

بررسی صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی رقم‌های زرد و دیره زیتون تحت تنش حرارتی

احمد اجنی^۱، علی سلیمانی^{۲*}، علی اصغر زینانلو^۳ و اسماعیل سیفی^۴

۱ و ۲. دانشجوی دکتری و دانشیار، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان، زنجان، ایران

۳. دانشیار، مرکز تحقیقات درختان میوه معتدله، مؤسسه تحقیقات علوم باغبانی، سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

۴. دانشیار، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۳/۲۹ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۶/۱۵)

چکیده

صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی درختان ۱۲ ساله زیتون رقم های زرد و دیره در پاسخ به تغییرات دمایی فصل رشد منطقه طارم (استان زنجان، شمال غرب ایران) در طی دو سال متوالی ۱۳۹۶-۱۳۹۷ مطالعه شد. آزمایش به صورت کرت‌های خردشده در زمان (کرت اصلی شامل نوع رقم و کرت فرعی زمان) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی اجرا گردید. نمونه برداری و یادداشت داده‌ها در چهار زمان مختلف اردیبهشت، تیر، مرداد و مهرماه به ترتیب در دماهای ۲۸، ۴۵، ۴۴ و ۳۶ درجه سانتی‌گراد انجام شد. نتایج نشان داد فتوسنتز رقم دیره در شرایط تنش حرارتی تیرماه در مقایسه با اردیبهشت‌ماه، حدود دو برابر بیشتر از رقم زرد کاهش یافت. رقم زرد علی‌رغم داشتن فتوسنتز بالا، میزان رشد و وزن خشک تجمعی شاخساره‌ای پایین‌تری داشت که بالا بودن بازده عملکرد میوه در این رقم از دلایل عمده این موضوع بود. تجمع پرولین در بافت برگ رقم دیره نتوانست نقش زیادی در ایجاد تحمل بیشتر در این رقم داشته باشد. میزان کربوهیدرات‌های محلول در رقم زرد و در همه مراحل مورد ارزیابی بیشتر از رقم دیره بود. در کل، رقم زرد تحمل بیشتری به افزایش تنش حرارتی در طی فصل رشد نشان داد.

واژه‌های کلیدی: تنش حرارتی، پرولین، زیتون، عملکرد روغن، فتوسنتز.

The evaluation of physiological and biochemical traits of olive trees cvs. Zard and Direh under heat stress

Ahmad Ajani¹, Ali Soleimani^{2*}, Ali Asghar Zeinanloo³ and Esmail Seifi⁴

1, 2. Ph. D. Candidate and Associate Professor, Faculty of Agriculture, University of Zanjan, Zanjan, Iran

3. Associate Professor, Temperate Fruits Research Center, Horticultural Sciences Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

4. Associate Professor, Gorgan University of Agricultural and Natural Resources, Gorgan, Iran

(Received: June 19, 2019 - Accepted: Sep. 06, 2019)

ABSTRACT

The physiological and biochemical traits of 12-year-old olive trees cvs. Zard and Direh were studied in response to thermal fluctuations during growing seasons in Tarom region (Zanjan province, NW of Iran) for two successive years 2017-2018. The experiment was carried out as split plots in time based on complete randomized block design (cultivar as main plot and time as sub-treatment). The sampling and data recording were performed during four different time including; May, July, August and September correspond to the 28, 45, 44 and 36 °C, respectively. The results showed that the photosynthesis rate of cv. Direh during stressful high temperature conditions at July, and in compare to May decreased two times more than cv. Zard. Cultivar Zard, in spite of its high photosynthesis rate, showed lower amount of cumulative shoot growth and dry weight, which was mainly due to the large amount of fruit yield efficiency in this cultivar. The proline accumulation in leaf tissue of 'Direh' failed to play a constructive role in developing higher heat stress tolerance in this cultivar. The soluble carbohydrates concentration in 'Zard' was higher than 'Direh' during all period of study. In general, cv. Zard had more tolerance to increased heat stress during growth season.

Keywords: Heat stress, oil yield, *Olea europaea* L., photosynthesis, proline.

* Corresponding author E-mail: asoleimani@znu.ac.ir

مقدمه

دما یکی از فاکتورهای مهم تأثیرگذار در رشد، نمو و تولید گیاهان است. تغییر شرایط نرمال دما سبب عدم ثبات فرایندهای متابولیکی در گونه‌های مختلف گیاهان می‌شود (Pyatygin, 2008). پیش‌بینی می‌شود که درجه حرارت کره زمین تا پایان قرن بیست و یکم ۲-۱/۵ درجه سانتی‌گراد افزایش یابد (Fields et al., 2012). به‌طور کلی، تنش حرارتی رشد گیاه را از طریق تغییر فرایندهای مختلف فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی از قبیل کاهش فتوسنتز، تغییر در نسبت رنگیزه‌های کلروپلاستی، آسیب به غشاءهای سیتوپلاسمی و افزایش رادیکال‌های آزاد اکسیژنی و تنش اکسیداتیو ناشی از آن تحت تأثیر قرار می‌دهد (Hasanuzzaman et al., 2013; Sgobba et al., 2015).

زیتون (*Olea europaea* L.) گونه‌ای همیشه‌سبز و از گیاهان مهم باغی دنیا بوده که به‌طور وسیعی در مناطق مدیترانه کشت و در صنایع مختلف غذایی و بهداشتی استفاده می‌شود. آمار ارائه‌شده سطح زیر کشت زیتون ایران را ۷۷۳۵۵ هزار هکتار برآورد کرده که با تولید ۱۰۸۰۰۰ هزار تن در سال میوه یکی از کشورهای تولیدکننده زیتون دنیاست (Agricultural statistic, 2017). درخت زیتون بدلیل داشتن خصوصیات سازگاری و تحمل آن به دماهای بالا در مناطق نیمه‌گرمسیری و در عرض‌های بین ۳۰ و ۴۵ درجه شمالی و جنوبی کره زمین کشت می‌گردد. احتمال وقوع دماهای بالا و تنش‌های حرارتی ناشی از آن، به‌ویژه با توجه به افزایش تدریجی دمای کره زمین نسبت به سال‌های گذشته، در برخی از این مناطق کشت وجود دارد.

فتوسنتز گیاه، حساس‌ترین فرایند فیزیولوژیکی متاثر از تنش دماهای بالا در طی روند رشدی بوده و قبل از اینکه دیگر نشانه‌های تنش حرارتی ظاهر شوند، کاهش می‌یابد (Camejo et al., 2005). بررسی‌ها نشان داده است وقتی برگ‌های زیتون رقم Leccino در معرض دمای ۴۱/۵ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند، میزان هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز و فعالیت آنزیم روبیسکو کاهش یافت (Haworth et al., 2018). بسته

به شدت و دوره تنش حرارتی و همچنین نوع گیاه و دیگر عامل‌های محیطی، گیاهان در مقابل دمای بالا واکنش‌های گوناگون مرفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی نشان می‌دهند. شناسایی و مشخص کردن چنین تغییراتی که موجب تحمل به دمای بالا شوند، هنوز به عنوان یک مسأله مهم علمی در بین محققین علوم گیاهی مطرح است (Wahid et al., 2007). شاخص‌های میزان فتوسنتز خالص و هدایت‌روزنه‌ای از جمله شاخص‌های مهم بررسی آسیب‌های ناشی از تنش حرارتی گزارش شده‌اند (Stafne et al., 2001). تیمار درجه حرارت بالا، ۳۵ و ۲۵ درجه سانتی‌گراد (روز و شب)، در رقم های زیتون Nocellara del Cerasuolo, Belice و Biancolilla به مدت سه هفته، نشان داد که مقدار فتوسنتز در رقم بیانکولیا و چراسولا به ترتیب ۲۰ و ۲۵ درصد و در رقم نوسرلا دوبلیچ ۴۰ درصد کاهش نشان داد (Grisafi et al., 2004). در گیاه *Populus simonii* به‌عنوان یک گونه درختی، دما حدود ۴۲ درجه سانتی‌گراد و بالاتر از آن در دوره‌های ۳، ۶، ۱۲ و ۲۴ ساعته در مقایسه با گیاهان شاهد در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد، باعث کاهش میزان فتوسنتز و تغییر در میزان هدایت‌گازی و CO₂ بین سلولی شد (Song et al., 2014). مطالعه روی نهال‌های زیتون یک‌ساله رقم Kroneiki نشان داد که میزان فتوسنتز و هدایت‌روزنه‌ای گیاهان تحت تنش خشکی در مقایسه با گیاهان شاهد کاهش یافت (Chartzoulakis et al., 2000). گیاهان در پاسخ به تنش دمای بالا، مواد فتوسنتزی را برای تولید ترکیبات دفاعی از قبیل متابولیت‌های اولیه، ثانویه، آنتی‌اکسیدان‌ها، اسمولیت‌ها و فیتوهورمون‌ها اختصاص می‌دهند، که جهت ترمیم و بهبود وضعیت فیزیولوژیکی آنها ضروری است (Bita & Gerates, 2013). گلاسیسین‌بتائین و کربوهیدرات‌های محلول از متابولیت‌های گیاهی حائز اهمیت بوده که اندازه‌گیری سطح تغییرات آنها از شاخص‌های مهم ارزیابی گیاهان در پاسخ به انواع تنش‌های غیرزیستی محسوب می‌شوند (Omidi et al., 2018). همچنین تجمع پرولین به‌عنوان یکی از مکانیسم‌های محافظت‌کننده سلول‌های گیاهی

حرارتی استفاده کرد. همچنین برخی فاکتورهای فیزیولوژیکی مهم و مؤثر در غربالگری پاسخ متفاوت این رقم ها برای استفاده در تحقیقات مشابه دیگر مشخص شوند.

مواد و روش‌ها

این آزمایش روی درختان ۱۲ ساله زیتون ارقام زرد و دیره واقع در کلکسیون ایستگاه تحقیقات زیتون طارم در استان زنجان انجام شد. موقعیت جغرافیایی ایستگاه از نظر طول و عرض جغرافیایی به ترتیب $۴۹^{\circ}۰۹'$ شمالی و $۷۹^{\circ}۳۶'$ شرقی و دارای اقلیم نیمه‌گرمسیری است. فاصله کشت درختان ۸×۶ متر با سیستم آبیاری قطره‌ای بوده و درختان هر دو رقم در شرایط یکسان از نظر باردهی، کنترل آفات، امراض و علف‌های هرز بودند. آزمایش به صورت کرت خردشده در زمان در قالب طرح آماری بلوک‌های کامل تصادفی در شش تکرار اجرا گردید. کرت اصلی شامل رقم در دو سطح (رقم های زرد و دیره) و کرت فرعی زمان شامل چهار ماه مختلف نمونه‌برداری یعنی ماه‌های اردیبهشت (May)، تیر (July)، مرداد (August) و مهرماه (September) بود. آزمایش در طی دو سال ۱۳۹۶ و ۱۳۹۷ تکرار و میانگین داده‌های دوساله مبنای تجزیه آماری داده‌ها قرار گرفتند.

برای اندازه‌گیری میزان رشد شاخه‌ها، در اواخر فروردین هر سال، تعداد پنج شاخه از هر چهار جهت جغرافیایی درختان و از ارتفاع شانه (حدود یک و نیم متر از سطح زمین) علامت‌گذاری شده و میزان رشد در دهه سوم ماه‌های اردیبهشت، تیر، مرداد و مهرماه بوسیله خط‌کش اندازه‌گیری شد (Hu et al., 2012). اندازه‌گیری وزن خشک تجمعی شاخساره یکبار و در مهرماه صورت گرفت. بدین ترتیب که شاخه‌ها از همان نقطه علامت‌گذاری شده اواخر فروردین ماه قطع و به آزمایشگاه منتقل شدند. سپس شاخه‌ها تمیز شده و در آون دمای ۷۰° درجه سانتی‌گراد به مدت ۷۲ ساعت خشک و سپس با ترازوی دیجیتالی توزین شدند.

صفت سطح ویژه برگ (SLA Specific Leaf Area) از طریق اندازه‌گیری مساحت نمونه‌های برگ با

عمل کرده و از طریق افزایش سطح اسمولیت سلول و جلوگیری از تجزیه پروتئین‌ها نقش کلیدی در حفاظت از فعالیت فتوسنتزی تحت شرایط تنش‌های مختلف محیطی ایفا می‌کند (Kingston-Smith et al., 1997).

منطقه طارم استان زنجان با ارتفاع ۳۶۰ متر از سطح دریا و متوسط بارندگی ۲۰۹ میلی‌متر در سال یکی از مهم‌ترین مناطق تولیدکننده زیتون می‌باشد. میانگین درجه حرارت گرم‌ترین ماه سال در این منطقه در طی ده سال گذشته $۲۷/۲^{\circ}$ درجه و حداکثر آن ۴۳° درجه در سال بوده است (Zeinanloo et al., 2015). این درحالی است که دمای بهینه رشد برای ارقام مختلف زیتون ۲۵ تا ۲۸ درجه سانتی‌گراد می‌باشد و دماهای بالاتر از حدود ۳۸ درجه سانتی‌گراد موجب کاهش شدید فتوسنتز در این گیاه می‌شود (Mohammadi et al., 2008). بنابراین تنش حرارتی به‌عنوان یک محدودیت جدی برای رشد زیتون در مناطق نیمه‌گرمسیری مطرح است. به همین دلیل، بررسی رفتار فیزیولوژیکی رقم های زیتون در شرایط تنش حرارتی به منظور افزایش احتمال موفقیت در مدیریت و استفاده از رقم های متحمل‌تر در چنین مناطقی ضروری است.

زیتون رقم زرد با مصرف دو منظوره (روغنی-کنسروی) از رقم های بومی کشور بوده و به‌صورت گسترده در اکثر نقاط زیتون‌خیز کشور کشت می‌شود. همچنین زیتون رقم دیره یک رقم کنسروی و بومی منطقه دشت دیره در سمت غربی شهرستان سرپل ذهاب استان کرمانشاه می‌باشد (Zeinanloo et al., 2014). بر اساس مشاهدات میدانی در باغ ایستگاه تحقیقات زیتون طارم، فرضیه‌ای مبنی بر وجود تفاوت در رشد و به‌تبع آن فعالیت‌های فیزیولوژیکی این دو رقم تحت شرایط دمایی منطقه، به‌ویژه دمای بالا و تنش‌زا در ماه‌های گرم فصل رشد (تیرماه و مردادماه) مطرح بود. لذا هدف از آزمایش حاضر بررسی دقیق‌تر فرضیه مذکور بر اساس صفات مهم فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در این دو رقم در شرایط باغی منطقه بود تا از این طریق بتوان از نتایج حاضر در پیشبرد برنامه‌های اصلاحی آتی در خصوص این ارقام، به‌خصوص شناسایی نوع متحمل آن در برابر تنش

(۲)، (۳) و (۴) محاسبه شدند (Araus et al., 2000):

$$(۲) \quad \text{= میلی گرم کلروفیل a در هر گرم وزن تر} \\ (12.7 \times OD_{663}) - (2.69 \times OD_{645}) \times V / (1000 \times W)$$

$$(۳) \quad \text{= میلی گرم کلروفیل b در هر گرم وزن تر} \\ (22.69 \times OD_{645}) - (4.69 \times OD_{663}) \times V / (1000 \times W)$$

$$(۴) \quad \text{= میلی گرم کارتنوئید در هر گرم وزن تر} \\ (7.6 \times OD_{480}) - (1.49 \times OD_{510}) \times V / (1000$$

که در آن V حجم نمونه استخراج شده، W وزن تر و OD میزان جذب قرائت شده با دستگاه است.

صفات فیزیولوژیکی هدایت روزنه‌ای، میزان تعرق، فتوسنتز خالص و کارایی مصرف آب روی برگ‌های کاملاً توسعه یافته واقع در گره پنجم از نوک شاخساره و با استفاده از دستگاه فتوسنتز متر پرتابل (ADC Bioscientific Ltd., Hoddesdon, UK) و در شرایط هوای کاملاً آفتابی (ساعت ۱۲ تا ۱۴) اندازه‌گیری شدند (Angelopoulos, 1996). اندازه‌گیری‌ها تحت دماهای ۲۸، ۴۵، ۴۴ و ۳۶ درجه سانتی‌گراد و شدت‌های نور ۱۳۰۰، ۱۸۰۰، ۱۸۰۰ و ۱۴۰۰ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه به ترتیب برای ماه‌های اردیبهشت، تیر، مرداد و مهرماه انجام شد. لازم بذکر است که دماها و شدت‌های نوری بیان شده، میانگین دوساله پارامترهای مذکور در سال‌های متوالی تحقیق حاضر بودند.

در ادامه، مقدار نیم گرم برگ تازه از رقم‌های مورد مطالعه در سولفوسالیسیلیک اسید هضم و میزان پرولین نمونه‌ها به کمک ماده شیمیایی نین‌هیدرین و با استفاده از جذب اسپکتروفتومتری در طول موج ۵۲۰ نانومتر تعیین شد (Bates et al., 1973). محتوی کربوهیدرات محلول کل برگ بر حسب میلی‌گرم بر گرم بافت تازه با استفاده از منحنی گلوکز تعیین شد (Irigoyen et al., 1992).

جمعیت آماری در این تحقیق شامل ۱۲ اصله درختان بارده زیتون از رقم‌های زرد و دیره مستقر در باغ ایستگاه تحقیقات زیتون طارم بودند. تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS 9.1 و مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار (Least Significant Differenece) (LSD) صورت گرفت.

استفاده از دستگاه مساحت‌سنج برگ (A3LIGHTBOX, USA) و تقسیم عدد حاصل بر وزن خشک مربوطه به دست آمد (Li et al., 2005).

برای اندازه‌گیری بازده عملکرد میوه، مقدار میوه هر درخت به ازای سطح مقطع عرضی تنه همان درخت محاسبه و عملکرد بر حسب کیلوگرم بر سانتی‌متر مربع بیان شد (Moharrami et al., 2011).

برای تعیین درصد روغن و عملکرد آن، تعداد ۲۰ عدد میوه برداشت و به وسیله آسیاب کاملاً خرد شده و به خمیر میوه تبدیل شدند. خمیر میوه توزین و به منظور تعیین درصد ماده خشک به مدت ۴۸ ساعت در دستگاه آون با دمای ۱۰۵ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند و سپس درصد رطوبت و ماده خشک میوه‌ها محاسبه شد. از ماده خشک میوه دو گرم توزین و با استفاده از دستگاه سوکسله درصد روغن در آن اندازه‌گیری شد (Luque de Castro et al., 1998). درصد روغن در ماده خشک با استفاده از رابطه (۱) به دست آمد:

$$(۱) \quad \text{= میزان روغن در ماده خشک} \\ \frac{\text{گرم وزن نمونه بعد از سوکسله}}{\text{گرم وزن نمونه قبل از سوکسله}} \times 100$$

در ادامه و با استفاده از درصد رطوبت میوه در زمان برداشت، درصد روغن در میوه تازه تعیین شد (Ajamgerd and Zeinanloo., 2013). عملکرد روغن از طریق ضرب درصد روغن (بر حسب وزن تر میوه) در عملکرد میوه هر درخت محاسبه شد.

برای اندازه‌گیری مقادیر کلروفیل a، b و کارتنوئیدها میزان نیم گرم از بافت تازه برگ وزن و با ۱۰ میلی‌لیتر از محلول دی‌متیل سولفوکساید هموژنیزه شد. بعد از گذشت سه ساعت، محلول هموژنیزه شده به مدت ۱۵ دقیقه در دمای چهار درجه سانتی‌گراد در ۱۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفوژ شد. در ادامه میزان نیم میلی‌لیتر از محلول شفاف رویی برداشته شده و با دو میلی‌لیتر دی‌متیل سولفوکساید مخلوط شدند. میزان جذب نوری محلول حاصل با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتری (UNICO UV/VIS 2800, USA) در طول موج‌های ۶۴۳، ۶۴۵ و ۵۱۰ نانومتر قرائت شد (Lichtenthaler, 1987). مقادیر کلروفیل a، b و کارتنوئیدها با استفاده از روابط

نتایج و بحث

صفات رشدی درخت، درصد و عملکرد روغن

کاهش رشد از واضح‌ترین پاسخ‌های رقم‌های زیتون زرد و دیره به دمای زیاد هوا بود. مقدار رشد شاخه‌های هر دو رقم در ماه‌های مختلف اردیبهشت (قبل از شروع دوره گرما)، تیر و مرداد (دوره گرما و تنش درجه حرارتی) و مهر ماه (بعد از دوره گرما) اگرچه واکنش‌های متفاوتی داشتند، اما در رقم زرد کاهش رشد نسبت به رقم دیره محسوس‌تر بود (شکل ۱-A). مقایسه میانگین وزن خشک تجمعی شاخه‌ها که در مهر ماه و بعد از رفع دوره تنش اندازه‌گیری شد، برتری معنی‌دار رقم دیره نسبت به زرد را نشان داد (شکل ۱-B). تنش دماهای بالا صدمات فیزیولوژیکی مختلفی مانند پیری، نکروزه شدن و ریزش برگ، بازدارندگی رشد ریشه و ساقه را موجب شده و در نهایت منجر به کاهش تولید گیاه می‌شود (Vollenweider & Gunthardt-George, 2005). کاهش میزان رشد ارقام مختلف زیتون تحت تنش دمای بالا گزارش شده است (Grasifi et al., 2004). همچنین گزارشاتی از تأثیر دمای بالا در کاهش رشد و تولید بیوماس سایر گونه‌های گیاهی مثل *Panicum virgatum* L. وجود دارد (Kandel et al., 2013).

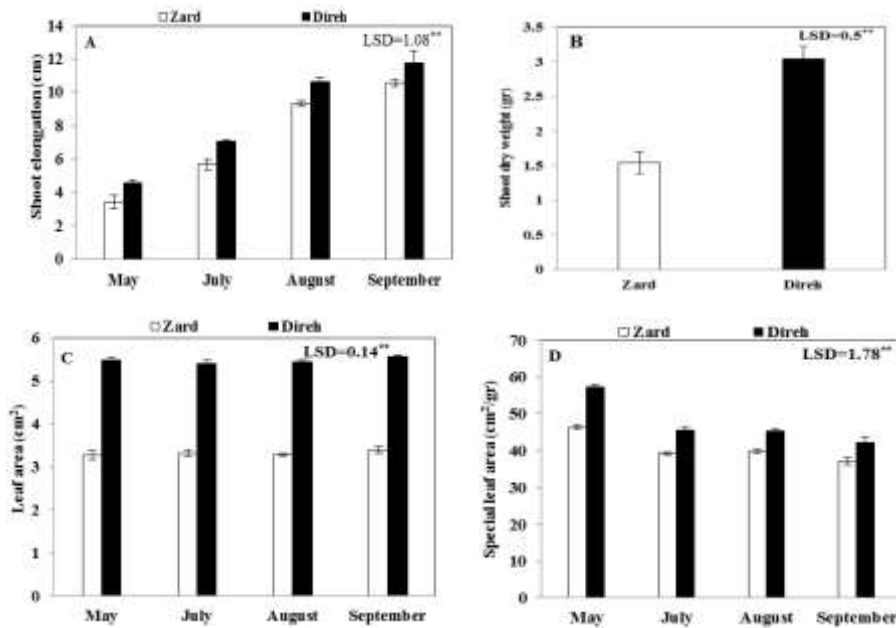
نتایج این تحقیق نشان داد که زیتون رقم دیره سطح برگ بیشتری نسبت به رقم زرد داشت (شکل ۱-C). سطح ویژه برگ رقم‌ها، نشان‌دهنده نسبت سطح برگ به وزن خشک آن، در اردیبهشت‌ماه در مقایسه با دیگر ماه‌ها و نیز در رقم دیره نسبت به زرد با تفاوت معنی‌داری بالاتر بود (شکل ۱-D). با افزایش دما در تیر و مرداد ماه، میزان این صفت به مقدار زیادی در هر دو رقم کاهش یافت. در رقم دیره میزان سطح ویژه برگ تحت دمای بالا کاهش کمتری نسبت به رقم زرد داشت. به طوری که میزان این صفت در طی ماه‌های تیر و مرداد برای رقم زرد به ترتیب ۳۹/۲۲ و ۳۹/۸۵ و برای رقم دیره ۴۵/۶۳ و ۴۵/۴۲ سانتی‌مترمربع بر گرم به دست آمد. سطح ویژه برگ بیانگر ضخامت پارانشیم برگ بوده و با توان فتوسنتزی برگ رابطه معکوس دارد. بدین مفهوم که هر قدر این شاخص بالاتر باشد، نشان‌دهنده پایین بودن مقدار فتوسنتز خالص در برگ‌های مربوطه می‌باشد

(Rahnema, 2008). این شاخص کارکرد مهمی در ارزیابی گیاهان در برنامه‌های به‌نژادی دارد (Kangjing et al., 1999). گونه‌هایی با سطح ویژه برگ پایین، عموماً دارای برگ‌هایی با طول دوره زنده‌مانی بیشتر بوده (Reich, et al., 1997) و در آن‌ها میزان فعالیت آنزیم ریبولوز بی‌فسفات کربوکسیلاز/اکسیژناز (روبیسکو) و ظرفیت فعالیت‌های فتوسنتزی بالاتر می‌باشد (Penning et al., 1991). لذا با توجه به نتایج تحقیق حاضر، چنین استنباط می‌شود که رقم زرد در مقایسه با رقم دیره توان فتوسنتزی بالایی تحت تنش درجه حرارت بالا دارد. علی‌رغم سطح ویژه برگ کمتر از رقم دیره و به تبع آن پتانسیل فتوسنتزی بالا در رقم زرد، میزان رشد شاخه‌ها و همچنین وزن تجمعی شاخه‌ها این رقم نسبت به رقم دیره پایین‌تر بود. بر اساس نتایج بازده عملکرد میوه در رقم زرد بیشتر بود (شکل ۲-A). نتایج نشان داد که درصد روغن در واحد وزن خشک میوه در رقم دیره نسبت به رقم زرد برتری معنی‌داری داشت (شکل ۲-B) اما از آنجایی که عملکرد میوه این درخت در مقایسه با زرد کاهش معنی‌داری داشت، لذا رقم زرد با داشتن بازده عملکرد میوه بیشتر، توانست در عملکرد روغن میوه نیز نسبت به رقم دیره برتری نشان دهد (شکل ۲-C).

میوه‌های در حال رشد از محل‌های اصلی مصرف فتواسیمیلات‌ها بوده که با سایر اندام‌های در حال رشد گیاه از جمله شاخساره‌ها و ریشه‌ها بر سر دریافت مواد فتوسنتزی رقابت دارند (Rahnema, 2008). لذا عملکرد بیشتر میوه در رقم زرد، رشد شاخساره کمتر این رقم را در مقایسه با دیره توجیه می‌نماید.

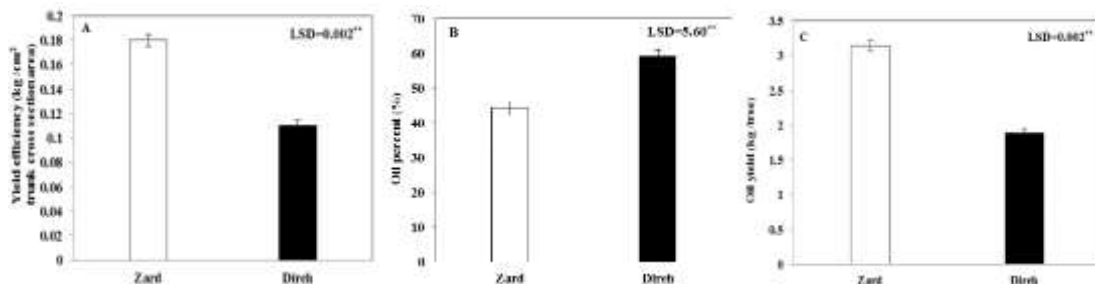
فتوسنتز و رنگیزه‌های برگ

میزان کلروفیل a برگ هر دو رقم تحت دماهای بالای تیرماه و مردادماه نسبت به اردیبهشت‌ماه کاهش معنی‌داری نشان داد. همچنین، میزان آن در همه ماه‌های ارزیابی شده در رقم دیره نسبت به رقم زرد به صورت معنی‌داری بیشتر بود (شکل ۳-A). در طی تیر و مرداد ماه میزان کلروفیل b و کارتنوئیدها در هر دو رقم افزایش نشان داد، اما در رقم زرد نسبت به رقم دیره با تفاوت معنی‌داری برتری نشان داد (شکل ۳-B و ۳-C).



شکل ۱. مقایسه میانگین اثر متقابل رقم زیتون و زمان بر میزان رشد ساقه (A)، وزن خشک شاخه‌ها (B)، مساحت برگ (C) و سطح ویژه برگ (D)

Figure 1. Mean comparison interaction effect of olive cultivar and time on shoot elongation rate (A), shoot dry weight (B), leaf area (C) and special leaf area (D)



شکل ۲. مقایسه میانگین اثر رقم زیتون بر بازده عملکرد میوه (A)، درصد روغن (B) و عملکرد روغن (C)

Figure 2. Mean comparison effect of olive cultivar on yield efficiency (A), oil percent (B) and oil yield (C)

تحقیق نیز مشهود بود، می‌توان به نقش آنها در جلوگیری از اکسیداسیون نوری ناشی از جذب طول موج نور آبی اشاره داشت. همچنین این ملکول‌ها از طریق ترکیب با رادیکال‌های آزاد اکسیژن و تشکیل ملکول زانتوفیل مانع از تخریب کلروفیل‌ها می‌شوند (Lichtenthaler *et al.*, 1982; Shahi *et al.*, 2018).

مطالعه تغییرات هدایت روزنه‌ای نشان داد که میزان این صفت در اردیبهشت‌ماه در بین دو رقم زرد و دیره تفاوت معنی‌داری نشان نداد. با افزایش درجه حرارت در طی تیر و مرداد ماه میزان هدایت‌روزنه‌ای در هر دو رقم با کاهش معنی‌داری نسبت به اردیبهشت‌ماه همراه بود. همچنین، اختلاف معنی‌داری در میزان این صفت بین

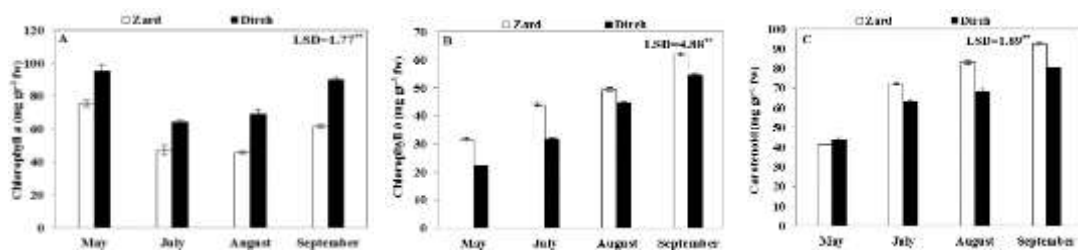
روند افزایشی میزان کلروفیل b و کارتنوئیدها با پایان یافتن دوره تنش حرارتی و مساعد شدن درجه حرارت در مهرماه نیز ادامه داشت. در گونه‌های گیاهی دیگر از قبیل سویا، نقش کاهش در میزان کلروفیل a و افزایش کلروفیل b و کارتنوئیدها در شرایط کشت مزرعه‌ای در افزایش کارایی دستگاه فتوسنتزی گزارش شده است (Slattery *et al.*, 2017). در مورد زیتون نیز نشان داده شده است که تنش غیرزیستی خشکی میزان کلروفیل a نهال‌های دو ساله رقم دزفولی را کاهش داده، اما تأثیری روی میزان کلروفیل b نداشته است (Khaleghi *et al.*, 2012). از دلایل بالا بودن مقدار کارتنوئیدها در مواجهه با دماهای بالا، که در این

شاهد تحت دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد بوده است (Haworth *et al.*, 2018).

روند تغییرات تعرق طی اردیبهشت‌ماه حاکی از بالا بودن آن در رقم زرد نسبت به رقم دیره بود و میزان این متغیر در هر دو رقم و در شرایط دماهای بالای تیر و مرداد ماه در مقایسه با اردیبهشت‌ماه به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. میزان تعرق برگ‌های رقم زرد نسبت به رقم دیره در طی ماه‌های تیر و مرداد برتری معنی‌داری نشان داد. در دوره بعد از تنش و در مهرماه، میزان این متغیر در هر دو رقم مجدداً کاهش نشان داد و رقم زرد توانست مقدار تعرق خود را در سطح بالاتری نسبت به رقم دیره حفظ نماید (شکل ۴-۳).

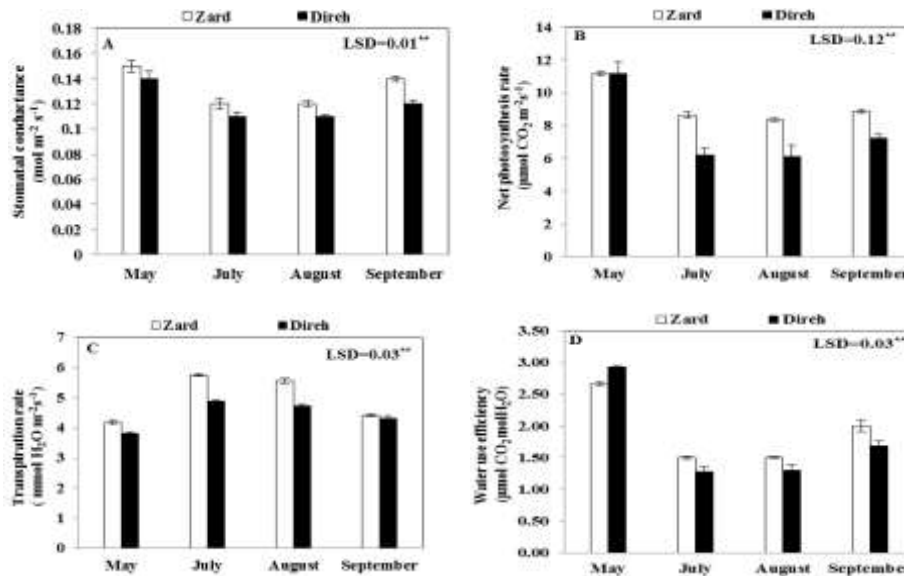
کارایی مصرف آب از طریق تقسیم میزان فتوسنتز بر تعرق برای هر دو رقم محاسبه شد. بر این اساس، دو رقم زرد و دیره از نظر کارایی مصرف آب در تمامی ماه‌های اندازه‌گیری شده دارای تفاوت معنی‌داری بودند. مقدار این صفت در اردیبهشت‌ماه دارای بیشترین مقدار بود و در مواجهه با ماه‌های گرم‌تر در هر دو رقم حدود دو برابر کاهش یافت. در تمامی ماه‌های اندازه‌گیری شده (به غیر از اردیبهشت‌ماه)، رقم زرد با اختلاف معنی‌داری نسبت به رقم دیره برتری معنی‌داری نشان داد. کارایی مصرف آب در مهرماه و با رفع شدن دوره تنش، دوباره در هر دو رقم افزایش نشان داد (شکل ۴-۴). کاهش فتوسنتز همزمان با افزایش میزان تعرق از عوامل اصلی کاهش کارایی مصرف آب در زیتون در مواجهه با تنش ناشی از افزایش دما می‌باشد. بر اساس یافته‌های علمی، تحت شرایط تنش حرارتی، میزان فتوسنتز در اثر تولید گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) (Reactive oxygen species) و آسیب به دستگاه فتوسنتزی کاهش می‌یابد (Zhao, 2011).

این دو رقم تحت شرایط دمای تنش‌زای ماه‌های تیر و مرداد مشاهده شد. پس از رفع تنش و در مهرماه، دوباره میزان هدایت روزنه‌ای افزایش نشان داد، ولی در رقم زرد به‌طور معنی‌داری بیشتر از دیره بود (شکل ۴-۵). به‌نظر می‌رسد فتوسنتز بیشتر در رقم زرد با هدایت روزنه‌ای بالاتر در این رقم و نفوذ دی‌اکسیدکربن بیشتر به برگ مرتبط باشد، چرا که تأثیر هدایت روزنه‌ای بر روند تغییرات فعالیت‌های فتوسنتزی در گیاهان دیگر گزارش شده است (Flexas & Medrano, 2002). افزایش هدایت روزنه‌ای باعث ورود دی‌اکسیدکربن و افزایش فتوسنتز و نیز تسهیل در خروج آب از برگ شده و از این‌رو باعث افزایش تحمل گیاه به تنش دمای بالا می‌شود (Camejo *et al.*, 2005). نتایج نشان داد که میزان فتوسنتز هر دو رقم در اردیبهشت‌ماه و در شرایط دمایی مناسب و غیرتنش‌زا از نظر آماری یکسان بود، به‌طوری‌که میزان این صفت ۱۱/۱۶ و ۱۱/۱۷ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه به ترتیب در ارقام زرد و دیره ثبت شد (شکل ۴-۶). در ادامه فصل و در برخورد با دمای زیاد هوا در تیرماه، میزان فتوسنتز خالص در رقم زرد ۲۰ درصد و در رقم دیره حدود ۴۰ درصد در مقایسه با اردیبهشت‌ماه کاهش نشان داد. با پایان یافتن دوره تنش حرارت و در مهرماه، افزایش معنی‌داری در میزان فتوسنتز در مقایسه با ماه‌های گرم سال و نیز در رقم زرد نسبت به دیره مشاهده شد. در انطباق با نتایج حاضر، گزارش شده است که وقتی نهال‌های زیتون دو ساله رقم لچینو تحت تیمار تدریجی درجه حرارت بالا (۴۱/۵ درجه سانتی‌گراد) به مدت ۲۰ روز قرار گرفتند، میزان فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و دی‌اکسیدکربن زیرروزنه‌ای به ترتیب ۶۷، ۶۹ و ۲۷/۸ درصد گیاهان



شکل ۳. مقایسه میانگین اثر متقابل رقم زیتون و زمان بر مقدار کلروفیل a (A)، کلروفیل b (B) و کارتنوئیدها (C)

Figure 3. Mean comparison interaction effect of olive cultivar and time on chlorophyll a (A), chlorophyll b (B) and carotenoids (C)



شکل ۴. مقایسه میانگین اثر متقابل رقم زیتون و زمان بر هدایت روزنه‌ای (A)، میزان فتوسنتز (B)، تعرق (C) و کارایی مصرف آب (D).
 Figure 4. Mean comparison interaction effect of olive cultivar and time on stomatal conductance (A), net photosynthesis rate (B), transpiration (C) and water use efficiency (D)

بهبود سطح اسمولیت سلول، از تجزیه ساختارهای پروتئین‌ها و متعاقباً کاهش فتوسنتز جلوگیری می‌کند (Kingston-Smith *et al.*, 1997). در مطالعه حاضر، اگرچه میزان تجمع پرولین رقم دیره بیشتر بود، اما نتوانست تحمل بالاتری را به تنش حرارتی در مقایسه با رقم زرد ایجاد کند. از آنجائیکه تحمل به تنش غیرزیستی یک صفت کمی بوده و راهکارهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی متعددی در افزایش یا کاهش آن دخالت دارند (Putink *et al.*, 2010)، لذا تغییرات متغیر پرولین باید در ارتباط با دیگر شاخص‌های مؤثر در ارزیابی میزان تحمل به تنش حرارتی در زیتون مد نظر قرار گیرد. با رفع شدن دوره گرما و در مهر ماه، میزان پرولین در رقم زرد با شیب تندتری نسبت به دیره کاهش یافت. این موضوع می‌تواند دلیلی دیگر بر توانایی بازیابی بیشتر رقم زرد به لحاظ استفاده از پرولین در سنتز مجدد پروتئین‌ها باشد.

نتایج نشان داد که محتوی کربوهیدرات‌های محلول کل در هر دو رقم با افزایش دما در ماه‌های تیر و مرداد افزایش و مجدداً در مهرماه کاهش نشان داد. در بین ماه‌های مورد ارزیابی، کمترین میزان این صفت در اردیبهشت‌ماه اندازه‌گیری شد. همچنین میزان این متغیر در همه مراحل ارزیابی در رقم زرد بیشتر از رقم دیره بود (P ≤ 0/01) (شکل ۵-B).

در این مطالعه بالا بودن میزان کارایی مصرف آب تحت شرایط تنش حرارتی در رقم زرد نسبت به رقم دیره نشان می‌دهد که این رقم بیشتر قادر به حفظ تعادل بین فتوسنتز و تعرق بوده و بنابراین می‌تواند از طریق استفاده مؤثر از آب، تحمل نسبتاً بالایی را به دماهای بالا داشته باشد. کارایی مصرف آب بیشتر در ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی زیتون گزارش شده است (Gholami & Zahedi, 2019). همچنین نتایج نشان داده است که حفظ و یا افزایش کارایی مصرف آب به‌عنوان یکی از ویژگی‌های بارز رقم متحمل به تنش حرارتی در گونه گیاهی *Festuca arundinacea* در مقایسه با رقم حساس آن می‌باشد (Cui *et al.*, 2006).

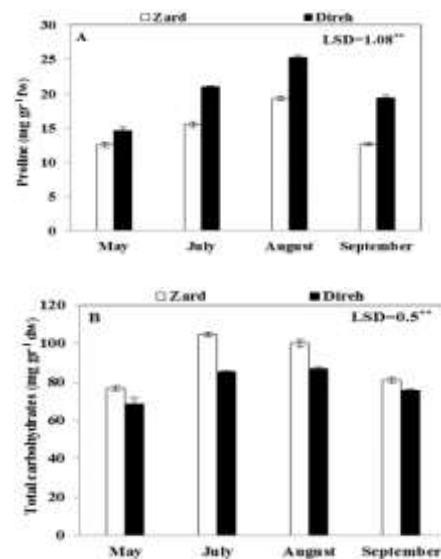
محتوای پرولین و کربوهیدرات‌های محلول

میزان پرولین بافت برگ هر دو رقم در اردیبهشت‌ماه در سطح پایین قرار داشت. با افزایش دما در ماه‌های تیر و مرداد، سطح پرولین در هر دو رقم افزایش و در مهرماه دوباره کاهش یافت. در همه مراحل اندازه‌گیری میزان پرولین بافت برگ رقم دیره بطور معنی‌داری بیشتر از رقم زرد بود (شکل ۵-A). تجمع پرولین به‌عنوان یکی از شاخص‌های مهم ارزیابی میزان تحمل به تنش‌های غیرزیستی بوده که در طیف وسیعی از گونه‌های گیاهی کاربرد دارد (Qin *et al.*, 2011). افزایش پرولین از طریق

نتیجه گیری کلی

نتایج این پژوهش نشان داد که علی‌رغم وجود الگوی مشابه در روند تغییرات، دو رقم زیتون مورد مطالعه از نظر صفات رویشی، رنگیزه‌های فتوسنتزی و رفتارهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی تفاوت‌های معنی‌داری در مواجهه با تنش ناشی از دمای بالا در ماه‌های گرم سال (تیرماه و مردادماه) و نیز در دوره بعد از تنش (مهرماه) داشتند. کاهش میزان رشد رویشی رقم دیره کمتر از رقم زرد بود که آن را می‌توان به بازده عملکرد بیشتر میوه در رقم زرد نسبت داد. رقم زرد سطح ویژه برگ‌گی کمتری نسبت به رقم دیره داشت که یکی از نشانگرهای وجود پتانسیل فتوسنتزی بالا در این رقم بود. همچنین تأثیر تغییرات رنگیزه‌های فتوسنتزی، به‌ویژه در رقم زرد، در مواجهه با دماهای بالا در کاهش صدمات ناشی از افزایش دما قابل‌تأمل بود. اکثر متغیرهای مرتبط با فتوسنتز در رقم زرد، آسیب‌پذیری کمتری را در مقایسه با رقم دیره نشان دادند. اسمولیت‌های اندازه‌گیری شده (پرولین و کربوهیدرات‌های محلول) الگوی متفاوتی را در دو رقم نشان دادند، بدین مفهوم که در همه ماه‌های مورد ارزیابی شاخص پرولین در رقم دیره و کربوهیدرات‌های محلول در رقم زرد بالاترین مقدار را داشتند. تجمع بیشتر پرولین در رقم دیره، نتوانست تحمل بالاتری را به تنش حرارتی در مقایسه با رقم زرد ایجاد کند. بر عکس، تجمع کربوهیدرات‌های محلول یکی از شاخص مطمئن در ارزیابی تفاوت در میزان تحمل به تنش حرارتی در دو رقم زیتون مورد ارزیابی بود. در کل نتایج تحقیق حاضر نشان داد که رقم زرد در مواجهه با تنش ناشی از دمای بالا در ماه‌های گرم سال موفق‌تر و متحمل‌تر از رقم دیره عمل می‌نماید.

موضوع می‌توان گفت که شرایط دمای بالا در ماه‌های تیر و مرداد یکی از عوامل اصلی مؤثر در هیدرولیز نشاسته و افزایش قندهای محلول است. چرا که قندهای محلول از اسمولیت‌های مهم سلولی هستند و افزایش تولید آنها در القاء تحمل به تنش درجه حرارت‌های بالا مؤثر است (Liu & Huang, 2000). همچنین ساکارز، از اجزای اصلی کربوهیدرات‌های محلول، با دخالت در مسیرهای پیام‌رسان سلولی نقش بی‌بدیلی در پاسخ به تنش‌های محیطی گونه‌های گیاهی دارد (Lang-Mladek *et al.*, 2010; Roitsch & Gonzalez, 2004). بر این اساس و چنانچه یکی از ملاک‌های ایجاد تحمل به تنش دمای بالا توان تجمع قندهای محلول در برگ در نظر گرفته شود، می‌توان استنباط کرد که رقم زرد برتری معنی‌داری نسبت به رقم دیره داشته و وضعیت بهتری از نظر تحمل به تنش حرارتی دارد.



شکل ۵. مقایسه میانگین اثر متقابل رقم زیتون و زمان بر پرولین (A) و کربوهیدرات‌های محلول (B)

Figure 5. Mean comparison interaction effect of olive cultivar and time on proline (A) and soluble carbohydrates (B)

REFERENCES

1. Ajamgerd, F. & Zeinanloo, A. A. (2013). Comparison of quantitative and qualitative yield of olive cultivars in north of khuzestan province, Iran. *Journal of Seed and Plant Improvement*, 29-1 (3), 567-579.
2. Agricultural statistic. 2017. *Bureau of Statistics and Information Technology of Agricultural-e-Jihad Ministry*. Available at: <http://www.dpe.maj.ir>. Updated at 2019.
3. Angelopoulos, A., Dichio, B. & Xiloyannis. (1996). Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany*, 47(301), 1093-1100.

4. Araus, J. L., Amaro, T., Voltas, J., Nakkoul, H. & Nachit, M. M. (2000). Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under mediterranean conditions. *Field Crops Reasearch*, 55, 209-223.
5. Bates, L. S., Waldern, R. P. & Tear, I. D. (1973). Rapid determination of proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-208.
6. Bita, C. & Gerates, T. (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in Plant Science*, 4, 1-18.
7. Camejo, D., Rodriguez, P., Morales, M. A., Dell'Amiico, J. M., Torrecillas, A. & Alarcon, J. J. (2005). High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility. *Journal of Plant Physiology*, 162, 281-289.
8. Chartzoulakis, K., Bosabalidis, A., Patakas, A. & Vemmos, S. (2000). Effects of water stress on water relations, gas exchange and leaf structure of olive tree. *Acta Horticulturae*, 537, 241-247.
9. Cui, L., Li, J., Fan, Y., Xu, S. & Zhang, Zh. (2006). High temperature effects on photosynthesis, PSII functionally and anti-oxidant activity of two *Festuca arundinacea* cultivars with different heat susceptibility. *Botanical Studies*, 47, 61-69.
10. Flexas, J. & Medrano, H. (2002). Drought inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non stomatal limitation revisited. *Annals of Botany*, 89, 183-189.
11. Gholami, R. & Zahedi, S. M. (2019). Identifying superior drought-tolerant olive genotypes and their biochemical and some physiological responses to various irrigation levels. *Journal of Plant Nutrition*, 42(17), 2057-2069.
12. Grisafi, F., Bonafede, E., Vecchia, F. F. & Rascio, N. (2004). Some morphological, anatomical, physiological responses of different olive cultivars to high temperatures and drought stress. *Acta Botanica Gallica*, 151(3), 241- 253.
13. Hasanuzzaman, M., Nahar, K. & Alam, M. M. (2013). Communities of fungal entophytes in tropical forest grasses: highly diverse host and habitat generalists characterized by strong spatial structure. *Fungal Ecology*, 8, 1-11.
14. Haworth, M., Marino, G., Brunetti, C., Killi, D., Del Carlo, A. & Centritto, M. (2018). The impact of heat stress and water deficit on the photosynthetic and stoatal physiology of Olive (*Olea europaea* L)-A case study of the 2017 heat wave. *Plants*, 7(76), 1-13.
15. Hu, L. X., Hu, T., Zhang, X., Pang, H. & Fu, J. M. (2012). Exogenous glycine betaine ameliorates the adverse effect of salt stress on perennial ryegrass. *Journal of American Society for Horticultural Science*, 137, 38-46.
16. Fields, B. C., Barros, V., Stocker, T. F., Qin, D., Dokken, D. J., Ebi, K. L. & Midgley, P. M. (2012). *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation* (ed). A special report of working groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 582 pp.
17. Irigoyen, J. J., Emerich, D. W. & Sanchez-Diaze, M. (1992). Water stress induced changes in concentration of proline and total soluble sugars in nodulated alfalafa (*Medicao sativa*) plants. *Journal of Plant Physiology*, 84, 55-60.
18. Kandel, T. P., Wu, Y. & Kakani, V. G. (2013). Growth and yield responses of switchgrass ecotypes to temperature. *American Journal Plant Science*, 4, 1173-1180.
19. Kangjing, L., Xueren, W. & Naiyuan, W. (1999). Analysis of genotype × environment interaction effects on canopy leaf areas and specific leaf weight in rice. *Journal of Fujian Agricultural University*, 28, 396-401.
20. Khaleghi, E., Arzani, K., Moallemi, N. & Barzegar, M. (2012). Evaluation of chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters and relations between chlorophyll a, b and chlorophyll content index and water stress in *Olea europaea* cv. Dezful. *World Academy of Science, Engeenering and Technology*, 68, 1154-1157.
21. Kingston-Smith, A. H., Harbinson, J., Williams, J. & Foyer, C. H. (1997). Effect of chilling on carbon assimilation, enzyme activation and photosynthetic electro transport in the absence of photoinhibition in maize leaves. *Plant Physiology*, 114, 1039-1046.
22. Lang-Mleddek, C., Popova, O., Kiok, K., Berlinger, M. Rakik, B. & Aufsatz, W. (2010). Transgenerational inheritance and resetting of stress-induced loss of epigenetic gene silencing in *Arabidopsis*. *Molcular Plant*, 3 (3), 594-602.
23. Li, Y., Douglas, A. J., SU, Y., CUI, J. & Zhang, T. (2005). Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin Academia Sinica*, 46, 127-134.
24. Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148, 350-382.
25. Lichtenthaler, H. K., Kuhn, G., Prenzel, U., Buschmann, C. & Meier, D. (1982). Adaptation of chloroplast-ultrastructure and chlorophyll-protein levels to high light and low light conditions. *Zeitschrift fur Naturforschung*, 37, 464-75.

26. Liu, X. & Huang, B. (2000). Carbohydrate accumulation in relation to heat stress in two creeping bentgrass cultivars. *Journal of American Horticultural Science*, 125(4), 442-447.
27. Luque de Castro, M. D. & Gacia-Ayuso, L. E. (1998). Soxhlet extraction of solid materials: an outdated technique with a promising innovative future. *Analytica Chimica Acta*, 369(1), 1-10.
28. Mohammadi, H., Zeinanloo, A. A. & Rovshan, A. A. (2008). Thermo adaptation modeling of olive (*Olea europaea* L.) in Iran. *Geographic Researches*, 64, 37-51. (In Farsi).
29. Moharrami, R., Rabie, V., Amiri, M. E. & Azimi, M. R. (2011). Rootstock Effects on some Characteristics of Apple cv. Delbarstival. *Journal of Seed and plant improvement*, 1-27 (3), 323-337. (In Farsi)
30. Omid, M., Khandan Mirkohi, A., Kafi, M. & Zamani, Z. (2018). Effect of salinity stress on some morphology and physiology indices of Damask rose Kashan genotype. *Iranian Journal of Horticultural Science*, 51 (1), 1-17. (In Farsi).
31. Penning, F. W. T., Jansen, D. M., Berge, H. F. M. & Bakema, A. (1991). Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. *Centre for Agricultural Publishing and Documentation (PUDOC)*, 36(2), 244-258.
32. Putink-Delc, M., Maksimovic, I., Djoric, E. & Nagl, N. (2010). Analysis of statical transformations of row data describing free proline concentration in sugar beet exposed to drought. *Matica Srpska Proceedings for Natural Sciences, Novi Sad*, 119, 7-16.
33. Pyatygin, S. S. (2008). Stress in plants: a physiological approach. *Journal of Common Biology*, 69(4), 294-298.
34. Qin, F., Shinozaki, K. & Yamaguchi-Shinizoki, K. (2011). Achievements and challenges in understanding plant abiotic stress responses and tolerance. *Plant Cell Physiology*, 52, 1569-1582.
35. Rahnama, A. (2008). *Plant physiology*. (3rd ed.). Pooran Pazhoohesh. (In Farsi).
36. Reich, P. B., Walters, M. B. & Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceeding of National Academy of Science of the United States of America*, 94, 13730-13734.
37. Roitsch, T. & Gonzalez, M. C. (2004). Function and regulation of plant invertases: sweet sensation. *Trends Plant*, 9, 606-613.
38. Sgobba, A., Paradiso, A., Dipierro, S., De Gava, L. & Pinto, C. (2015). Changes in antioxidants are critical in determining cell responses to short- and long-term heat stress. *Physiologia Plantarum*, 153(1), 68-78.
39. Shahi, A., Fatahi, M. R., Zamani, Z. & Maali-Amiri, R. (2018). Study of physiological and biochemical responses of some hazelnut cultivars under drought stress and re-watering conditions. *Iranian Journal of Horticultural Science*, 51 (1), 229-244. (In Farsi).
40. Slattery, R. A., Vanlooche, A., Bernacchi, C. J., Zhu, X. G. & Ort, D. R. (2017). Photosynthesis, light use efficiency and yield of reduced-chlorophyll soybean mutants in field conditions. *Frontiers in Plant Science*, 8 (549), 1-19.
41. Song, Y., Chen, Q., Ci, Dong., Shao, X. & Zhang, D. (2014). Effects of high temperature on photosynthesis and related gene expression in poplar. *BMC Plant Biology*, 14(111), 1-20.
42. Stafne, E. T., Clark, J. R. & Rom, C. R. (2001). Leaf gas exchange response of 'Araphao' blackberry' and six red raspberry cultivars to moderate and high temperatures. *HortScience*, 36, 880-883.
43. Vollenweider, P. & Gunthard-Goerg, M. S. (2005). Diagnosis of abiotic and biotic stress factors using the visible symptoms in foliage. *Environmental Pollution*, 137, 455-465.
44. Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M. & Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61, 199-223.
45. Zeinanloo, A. A., Arji, I., Taslimpoor, M. R., Ramezani Malekverdi, M. & Azimi, M. (2015). The effects of cultivar and climate on fatty acids compounds of olive (*Olea europaea* L.) oil. *Iranian Journal of Horticultural Science*, 46(2), 233-242. (In Farsi).
46. Zeinanloo, A. A., Mostafavi, K. & Abdollahi, A. (2014). *Evaluation of vegetative and pomological characteristics of 145 olive genotypes at Iranian native olive collection*. (Final report R-1091594). Agricultural Research Education and Extension Organization. 239 pp. (In Farsi).
47. Zhao, X., Nishimura, Y., Fukumoto, Y. & Li, J. (2011). Effect of high temperature on active oxygen species, senescence and photosynthetic properties in cucumber leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 70, 212-216.