et al., 2014). با توجه به مطالعاتی که در گذشته در مورد اثر درجه حرارت پایین روی گونه زیتون صورت گرفته تا کنون گزارشی مرتبط با اثر سرما و یخ‌زدگی روی زنده‌مانی و تبادلات گازی نهال آن و نیز واکنش بازیابی یا بازگشت (ریکاوری) گیاه به دنبال سرما و یخ‌زدگی منتشر نشده است. هدف این تحقیق این است تا با قرار دادن نهال‌های دو ساله بازکاشتی زیتون رقم زرد، به مدت یک و سه ساعت در دماهای زیر صفر و بالای صفر پاسخ‌های فیزیولوژی و زنده‌مانی و نیز روند بازیابی آنها را مورد بررسی قرار دهد.

مواد و روش‌ها

برای انجام این تحقیق، در پاییز ۱۳۹۶ تعداد ۱۴۴ اصله نهال گلدانی دو ساله بازکاشتی زیتون به ارتفاع 3 ± 30 سانتی‌متر از نهالستان زیتون قائم‌شهر تهیه و به دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی تربیت مدرس واقع در شهرستان نور منتقل شد. نهال‌ها در دوره‌های زمانی یک و سه ساعت در محیط‌های فریزر و یخچال در معرض شش سطح دمایی ۲۰-، ۱۶-، ۱۰-، ۷-، ۵- و ۲+ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. آزمایش با سه تکرار چهارتایی از نهال به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی انجام شد.

جدول ۱: زنده‌مانی (درصد) نهال‌ها ۱۲ روز پس از اعمال تنش سرما

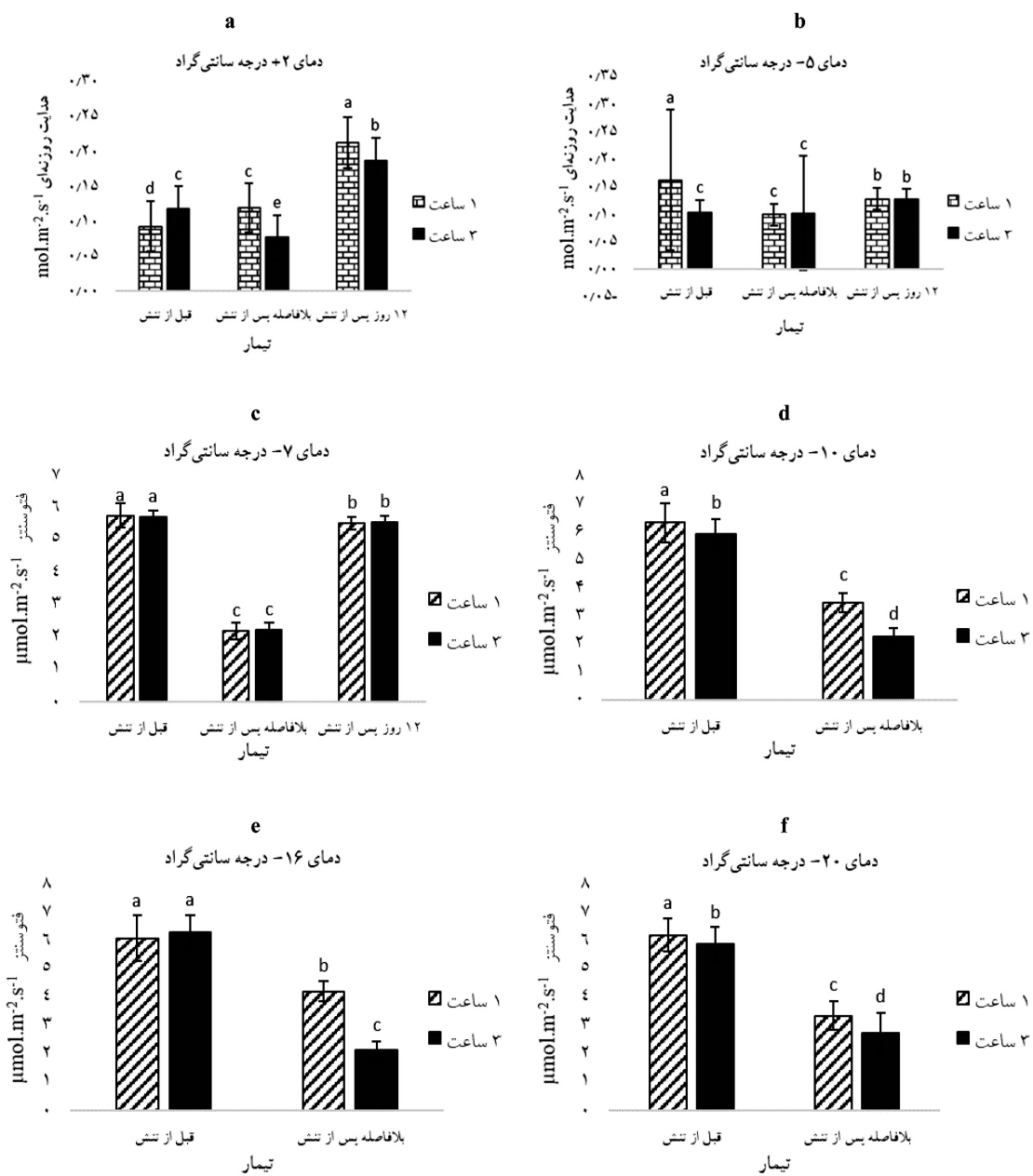
دما (درجه سانتی‌گراد)	۲	-۵	-۷	-۱۰	-۱۶	-۲۰
زنده‌مانی (مدت ۱ ساعت)	۱۰۰	۱۰۰	۱۰۰	۰	۰	۰
زنده‌مانی (مدت ۳ ساعت)	۱۰۰	۱۰۰	۱۰۰	۰	۰	۰

کاهش میزان تعرق در هر دو مدت تنش یک و سه ساعت مشاهده شد (شکل‌های ۲-d و e و f). طوری که در -۲۰ درجه سانتی‌گراد میزان آن در نهال‌های تنش داده شده به مدت سه ساعت با افت شدیدتری مواجه شد.

هدایت روزنه‌ای: اثر متقابل دوره تنش × مدت زمان تنش روی هدایت روزنه‌ای در همه دماها (جز -۷ درجه سانتی‌گراد) معنی‌دار بود (جدول ۲). در دمای +۲ درجه سانتی‌گراد بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای مربوط به تیمار ۱۲ روز پس از تنش و مدت تنش یک ساعت و کمترین آن بلافاصله پس از تنش در نهال‌های با مدت تنش سه ساعت بود (شکل ۳-a). در دمای -۵ درجه سانتی‌گراد بیشترین مقدار هدایت روزنه‌ای مربوط به تیمار قبل از تنش و کمترین آن در مرحله بلافاصله پس از تنش بود؛ این در حالی است که، میزان هدایت روزنه‌ای در روز دوازدهم پس از تنش بازیابی شد و تفاوتی بین دو مدت یک و سه ساعت دیده نشد (شکل ۳-b). هدایت روزنه‌ای در دمای -۷ درجه سانتی‌گراد دچار کاهش شد اما پس از ۱۲ روز بازیابی و حتی به اندازه‌های بالاتر از قبل از تنش رسید (شکل ۳-c). در دمای -۱۰ درجه سانتی‌گراد میزان هدایت روزنه‌ای نهال‌ها در مرحله بلافاصله پس از تنش در هر دو مدت تنش افزایش یافت (شکل ۳-d) و در دماهای -۱۶ و -۲۰ درجه سانتی‌گراد این افزایش فقط در مدت زمان تنش یک ساعت مشاهده شد (شکل‌های ۳-e و f).

فتوستت: اثر متقابل دوره تنش × مدت زمان تنش در دماهای +۲، -۵، -۱۰ و -۱۶ درجه سانتی‌گراد روی فتوستت معنی‌دار بود (جدول ۲). در دماهای ۲ و -۵ درجه سانتی‌گراد، مقادیر فتوستت در نهال‌های تحت تنش کاهش یافت اما با گذشت ۱۲ روز، روند افزایشی در آن‌ها دیده شد؛ البته، بلافاصله پس از تنش، کاهش فتوستت در نهال‌های تنش داده شده در مدت سه ساعت بیشتر از آن در مدت یک ساعت بود (شکل‌های ۱-a و b). در دمای -۷ درجه سانتی‌گراد تفاوت معنی‌داری بین مقادیر فتوستت اندازه‌گیری شده بین دو مدت زمان تنش وجود نداشت؛ با این وجود، به دنبال تنش، فتوستت نهال‌ها در روز دوازدهم بازیابی شد و نزدیک به مرحله قبل از تنش رسید (شکل ۱-c). در دمای -۱۰، -۱۶ و -۲۰ کلیه نهال‌ها دچار یخ‌زدگی و مرگ‌ومیر شدند طوری که قادر به بازیابی نبودند؛ البته، بلافاصله پس از تنش، مقادیر فتوستت در نهال‌ها کاهش یافت و این کاهش در مدت تنش سه ساعت بیشتر از یک ساعت بوده است (شکل‌های ۱-d و e و f).

تعرق: اثر متقابل دوره تنش × مدت زمان تنش در همه دماها روی تعرق معنی‌دار بود (جدول ۲). میزان تعرق در دمای +۲، -۵ و -۷ درجه سانتی‌گراد کاهش یافت و پس از ۱۲ روز تا اندازه‌ای ترمیم شد (شکل‌های ۲-a و b و c). این ترمیم در دمای -۷ درجه سانتی‌گراد به اندازه‌ای بود که از میزان تعرق قبل از تنش بیشتر شد. در دماهای -۱۰، -۱۶ و -۲۰ درجه سانتی‌گراد نیز بلافاصله پس از تنش، روند



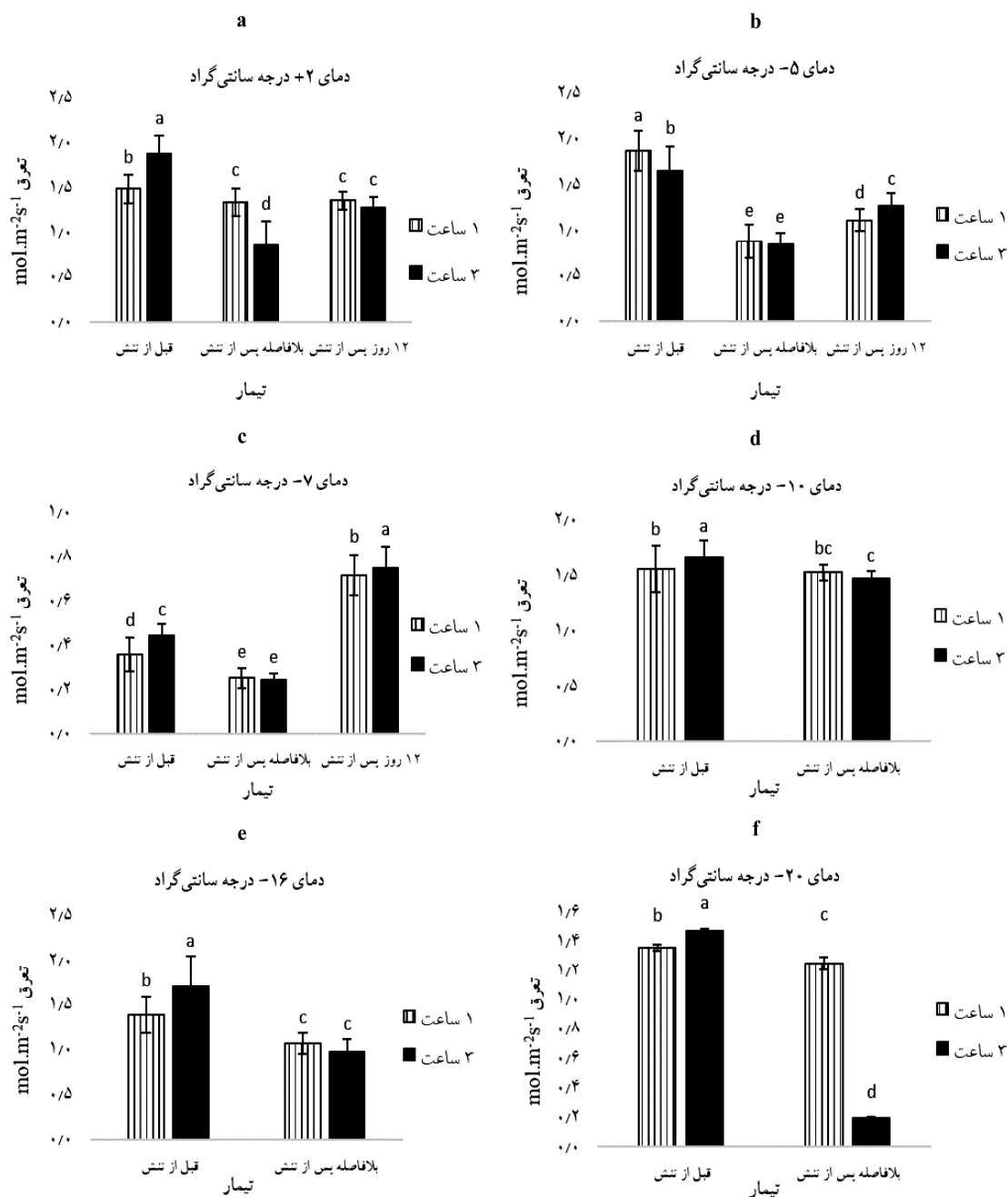
شکل ۱: مقایسه میزان فتوسنتز نهال‌های زیتون تحت تاثیر دوره تنش و مدت زمان تنش در هر یک از تیمارهای دمایی

جدول ۲: آنالیز واریانس دو طرفه روی متغیرهای تبادلات گازی نهال زیتون

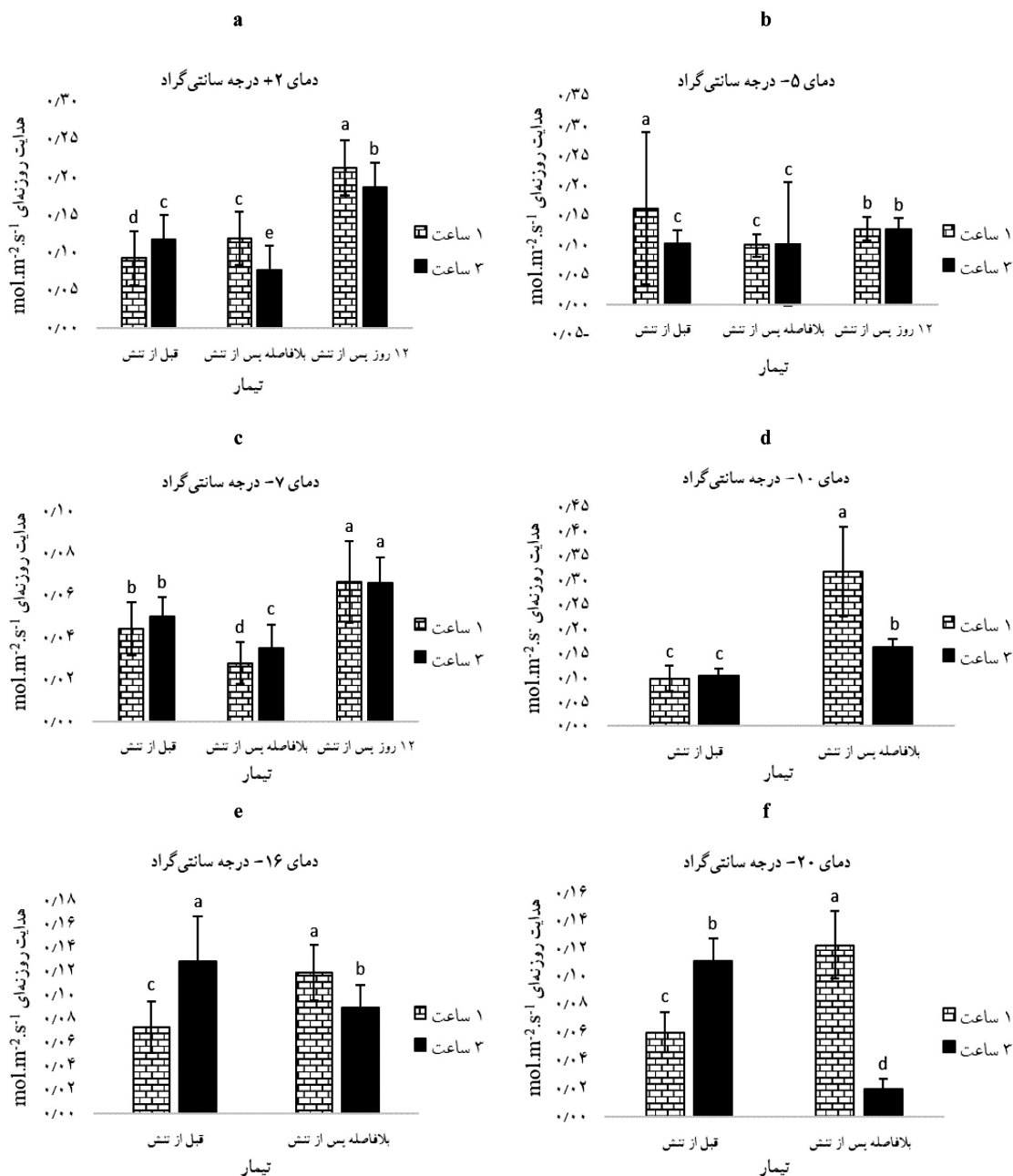
ضریب تغییرات (%)	دوره تنش × مدت زمان تنش			مدت زمان تنش			دوره تنش			دمای محیط (°C)	متغیر
	P	F	MS	P	F	MS	P ^c	F ^b	MS ^a		
۲۳/۶۲	۰/۰۰۰**	۱۶۳/۹۴	۳۱/۶۰	۰/۰۰۰**	۹۵/۰۴	۱۸/۳۲	۰/۰۰۰**	۵۶۲/۹۳	۱۰۸/۴۹	+۲	فتوستن
۳۲/۱۶	۰/۰۰۰**	۱۸/۸۰	۴/۴۵	۰/۸۲۳ ^{ns}	۰/۰۵	۰/۰۱	۰/۰۰۰**	۹۵۵/۰۳	۲۲۶/۰۲	-۵	
۳۶/۵۷	۰/۴۵۷ ^{ns}	۰/۷۹	۰/۰۵	۰/۸۷۱ ^{ns}	۰/۰۳	۰/۰۰	۰/۰۰۰**	۴۴۲۸/۳۶	۲۸۵/۱۷	-۷	
۳۸/۹۷	۰/۰۰۰**	۲۲/۹۹	۵/۵۶	۰/۰۰۰**	۹۷/۵۸	۲۳/۶۰	۰/۰۰۰**	۱۵۷۶/۰۸	۳۸۱/۲۳	-۱۰	
۳۷/۷۲	۰/۰۰۰**	۱۴۸/۹۵	۴۶/۵۸	۰/۰۰۰**	۹۶/۴۴	۳۰/۱۶	۰/۰۰۰**	۱۰۶۰/۱۵	۳۳۱/۵۴	-۱۶	
۳۶/۲۳	۰/۱۱۱ ^{ns}	۲/۵۸	۰/۹۸	۰/۰۰۰**	۲۰/۱۷	۷/۷۰	۰/۰۰۰**	۸۶۳/۴۷	۳۲۹/۷۳	-۲۰	
۲۵/۹۰	۰/۰۰۰**	۱۰۹/۴۹	۳/۵۳	۰/۰۱۸*	۵/۶۶	۰/۱۸	۰/۰۰۰**	۲۰۰/۳۲	۶/۴۵۹	+۲	تعرق
۳۳/۱۴	۰/۰۰۰**	۱۹/۱۵	۰/۶۴	۰/۲۱۲ ^{ns}	۱/۵۷	۰/۰۵	۰/۰۰۰**	۴۵۲/۳۴	۱۵/۰۰	-۵	
۴۶/۵۳	۰/۰۰۰**	۸/۲۴	۰/۰۴	۰/۰۰۰**	۱۴/۶۶	۰/۰۷	۰/۰۰۰**	۹۴۳/۰۷	۴/۴۴	-۷	
۹/۷۶	۰/۰۰۱*	۱۲/۰۴	۰/۲۲	۰/۲۵۸ ^{ns}	۱/۲۹	۰/۰۲	۰/۰۰۰**	۲۵/۲۱	۰/۴۷	-۱۰	
۲۷/۹۳	۰/۰۰۰**	۳۱/۶۹	۱/۵۴	۰/۰۰۴*	۸/۴۰	۰/۴۱	۰/۰۰۰**	۲۰۲/۱۲	۹/۸۱	-۱۶	
۵۰/۱۹	۰/۰۰۰**	۴۸۵/۷۱	۱۲/۴۶	۰/۰۰۰**	۳۱۳/۲۴	۸/۰۳	۰/۰۰۰**	۶۷۱/۸۹	۱۷/۲۳	-۲۰	
۴۰/۷۰	۰/۰۰۰**	۳۵/۶۰	۰/۰۲	۰/۰۰۰**	۱۷/۲۳	۰/۰۱	۰/۰۰۰**	۳۷۷/۸۶	۰/۲۳	+۲	هدایت روزنه‌ای
۴۴/۱۵	۰/۰۰۰**	۸/۶۸	۰/۰۲	۰/۰۰۶**	۷/۸۴	۰/۰۲	۰/۰۰۰**	۹/۱۴	۰/۰۲	-۵	
۳۹/۹۷	۰/۱۷۷ ^{ns}	۱/۷۵	۰	۰/۰۱۵*	۵/۹۷	۰/۰۰	۰/۰۰۰**	۱۳۳/۶۶	۰/۰۲	-۷	
۵۸/۶۸	۰/۰۰۰**	۹۶/۵۰	۰/۲۳	۰/۰۰۰**	۸۲/۹۷	۰/۲۰	۰/۰۰۰**	۲۸۵/۸۲	۰/۶۹	-۱۰	
۳۴/۱۳	۰/۰۰۰**	۸۸/۳۵	۰/۰۷	۰/۰۰۶**	۷/۶۴	۰/۰۱	۰/۴۶۲ ^{ns}	۰/۵۴	۰	-۱۶	
۵۷/۰۶	۰/۰۰۰**	۷۴۹/۷۹	۰/۲۱	۰/۰۰۰**	۸۷/۵۸	۰/۰۳	۰/۰۰۰**	۲۶/۰۱	۰/۰۱	-۲۰	

*: معنی داری در سطح ۵٪؛ **: معنی داری در سطح ۱٪؛ ns: عدم معنی داری

a: میانگین مربعات b: آزمون فیشر یا تحلیل واریانس c: سطح معنی داری



شکل ۲: مقایسه میزان تعرق نهال‌های زیتون تحت تاثیر دوره تنش و مدت زمان تنش در هر یک از تیمارهایی دمایی



شکل ۳: مقایسه میزان هدایت روزانه نهال‌های زیتون تحت تاثیر دوره تنش و مدت نگهداری در هر یک از تیمارهای دمایی

در شرایط تنش یخ زدگی، سلول‌ها با کمبود آب مواجه می‌شوند و کاهش آب در بافت‌های گیاهی سبب کاهش رشد، بسته شدن روزنه‌ها، کاهش فتوسنتز، تخریب پروتئین‌ها، تغییر در فرآیندهای فیزیولوژی و رشد شده و در نهایت زنده‌مانی گیاه مختل می‌شود (Ghaderi et al., 2005). این در حالی است که نهال‌های زیتون در تحقیق ما قادر بودند در

بحث

نتایج تحقیق حاضر نشان داد در دماهای پایین‌تر از -۱۰ درجه سانتی گراد و در هر دو مدت زمان تنش (یک و سه ساعت) کلیه نهال‌های زیتون رقم زرد دچار زوال شدند. این نشان می‌دهد نهال‌های این رقم زیتون در شرایط فوق بسیار آسیب‌پذیر هستند و امکان بازگشت حیات آنها متصور نیست. در حقیقت،

فتوستتز خالص پس از اعمال سرما کاهش یافت طوری که می‌توان اظهار داشت که کاهش آن در دماهای پایین با کاهش میزان انتقال الکترون و کاهش فعالیت آنزیم‌های مرتبط همراه بوده است (García & Plazaola, 1999; Cavender-Bares et al., 2000).

مطابق یافته‌های تحقیق حاضر، در دماهای انجماد ۱۰-، ۱۶- و ۲۰- درجه سانتی‌گراد اندازه‌گیری فتوستتز (همانند تعرق و هدایت روزنه‌ای) ممکن نشد چرا که نهال‌ها در این دماها دچار مرگ‌ومیر (زوال) شدند. در حقیقت، یکی از مکانیزم‌های اولیه در برابر تنش سرما، انتقال یون‌ها در بین غشاء سلولی است که به دلیل ایجاد اختلال در سیستم انتقال H^+ و K^+ اتفاق می‌افتد (Gusta and Wisniewski, 2013; Uemura et al., 2006). اولین آسیب سرما با تشکیل کریستال‌های یخ در آوندهای گیاه حادث می‌شود. این کریستال‌ها به سرعت فضای بین سلولی شاخه‌های گیاه نفوذ کرده و باعث ایجاد تفاوت در فشار اسمزی درون و بیرون سلول می‌گردند و منجر به نشت آب از سلول می‌شوند. فرآیند بازگشت از یخ‌زدگی در کنار تشکیل حباب‌های هوا در بافت آوندی به شکل قابل توجهی باعث آسیب و اختلال بخش هوایی گیاه می‌گردد (Ruiz et al., 2006).

همسو با نتایج پژوهش‌های Zhang و همکاران (۲۰۱۰)، Zhang و همکاران (۲۰۱۷)، Li و همکاران (۲۰۱۸)، در تحقیق پیش رو، به دنبال تنش سرما و یخ‌زدگی، میزان تعرق و هدایت روزنه‌ای نهال‌ها در هر دو مدت زمان تنش کاهش یافت، این در حالی است که پس از گذشت ۱۲ روز از تنش، تعرق و هدایت روزنه‌ای به تدریج بازیابی شده و روندی افزایشی یافتند. در حقیقت، در شرایط سرما، روابط آبی گیاه با کنترل هدایت روزنه‌ای کاهش می‌یابد و میزان فتوستتز با تغییر در ترکیب رنگدانه‌ها و مختل شدن نمو کلروپلاستی تنزل می‌یابد (Miura and

دماهای گرمتر (۷-، ۵- و ۲+) در هر دو مدت زمان تنش (یک و سه ساعت) بدون هیچ مرگ‌ومیری، زندهمانی خود را تا حد ۱۰۰ درصد حفظ کنند. این نشان می‌دهد که گونه‌های اکوسیستم‌های مدیترانه‌ای از جمله زیتون وقتی در معرض این محدوده سرمایی قرار می‌گیرند قابلیت تحمل‌شان افزایش می‌یابد و توانایی این را پیدا می‌کنند. در دماهای پایین (بعد از سرمای زمستان و یا حتی به دنبال سرمای دیررس که در مدیترانه‌ای قاره‌ای رایج است) به سرعت استقرار یابند و زندهمانی‌شان تضمین شود (Valladares et al., 2008). از طرف دیگر، می‌توان اظهار کرد که اگرچه دماهای پایین غیرانجماد مولفه‌های رویشی و تبادلات گازی گیاه را تحت تاثیر قرار می‌دهند (Wani et al., 2016) و ممکن است آسیب‌های غشایی و افزایش نشت الکتروولت اتفاق بیفتد (Hajiboland et al., 2019)، اما با مواجهه شدن تدریجی گیاه با این شرایط، سازگاری‌اش به سرما افزایش یافته و زندهمانی‌اش بهبود می‌یابد (Janská et al., 2010).

در تحقیق حاضر، با اعمال تنش سرما و یخ‌زدگی، میزان فتوستتز در هر دو مدت زمان تنش به میزان چشمگیری کاهش یافت. در این راستا، Zhang و همکاران (۲۰۱۰) روی نهال صنوبر^۱، Zhang و همکاران (۲۰۱۷) روی نهال صندل هندی^۲، Li و همکاران (۲۰۱۸) روی نهال چای^۳ و Taibi و همکاران (۲۰۱۸) روی نهال کاج حلب^۴ نیز به نتایج مشابه دست یافتند. مطابق یافته‌های پژوهش پیش رو در دماهای بالاتر (۷-، ۵- و ۲+ درجه سانتی‌گراد) نهال‌ها زنده ماندند و اندازه فتوستتز آن‌ها اگرچه پس از اعمال سرما کاهش یافت لیکن پس از گذشت ۱۲ روز به حالت عادی بازگشت. در حقیقت، نرخ

1. *Populus cathayana*
2. *Santalum album*
3. *Camellia sinensis*
4. *Pinus halepensis*

در حالی است که محیط گرم‌تر از ۱۰- درجه سانتی‌گراد (۷-، ۵- و ۲+) با مدت‌های تنش یک و سه ساعت اثر مخربی بر نهال‌ها نمی‌گذارد و نهال‌ها قادرند به سرعت فعالیت‌های فیزیولوژی خود را بازیابی کنند و به شرایط عادی بازگردند. در حقیقت، یخ‌زدگی میزان تبادلات گازی نهال‌های زیتون را کاهش می‌دهد و این کاهش تا جایی که گیاه قادر به بازیابی خود باشد از عملکردهای دفاعی گیاه در برابر تغییرات دمایی محسوب می‌شود. در مجموع، یافته‌های پژوهش حاضر آشکار کرد که نهال‌های زیتون رقم زرد می‌توانند مدت سه ساعت سرمای تا ۷- درجه سانتی‌گراد را به‌خوبی تحمل کنند. آزمایشات بعدی با مدت زمان‌های تنش بیشتر در شرایط یخ‌زدگی، موجب افزایش دانسته‌ها در باره صحت توانایی تحمل به سرمای نهال آن می‌شود.

(Furumoto, 2013). کاهش میزان تعرق (همانند فتوسنتز) می‌تواند به کاهش هدایت روزنه‌ای و اختلال تأمین دی‌اکسید کربن نسبت داده شود (Bonfil et al., 2004). هدایت روزنه‌ای به تدریج با مدت استرس انجماد کاهش می‌یابد، که نشان می‌دهد بسته شدن روزنه ناشی از انجماد، ورود CO₂ را از میان روزنه محدود و در نتیجه قابلیت استفاده CO₂ درون سلولی را برای عملکرد فتوسنتز کاهش می‌دهد (Li et al., 2018).

نتیجه‌گیری نهایی

به طور کلی، بر اساس نتایج پژوهش حاضر آشکار شد که در دماهای ۱۰-، ۱۶- و ۲۰- درجه سانتی‌گراد نهال‌های تنش داده شده در مدت‌های یک و سه ساعت دچار یخ‌زدگی و مرگ‌ومیر شدند. این

References

- Afshar-Mohammadian, M., Rezaei, S. and Ramezani, M. (2012).** The impact of cold stress on two olive cultivars. *Journal of Plant Physiology*. 1(2): 1-11. (In Persian)
- Azzarello, E., Mugnai, S., Pandolfi, C., Masi, E., Marone, E. and Mancuso, S. (2009).** Comparing image (fractal analysis) and electrochemical (impedance spectroscopy and electrolyte leakage) techniques for the assessment of the freezing tolerance in olive. *Trees*. 23(1): 159-167.
- Banerjee, A., Wani, S. H. and Roychoudhury, A. (2017).** Epigenetic control of plant cold responses. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1643.
- Bernardini, E. and Visioli, F. (2017).** High quality, good health: the case for olive oil. *European Journal of Lipid Science and Technology*. 119(1): 1500505.
- Bonfil, C., Cortés, P., Espelta, J. M. and Retana, J. (2004).** The role of disturbance in the co-existence of the evergreen *Quercus ilex* and the deciduous *Quercus cerrioides*. *Journal of Vegetation Science*. 15(3): 423-430.
- Cavender-Bares, J., Apostol, S., Moya, I., Briantais, J. M. and Bazzaz, F. A. (2000).** Chilling-induced photoinhibition in two oak species: Are evergreen leaves inherently better protected than deciduous leaves?. *Photosynthetica*. 36(4): 587-596.
- Eris, A., Gulen, H., Barut, E. and Cansev, A. S. U. M. A. N. (2007).** Annual patterns of total soluble sugars and proteins related to coldhardiness in olive (*Olea europaea* L. 'Gemlik'). *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 82(4): 597-604.
- Escobar, R.F., de la Rosa Navarro, R., Moreno, L.L., Gómez, J.A., Testi, L., Orgaz, F., and Msallem, M. (2012).** Sistemas de producción en olivicultura. *Olivae: revista oficial del Consejo Oleícola Internacional*. (118): 55-68.
- García-Plazaola, J. I., Artetxe, U. and Becerril, J. M. (1999).** Diurnal changes in antioxidant and carotenoid composition in the Mediterranean sclerophyll tree *Quercus ilex* (L.) during winter. *Plant Science*. 143(2): 125-133.
- Ghaderi, N., Siosemardeh, A. and Shahoei, S. (2005).** The effect of water stress on some physiological characteristics in 'rashe' and 'khoshnave' grape cultivars. *International Workshop on Advances in Grapevine and Wine*. 317-322.
- Gómez-del-Campo, M. and Barranco, D. (2005).** Field evaluation of frost tolerance in 10 olive cultivars. *Plant Genetic Resources*. 3(3): 385-390.
- Gusta, L.V. and Wisniewski, M. (2013).** Understanding plant cold hardiness: an opinion. *Physiologia Plantarum*. 147: 4-14.

- Hajiboland, R., Joudmand, A., Aliasghar zad, N., Tolrá, R. and Poschenrieder, C. (2019).** Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate low-temperature stress and increase freezing resistance as a substitute for acclimation treatment in barley. *Crop and Pasture Science*. 70(3): 218-233.
- Hatfield JL, Prueger JH. (2015).** Temperature extremes: effect on plant growth and development. *Weather Clim Extrem*. 10: 4–10
- Homapour, M., Hamed, M., Moslehisad, M. and Safafar, H. (2014).** Physical and chemical properties of olive oil extracted from olive cultivars grown in Shiraz and Kazeroun. *Iranian Journal of Nutrition Sciences & Food Technology*. 8(3): 121-130. (In Persian)
- Janska, A., Marsil, P., Zelenkova, S. and Ovesna, J. (2010).** Cold stress and acclimation-what is important for metabolic adjustment? *Plant Biology*. 12: 395-405.
- Larcher, W. (1970).** Kalteresistenz und ubewinterungsvermogen mediterraner Holzpflanzen. *Ecology Plant*. 5: 267-85.
- Li, X., Ahammed, G. J., Li, Z. X., Zhang, L., Wei, J. P., Yan, P. and Han, W. Y. (2018).** Freezing stress deteriorates tea quality of new flush by inducing photosynthetic inhibition and oxidative stress in mature leaves. *Scientia Horticulturae*. 230: 155-160.
- Miura, K., and Furumoto, T. (2013).** Cold signaling and cold response in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(3): 5312-5337.
- Simkeshzadeh, N., Mobli, M., Etemadi, N. and Baninasab, B. (2011).** Assessment of the frost resistance in some olive cultivars using visual injuries and chlorophyll fluorescence. *Journal of Horticultural Science*. 24(2): 163-169. (In Persian)
- Palliotti, A. and Bonghi, G. (1996).** Freezing injury in the olive leaf and effects of mefluidide treatment. *Journal of Horticultural Science*. 71(1): 57-63.
- Andersen, P. C., and Schaffer, B. (Eds.). (1994). *Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops* (pp. 123-140). Boca Raton: CRC Press.
- Parad, G.A., Tabari Kouchaksaraei, M., Striker, G.G., Sadati, S.E. and Nourmohammadi K. (2016).** Growth, morphology and gas exchange responses of two-year-old *Quercus castaneifolia* seedlings to flooding stress. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 31(5): 458-466.
- Rihan HZ, Al-Issawi M, Fuller MP. (2017).** Advances in physiological and molecular aspects of plant cold tolerance. *J Plant Interact*. 12:143–157.
- Ruiz, N., Barranco, D., Rapoport, H. F. (2006).** Anatomical response of olive (*Olea europaea* L.) to freezing temperatures. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 81: 783-790.
- Saadati, S., Baninasab, B., Mobli, M., Gholami, M., (2019).** Measurements of freezing tolerance and their relationship with some biochemical and physiological parameters in seven olive cultivars. *Acta Physiologiae Plantarum*. 41(4), 51.
- Taïbi, K., Del Campo, A. D., Vilagrosa, A., Bellés, J. M., López-Gresa, M. P., López-Nicolás, J. M., Mulet, J. M., (2018).** Distinctive physiological and molecular responses to cold stress among cold-tolerant and cold-sensitive *Pinus halepensis* seed sources. *BMC Plant Biology*. 18: 236.
- Uemura, M., Tominaga, Y., Nakagawara, C., Shigematsu, S., Minami, A. and Kawamura, Y. (2006).** Responses of the plasma membrane to low temperatures. *Physiologia Plantarum* 126: 81-89.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martinez-Ferri, E., Perez-Corona, E. and Manrique, E. (2002).** Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist*. 156(3): 457-467.
- Valladares, F., Zaragoza-Castells, J., Sánchez-Gómez, D., Matesanz, S., Alonso, B., Portsmuth, A. and Atkin, O. K. (2008).** Is shade beneficial for Mediterranean shrubs experiencing periods of extreme drought and late-winter frosts? *Annals of Botany*. 102(6): 923-933.
- Wani, S.H., Sah, S.K., Sanghera, G., Hussain, W., and Singh, N.B. (2016).** “Genetic engineering for cold stress tolerance in crop plants” in *Advances in Genome Science*, Vol. 4, ed Atta-ur-Rahman (London, UK: Bentham Science. 173–201.
- Zhang, S., Jiang, H., Peng, S., Korpelainen, H. and Li, C. (2010).** Sex-related differences in morphological, physiological, and ultrastructural responses of *Populus cathayana* to chilling. *Journal of Experimental Botany*. 62(2): 675-686.
- Zhang, X., Da Silva, J. A. T., Niu, M., Li, M., He, C., Zhao, J. and Ma, G. (2017).** Physiological and transcriptomic analyses reveal a response mechanism to cold stress in *Santalum album* L. leaves. *Scientific Reports*. 7:1-18.