

Физиология и биохимия растений / Plant Physiology and Biochemistry

Научная статья

Original article

DOI: [10.12731/2658-6649-2026-18-1-1416](https://doi.org/10.12731/2658-6649-2026-18-1-1416)EDN: [GLQLNN](https://www.edn.ru/10.12731/2658-6649-2026-18-1-1416)

УДК 631.671.3:633.852.73



Оценка морфо-физиологических признаков листьев *Olea europaea* L. в связи с засухоустойчивостью

С.Ю. Цюпка, И.В. Булавин, А.В. Синченко, В.А. Цюпка

ФГБУН «Никитский ботанический сад-Национальный научный центр»,
Ялта, Российская Федерация

Аннотация

Обоснование. Маслина европейская (*Olea europaea* L.) является одной из основных плодовых культур в мире. Мировое выращивание оливок оценивается в 10,9 млн гектаров, большая часть из которых находится в зоне недостаточного водообеспечения. Разработка новых высокоурожайных сортов, устойчивых к засухе, является одной из наиболее эффективных стратегий повышения урожайности маслины. Однако селекция по данному признаку осложняется отсутствием быстрых, воспроизводимых методов скрининга устойчивости к гидротермическому стрессу из-за вовлечения в реакцию ряда физиологических и морфологических признаков.

Цель – определить морфологические и физиологические признаки, связанные с засухоустойчивостью маслины европейской и пригодные для массового анализа селекционного материала.

Материалы и методы. Исследования проводили в 2022-2024 гг. на 60-летних деревьях, с плотностью посадки 400 деревьев на га и южной экспозицией склона. В качестве объектов были выбраны 14 генотипов *O. europaea* различного генетического происхождения. Структурные и физиологические исследования, а также статистический анализ выполняли общепринятым способом.

Результаты. Выявлена зависимость между морфологическими характеристиками листа, показателями водного режима растений и относительным выходом электролита. Самые высокие коэффициенты корреляции отмечены между относительным выходом электролита и площадью устьичной щели ($r=0,89$), а также индексом площади трихом ($r=-0,85$). По шкале корреляции Чеддока такие коэффициенты говорят о высокой зависимости между данными параметрами.

Заключение. Отмечена значительная вариация морфологических признаков, ассоциированных с засухоустойчивостью, некоторые из которых могут быть использованы в качестве биомаркеров для дифференциации сортов и гибридов маслины. Полученные результаты исследований могут быть использованы при скрининге селекционных коллекций *O. europaea* на признак засухоустойчивости.

Ключевые слова: маслина; стресс; дегидратация; засуха; устьица; трихомы; площадь листа

Для цитирования. Цюпка, С. Ю., Булавин, И. В., Синченко, А. В., & Цюпка, В. А. (2026). Оценка морфо-физиологических признаков листьев *Olea europaea* L. в связи с засухоустойчивостью. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 18(1), 83–114. <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2026-18-1-1416>

Evaluation of morpho-physiological traits of *Olea europaea* L. associated with the drought-resistance

S.Y. Tsiupka, I.V. Bulavin, A.V. Sinchenko, V.A. Tsiupka

Nikitsky Botanical Garden-National Scientific Center, Yalta, Russian Federation

Abstract

Background. Olive (*Olea europaea* L.) is one of the main fruit crops in the world. According to IOC (International olive council) the world olive cultivation is estimated at 10.9 million hectares, most of which is located in the zone of insufficient water supply. The development of new high-yielding varieties tolerant to drought is one of the most effective strategies to increase olive yields. However, breeding for drought tolerance is complicated by the lack of rapid, reproducible screening methods due to the involvement of a number of physiological and morphological traits in the response.

Purpose. Determine the morphological and physiological characteristics associated with drought resistance of olives and suitable for mass analysis of breeding material.

Materials and methods. The experiments were performed in 2022-2024 on 60-year-old trees planted 5x5 m apart, with a planting density of 400 trees per ha and southern exposure of the slope. 14 olive genotypes different by origins were selected. Structural and physiological investigation, as well as statistical analysis, was conducted according to the generally accepted method.

Results. Leaf morphological traits were studied to reduce water loss in 14 European olive genotypes. Leaf measurements included the following leaf characteristics: density of stomata and trichomes, leaf length, width and area, leaf mass per unit area, leaf tissue density, etc., as well as physiological parameters: leaf water-holding capacity, cuticular transpiration rate and relative electrolyte yield observed during cell membrane damage. The highest correlation coefficients for the relative electrolyte yield were noted

with the stomatal slit area ($r=0.89$) and the trichome area index ($r=-0.85$). According to the Chaddock correlation scale, such coefficients indicate a high dependence between these parameters.

Keywords: olive; stress; dehydration; drought; stomata; trichomes; leaf area

For citation. Tsiupka, S. Y., Bulavin, I. V., Sinchenko, A. V., & Tsiupka, V. A. (2026). Evaluation of morpho-physiological traits of *Olea europaea* L. associated with the drought-resistance. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 18(1), 83–114. <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2026-18-1-1416>

Введение

Маслина европейская (*Olea europaea* L.) является одной из основных плодовых культур в мире. По данным IOC (International olive council) мировое выращивание оливок оценивается в 10,9 млн га, из которых около 9 млн га выращивается в Средиземноморском регионе [42]. Растущее понимание питательной ценности оливкового масла и консервной продукции привело к расширению выращивания оливковых деревьев [17; 29]. В Российской Федерации похожие почвенно-климатические условия культивирования ареала маслины имеет Крым, что делает *O. europaea* перспективной масличной культурой для юга нашего государства. В настоящее время она выращивается в субтропической зоне Крыма и Краснодарского края, однако благодаря высокой экологической пластичности вида есть потенциал для возделывания и в других южных регионах России [56; 62].

Известно, что это оливковое дерево устойчиво к засухе, однако сейчас оно находится под угрозой из-за изменения климата, затрагивающего многие географические зоны, особенно Средиземноморский регион [20; 35-37; 47]. Сезонный недостаток поливной воды характерен также и для сельскохозяйственных угодий Юга России. По данным Межправительственной группы экспертов по изменению климата (IPCC) сценарии изменения климата предсказывают повышение температуры и изменение характера осадков, что приведет к повышению потребности в испарении и снижению доступности почвенной влаги [47; 57]. Засуха – это сложная форма стресса, которая влияет на различные аспекты растений, включая их морфологические, физиологические, биохимические и молекулярные характеристики [17; 47; 55]. Как правило, это негативные изменения, которые приводят к снижению урожайности сельскохозяйственных культур, в том числе маслины [13; 67]. В связи с этим, крайне важно использовать все доступные инструменты для мониторинга, обнаружения и управления культивированием оливок в условиях засухи.

Снижение экономических потерь возможно при выращивании сортов *O. europaea*, способных адаптироваться к стрессовым условиям, и отбору новых генотипов, устойчивых к гидротермическому стрессу [17; 32; 33]. В то же время селекция маслины осложняется отсутствием быстрых, воспроизводимых методов скрининга из-за вовлечения в реакцию ряда физиологических и морфологических признаков [23; 47]. При анализе засухоустойчивости маслины ряд исследователей выделяют параметры водного режима [31; 48; 59], устьичную и мезофильную проводимость [48; 60], чувствительность фотосинтеза, дыхания и эффективность использования воды [6; 40; 41], особенности структурной организации листьев [10; 16; 28] и проводящей системы (побеги с узкими сосудами ксилемы высокой плотности описаны у Baselag и Dichio [11; 27]. Показано влияние засухи на окислительно-восстановительный статус и гормональную динамику растений *O. europaea* [12; 18; 41; 50].

В то же время, для отбора новых продуктивных и устойчивых генотипов актуален поиск надежных и доступных критериев для масштабного скрининга засухоустойчивых гибридов [15; 44]. В связи с этим, *целью исследования* было определение морфологических и физиологических признаков, связанных с засухоустойчивостью маслины европейской и пригодных для массового анализа селекционного материала.

Материалы и методы

Для исследований использовали растения *O. europaea*, произрастающие на коллекционных участках Никитского ботанического сада – Национального научного центра (НБС–ННЦ, Ялта) в одинаковых климатических и почвенных условиях. Места отбора проб и проведения экспериментов обозначены координатами GPS (44°51'24' N, 34°23'94' E, 200 м над уровнем моря).

Исследования проводили в 2022–2024 гг. на 60-летних деревьях, посаженных на расстоянии 5x5 м друг от друга, с плотностью посадки 400 деревьев на га и южной экспозицией склона. Агротехнический уход за растениями соответствует рекомендациям А.Н. Казас и др. [2]: разовая норма полива 500–600 м³/га (всего 7 вегетационных поливов с годовой нормой 3500–4200 м³/га), внесение удобрений: ежегодно 350 кг сульфат аммония, 75 кг/га калийной соли и 250 кг/га суперфосфата. Химические обработки проводили смесью препаратов по рекомендациям V. Korzin [45]: «Фуфанон» (Cheminova A/S, Дания), «Фитолавин» (Фармбиомедсервис, Россия) и «Фалькон» (Bayer, Германия).

На основании ранее проведенных исследований засухоустойчивости 62 гибридов маслины были выделены генотипы с контрастной засухоустойчивостью [5]. Двенадцать контрастных по засухоустойчивости генотипов были отобраны для дальнейшего детального исследования (из них 10 устойчивых: 35-2/14, 35-2/30, 35-4/31, 35-5/31, 35-6/11, 35-6/15, 35-8/25, 35-8/26, 35-16/13, 35-9/5 и два неустойчивых генотипа: 35-11/25, 35-4/15). Сорта Ascolano и Corregiolo были использованы в качестве контрольных. Corregiolo – мировой стандарт, один из наиболее распространенных сортов масличного назначения [42]; Ascolano (syn. Ascolana Tenera) – один из наиболее распространенных сортов столового (консервного) назначения, мировой стандарт в засухоустойчивости маслины европейской [30; 42; 46].

Период отбора проб соответствовал наиболее засушливым условиям вегетационного сезона на ЮБК (вторая декада августа). В это время преобладала жаркая, ветреная и сухая погода. Максимальная температура воздуха днем повышалась до 29,7°C в 2022 г., и до 34,0°C – 34,1 °C в 2023 и 2024 гг. соответственно. Среднесуточная температура составляла 26,4°C, количество осадков за декаду не превышало 12,4 мм. Запасы продуктивной влаги в метровом слое почвы 26 мм (13% НВ) [3; 4].

Гидротермический стресс моделировали в лабораторных условиях с помощью климатической тест камеры Memmert CTC256 при постоянной температуре воздуха 30°C и относительной влажности воздуха 30%, что соответствует максимальному напряжению гидрометеостресса в летнее время в условиях Крыма.

Водоудерживающую способность, потерю воды в листьях определяли весовым методом [24; 58]. Измеряли вес свежих листьев (FW), вес листьев после 24-часового насыщения (TW) [43], вес высушенных листьев при 105°C. Замеры водоотдачи проводили через 24, 48 и 72 часа. Исследование показателей водного режима выполняли в период максимального воздействия засухи в трех биологических повторностях ((3 растения×20 листьев)×три раза).

Для оценки степени повреждения клеточных мембран в листовых пластинках рассчитывали скорость утечки электролита (EL) с использованием уравнения [53; 65]:

$$EL = (EC1 \div EC2) \times 100 \quad (1)$$

Электропроводность измеряли с помощью кондуктометра Starter 300с (Ohaus, США).

Морфометрический анализ листьев включал: измерение их длины и ширины, определение отношения длины к ширине, площади, сырой и су-

хой массы, удельного веса, удельной листовой поверхности и плотности. Замеры выполняли в программном обеспечении ImageJ v. 1.53 [21].

Расчетные показатели определяли по формулам [38; 52; 64]:

$$LD = (DW \div FW) \times 1000 \quad (2)$$

$$LMA = DW \div LA \quad (3)$$

$$SLA = LA \div DW \quad (4)$$

$$TAI = (\pi \times R^2) \times TD \quad (5)$$

$$T_{sp.} = TD \div StD \quad (6)$$

$$SI = StL \div StW \quad (7)$$

$$SPS = (StL \times StW \times \pi) \div 4 \quad (8)$$

$$SSC = (StW \div StL) \times 100 \quad (9)$$

$$PCA = (StL^2 \div StD) \times 100 \quad (10)$$

$$RSS = (SPS \times StD \times 100) \times 1000000 \quad (11)$$

где LD – плотность листа г кг⁻¹, LMA – удельный вес листа, г/м²; SLA – удельная листовая поверхность, м²/кг⁻¹, TAI – индекс площади трихом, ТрS – отношение количества трихом к количеству устьиц, SI – устьичный индекс, SPS – площадь устьичной щели, SSC – коэффициент формы устьиц, PCI – индекс потенциальной проводимости, RSS – относительная поверхность устьиц, DW – сухой вес листа, FW – сырой вес листа, LA – площадь листа, R – радиус трихом, TD – плотность трихом, StD – плотность устьиц, StL – длина устьичной щели, мкм., StW – ширина устьичной щели, мкм.

Для электронной сканирующей микроскопии вырезали фрагменты листа и наклеивали их на медную пластинку с помощью термопасты Ал-Сил-3. Пластинку с препаратами закрепляли на столике замораживающей приставки «Deben Coolstage» (Великобритания). Материал исследовали с помощью СЭМ-микроскопа LEO 1430 VP (Carl Zeiss, Германия) при –30°C в условиях высокого вакуума с использованием детектора обратно отраженных электронов 4QBSD – в ускоряющем напряжении от 17 до 20 кВ и рабочем расстоянии 14-30 мм [1].

Распределение, плотность устьиц и трихом исследовали на слепках адаксиальной и абаксиальной стороны листовых пластинок [8; 66]. Анализ микропрепаратов выполняли с помощью микроскопа AxioScope A 1 (Carl Zeiss, Германия) (20 образцов × 5 полей зрения) при увеличении 200× с площадью обзора 0,24 мм². Количество устьиц и трихом рассчитывали на один мм².

Статистический анализ проводили с использованием программного обеспечения Statistica 6.0 и Past v. 4.03. Графическую обработку проводили с помощью Python-библиотек Matplotlib and Scikit-learn.

Результаты и обсуждение

Показатели водного режима

Анализ показателей водного режима 14 образцов маслины выявил значительные различия в выборке. Оводненность листьев в состоянии полного насыщения составляла 67-69% без существенных различий между генотипами. Потеря воды листьями за 24 часа дегидратации варьировала от 6,6% (гибридная форма 35-16/13) до 38,4% (гибридная форма 35-4/15). По данным S. Rhizopoulou [54], а также M. Guerfel [40] листья оливы переносят чрезвычайно низкий водный потенциал (-10 МПа) и теряют до 40% воды из тканей с ненарушенной способностью к регидратации. Уже через 48 часов обезвоживания у неустойчивых генотипов были отмечены летальные значения потери воды тканями листа. Хлорозы и некрозы визуализировались на адаксиальной стороне листовой пластинки. При более значительном повреждении наблюдалось полное потемнение листовой поверхности, связанное, по всей видимости, с окислением фенольных соединений, которые попадают в межклеточное пространство при повреждении клеточной мембраны. Гибель тканей листа отчетливо просматривалась при скручивании листьев и их быстром усыхании. Варьирование показателей потери воды через 48 часов обезвоживания позволяет дифференцировать генотипы по степени засухоустойчивости. Максимальную устойчивость к обезвоживанию показал генотип 35-16/13 (рабочее название гибридной формы Эллада), у которого через 72 часа искусственной дегидратации потеря воды составляла 20,8%, в то время как у устойчивого к засухе контрольного сорта Ascolano данный показатель составил 37,9%. Показатели водоудерживающей способности листьев у всех генотипов снижались с увеличением воздействия стресс-фактора, однако у устойчивых генотипов снижение величины данного показателя не было таким выраженным как у неустойчивых (рис. 1). Гибридные формы 35-2/14, 35-2/30, 35-4/31, 35-5/31, 35-6/11, 35-6/15, 35-8/25, 35-8/26, 35-16/13, 35-9/5 по водоудерживающей способности превосходили контрольные сорта через 72 часа обезвоживания (от 15,1 до 25,15%).

Оценка повреждаемости мембран методом утечки электролита

Для оценки степени повреждения клеточных мембран, рассчитывали утечку электролита. Отмечено, что при 24 и 48 часах дегидратации у сортов и гибридных форм маслины значительных изменений в утечке электролита не выявлено, а значения были близки к контрольным условиям, что говорит об отсутствии необратимых летальных изменений в клетке (рис. 1). Исключение составляли гибридные формы 35-4/15 и 35-11/25, у

которых уже через 24 часа обезвоживания выход электролита составлял 59 и 75% соответственно, а при дальнейшей дегидратации достигал 100%.

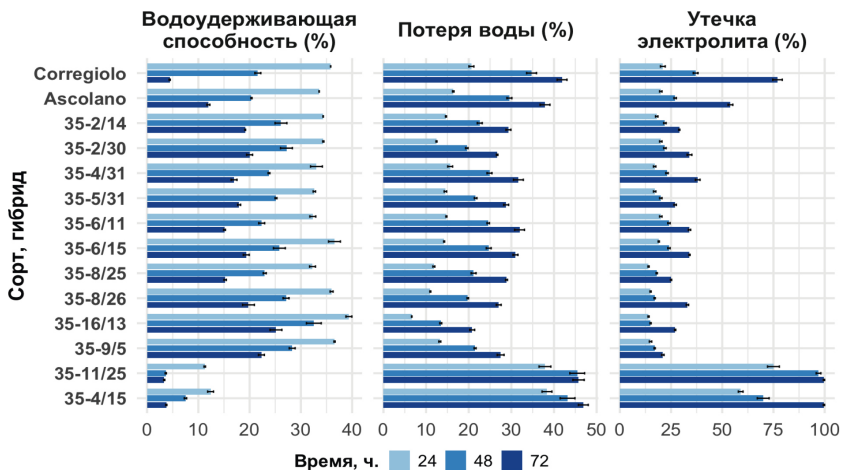


Рис. 1. Показатели водного режима и оценка повреждения тканей листа *O. europaea* методом утечки электролита

Fig. 1. Water status indicators and assessment of leaf tissue damage in *O. europaea* using the electrolyte leakage method

Относительный выход электролита, наблюдаемый при повреждении клеточной мембраны при 72 часах дегидратации тканей, варьировал от 21% (гибридная форма 35-9/5) до 100% (гибридные формы 35-4/15, 35-11/25). Значительные повреждения клеточной мембраны отмечены и у контрольных сортов, выход электролита при этом составил 54% (Ascolano) и 77% (Corregiolo).

Морфометрические характеристики листа

Листовые пластинки сортов и гибридов *O. europaea* по форме были от эллиптических до узколанцетных, цельнокрайние, опушенные, гипостоматические. Пельтатные волоски формировались с двух сторон, при этом их наибольшее количество отмечено в нижней части листа (рис. 2). Устьица аномоцитного типа. Количественные исследования трихом на адаксиальной и абаксиальной поверхности, а также устьиц выявили вариации по данным признакам (табл. 1).

Максимальное количество трихом на адаксиальной стороне листа выявлено у гибридной формы 35-2/14 (57,6 шт/мм²), на абаксиальной – у гибридной формы 35-8/25 (103,4 шт/мм²). Самая высокая плотность устьиц отмечена у гибрида 35-2/14 (460,2 шт/мм²). Среди изученных генотипов

выявлены значительные различия по длине устьичной щели: минимальные значения отмечены у устойчивых гибридных форм 35-9/5 и 35-16/13 (18,3 и 18,5 мкм соответственно), а максимальные - у неустойчивых гибридов 35-11/25 и 35-4/15 (21,7 и 21,5 мкм соответственно).

Таблица 1.

**Количественные исследования трихом и устьиц на поверхностях
листовых пластинок *O. europaea***

Table 1. Quantitative studies of trichomes and stomata on the surfaces of *O. europaea* leaf blades

Сорт, форма	Трихомы, адаксиальная сторона, шт/мм ²	Трихомы, абаксиальная сторона, шт/мм ²	Количество устьиц, шт/мм ²	Размер устьичной щели, мкм
Corregiolo	41,20±2,56 ^{gkl}	65,60±3,22 ^k	339,40±22,71	21,2±1,3 ^{hkl}
Ascolano	34,80±1,16 ^{fil}	69,20±3,87	388,80±17,75	20,6±0,9
35-2/14	57,60 ±4,92	80,2±2,18 ⁱ	460,20±9,45	20,1±1,1
35-2/30	30,56±3,09	88,00±4,05 ^a	369,10±10,21 ^{gl}	20,2±1,8
35-4/31	25,80±3,88	68,00±6,12	355,6±13,76 ^{gl}	20,1±1,9
35-5/31	27,2±3,06 ^{ab}	70,2±1,98 ^{gimk}	373,80±4,13 ^{gl}	18,6±1,9 ^{amnn}
35-6/11	31,6±2,54 ^b	82,00±1,70 ^{fi}	427,20±10,8 ^{ef}	20,2±1,1
35-6/15	29,9±2,76	74,66±2,33	389,70±9,31	19,9±1,0
35-8/25	29,40±1,60	103,40±2,52 ^{efgi}	350,40±23,59 ⁱ	18,9±1,4 ^{amnn}
35-8/26	30,00±2,12	75,20±4,85 ⁱ	405,80±16,79	19,4±1,3
35-16/13	31,20±3,65	84,40±4,00 ^{bf}	381,80±22,97	18,5±0,9 ^{amnn}
35-9/5	23,80±1,16 ^{abm}	85,80±5,25	445,60±16,76 ^{efi}	18,3±1,0 ^{amnn}
35-11/25	37,00±2,78 ^l	78,00±0,84 ^f	383,80±6,81	21,7±1,6 ^{hkl}
35-4/15	36,00±2,30	80,20±3,07	388,60±17,21	21,5±1,4 ^{hkl}

Примечание: ^{a,b}, – существенные статистические отличия между одинаковыми показателями в столбце, $p \leq 0.05$

Отмечены значительные различия между гибридами по ряду морфометрических параметров. Площадь листа изученных генотипов варьировала от 3,72 (у генотипа 35-16/13) до 6,54 см² (у генотипа 35-11/25) (табл. 2). Максимальные значения удельного веса листа (LMA) – одного из показателей склерофилии листьев отмечены у генотипа 35-16/13 (255,4 г/м²).

Показатели LMA в наших исследованиях были близки к данным полученным Е.А. Bacelar [10] в засушливых условиях на сортах испанской и португальской селекции. Как отмечает Centritto [19], листья засухоустойчивых сортов, имеют более высокую LMA, что является следствием увеличения плотности или толщины листовой ткани. По комплексу морфометрических показателей листа, ассоциированных с признаком засухоустойчивости выделена гибридная форма 35-16/13.

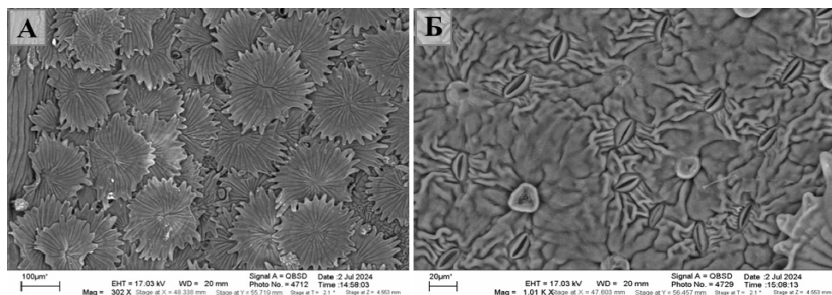


Рис. 2. Снимок поверхности листовой пластинки гибрида 35-2/30 *O. europaea* (сканирующая электронная микроскопия)

Fig. 2. Image of the surface of a leaf blade of the hybrid 35-2/30 *O. europaea* (scanning electron microscopy)

Примечание: А – пельтатные волоски абаксиальной поверхности, Б – устьица на абаксиальной поверхности.

Таблица 2.

Оценка морфологических показателей листьев *O. europaea*

Table 2. Assessment of morphological characteristics of *O. europaea* leaves

Сорт, форма	L	W	L/W	LA	FW	DW	LMA	SLA	LD
Correggiolo	63,39	13,79*	4,60*	5,91	0,206	0,119	201,21	4,97*	577,67
Ascolano	61,12	11,71	5,22	5,16	0,196	0,116	224,81	4,45	591,84
35-2/14	64,18	12,16	5,28	5,66	0,201	0,114	201,41	4,96*	567,16
35-2/30	49,06*	10,01	4,90	3,81*	0,168*	0,097*	254,59*	3,93*	577,38
35-4/31	55,98	11,07	5,06	4,84	0,188	0,103	212,81	4,70	547,87*
35-5/31	69,11*	12,26	5,64	6,48	0,223*	0,127	195,99*	5,10*	569,51
35-6/11	60,78	11,62	5,23	5,05	0,199	0,113	223,76	4,47	567,84
35-6/15	54,09	11,43	4,73*	4,88	0,187	0,106	217,21	4,60	566,84
35-8/25	62,71	11,37	5,52	5,17	0,198	0,111	214,70	4,66	560,61
35-8/26	52,17*	10,76	4,85	4,67	0,173*	0,102	218,41	4,58	589,60
35-16/13	48,44*	9,87*	4,91	3,72*	0,166*	0,095*	255,38*	3,92*	572,28
35-9/5	51,54*	10,94	4,71*	4,64	0,176*	0,101	217,67	4,59	573,86
35-11/25	68,36*	12,55	5,45	6,54*	0,219*	0,120	183,49*	5,45*	547,95*
35-4/15	62,69	11,35	5,52	5,16	0,197	0,112	217,05	4,61	568,53
HCP _{0.05}	7,11	1,80	0,46	1,33	0,018	0,016	27,78	0,50	43,86

Примечание: L – длина листа, мм; W – ширина листа, мм; LA – площадь листа, см²; FW – сырой вес листа, г; DW – сухой вес листа, г; LMA – удельный вес листа, г/м²; SLA – удельная листовая поверхность, м²/кг⁻¹; LD – плотность листа г кг⁻¹, * – существенная разница с контролем (Ascolano)(при p≤0.05, n=300)

Корреляционный анализ

Отмечены тесные корреляционные связи между показателями водного режима растений (водоудерживающая способность и потеря воды листьями) и относительным выходом электролита (рис. 3). Высокие показатели корреляции позволяют использовать эти параметры в качестве биомаркеров для селекционного отбора маслины на признак засухоустойчивости.

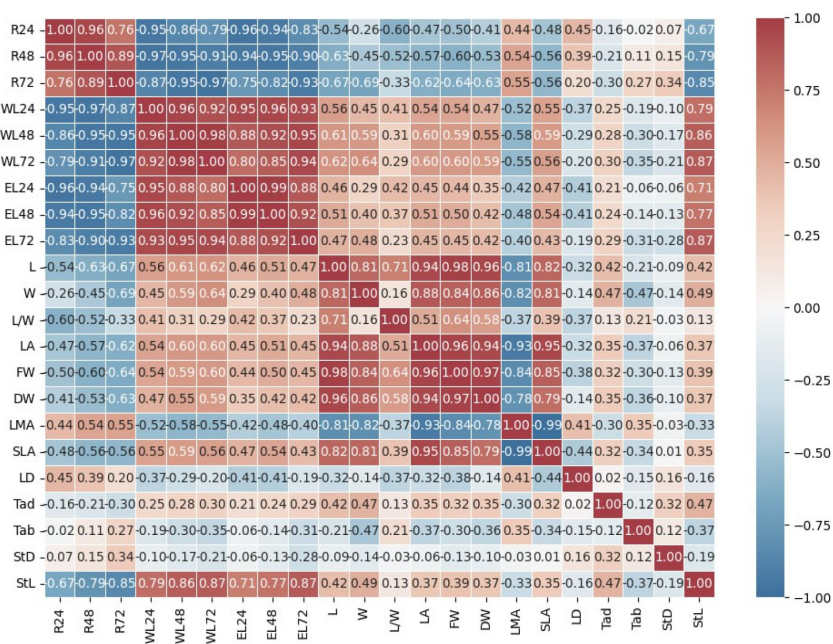


Рис. 3. Тепловая карта корреляции между морфофизиологическими параметрами, ассоциированными с признаком засухоустойчивости
Fig. 3. Heat map showing the correlation between morphophysiological parameters associated with drought tolerance

Примечание: R24, R48 и R72 – водоудерживающая способность листьев *O. europaea* через 24, 48 и 72 часа обезвоживания; WL24, WL48 и WL72 – потеря воды листьями через 24, 48 и 72 часа дегидратации; EL24, EL48 и EL72 – относительный выход электролита через 24, 48 и 72 часа обезвоживания, %, L – длина листа, W – ширина листа, LA – площадь листа, FW – сырой вес листа, DW – сухой вес листа, LMA – удельный вес листа, г/м²; SLA – удельная листовая поверхность, м²/кг⁻¹, LD – плотность листа г кг⁻¹, Tad – количество трихом, адаксиальная сторона, шт./мм², Tab – количество трихом, абаксиальная сторона, шт./мм², StD – количество устьиц, шт./мм², StL – длина устьичной щели, мкм.

Также выявлена зависимость между морфологическими характеристиками листа, показателями водного режима растений и относительным выходом электролита. Самые высокие коэффициенты корреляции отмечены между размером устьичной щели и водоудерживающей способностью ($r=-0,85$), потерей воды листьями ($r=0,87$) и относительным выходом электролита ($r=0,87$). По шкале корреляции Чеддока такие коэффициенты говорят о высокой зависимости между данными параметрами. Таким образом, быстрый скрининг наиболее засухоустойчивых генотипов *O. europaea* возможен по параметрам: обезвоживание тканей листа при 72 часа дегидратации, длина устьичной щели.

Такие параметры как длина и ширина листовой пластинки, площадь листа, свежий и сухой вес листа, удельная листовая поверхность и удельный вес листа также имеют заметную ($r=0,5-0,7$) или умеренную ($r=0,3-0,5$) корреляцию с показателями водного статуса растения и утечкой электролита, однако не могут использоваться в качестве морфологических биомаркеров засухоустойчивости растения.

Анализ главных компонент

Для оценки взаимосвязей между различными изученными критериями водного режима растений маслины помимо корреляционного анализа был использован анализ основных компонент (PCA). Взаимосвязь между различными критериями водного режима растений маслины: водоудерживающей способности (R24, R48, R72), водопотерей (WL24, WL48, WL72) при искусственной дегидратации, относительным выходом электролита при повреждении клеточной мембраны графически и основными ксероморфными признаками листа представлена на рисунке (рис. 4).

Как известно косинус угла между векторами двух индексов аппроксимирует коэффициент корреляции между ними. Косинус углов не всегда точно переводится в коэффициенты корреляции, так как диаграмма не объясняет всех изменений в наборе данных. Тем не менее, углы достаточно информативны, чтобы составить целостную картину о взаимосвязях между водопотерей и другими показателями водного режима растения [63]. Как видно из рисунка наиболее информативным индикатором, имеющим отрицательную корреляцию с водопотерей (WL) и относительным выходом электролита (EL) при повреждении клеточной мембраны является водоудерживающая способность (R). Среди морфологических характеристик листа наибольшую связь с показателями водного режима и утечкой электролита показывает размер устьичной щели. Остальные показатели в наших исследованиях не выявили тесной связи с засухоустойчивостью.

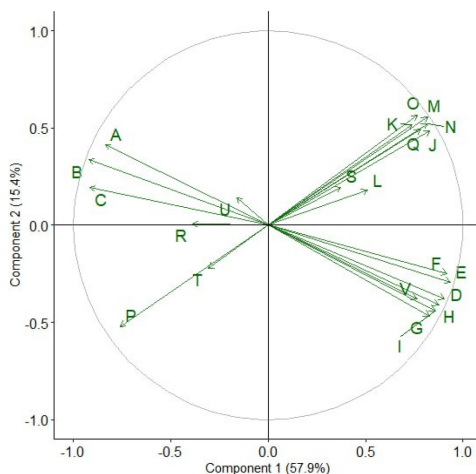


Рис. 4. Анализ главных компонент (PCA)

Fig. 4. Principal Component Analysis (PCA)

Примечание: А,В,С – водоудерживающая способность листьев *O. europaea* через 24, 48 и 72 часа обезвоживания; D,E,F – потеря воды листьями через 24, 48 и 72 часа дегидратации; G,H,I – относительный выход электролита через 24, 48 и 72 часа обезвоживания; J – длина листа; K – сырой вес листа; L – отношение длины листа к ширине листа; M – площадь листа; N – ширина листа; O – сухой вес листа; P – удельный вес листа; Q – удельная листовая поверхность; R – плотность листа; S – количество трихом на адаксиальной стороне листа; T – количество трихом на абаксиальной стороне листа; U – количество устьиц, шт./мм²; V – длина устьичной щели.

Таблица 3.

Корреляционная матрица физиологических и морфометрических признаков

Table 3. Correlation matrix of physiological and morphometric traits

Индексы	R24	R48	R72	WL24	WL48	WL72	EL24	EL48	EL72
TAI	0.82	0.83	0.86	-0.79	-0.80	-0.84	-0.66	-0.81	-0.85
TrS	0.60	0.58	0.61	-0.73	-0.77	-0.76	-0.54	-0.68	-0.68
SI	0.54	0.49	0.49	-0.34	-0.48	-0.44	-0.37	-0.40	-0.41
SPS	-0.87	-0.83	-0.82	0.85	0.80	0.80	0.89	0.88	0.89
SSC	-0.55	-0.50	-0.52	0.43	0.39	0.40	0.52	0.50	0.59
PCI	-0.69	-0.67	-0.67	0.62	0.68	0.65	0.59	0.61	0.66
RSS	-0.89	-0.86	-0.88	0.79	0.84	0.80	0.89	0.87	0.87

Примечание: TAI – индекс площади трихом, TrS – отношение количества трихом к количеству устьиц, SI – устьичный индекс, SPS – площадь устьичной щели, SSC – коэффициент формы устьиц, PCI – индекс потенциальной проводимости, RSS – относительная поверхность устьиц

Большинство зарубежных авторов указывают на большое влияние устьиц и трихом в формировании засухоустойчивости растений *O. europaea*, в связи с этим при анализе литературы были определены основные индексы, которые теоретически могут быть использованы в качестве биомаркеров [14; 52; 64]. Практический анализ возможности использования данных коэффициентов в качестве биомаркеров засухоустойчивости проведен нами на выборке из 14 генотипов (табл. 3). Как видно из табл. 3 самую высокую корреляцию с физиологическими показателями засухоустойчивости показывают: индекс площади трихом, площадь устьичной щели и относительная поверхность устьиц. Данные показатели могут быть использованы для оценки селекционного материала маслины на признак засухоустойчивости.

Обсуждение результатов

В работе R. Razouk с соавторами отмечается высокое значение фенотипирования листьев в скрининге засухоустойчивости *O. europaea* с акцентом на структурные и функциональные признаки листьев [52]. Хорошо известно, что засухоустойчивость растений, включая маслину европейскую, определяется различными генетическими факторами, которые кодируют морфологические, фенологические, физиологические, биохимические и молекулярные признаки [26].

В нашей работе исследованы связи между морфологическими признаками листьев и реакцией оливок на водный стресс у сортов и гибридов селекции и интродукции Никитского ботанического сада. Полученные результаты коррелируют с данными R. Razouk с соавторами [52], – нами выявлена значительная фенотипическая изменчивость по длине, ширине и площади листа, плотности устьиц и трихом. Исследования Pita и Pardos показали, что генотипы из засушливых областей, как правило, имеют более мелкие листья, чем генотипы из областей с достаточным увлажнением. Поскольку небольшие листья испаряют меньше воды, чем крупные за счет меньшей площади испарения. Этот признак является одним из основных критериев ксероморфности растений – приспособительной реакции растений к засушливым условиям произрастания [51]. В наших исследованиях площадь листа изученных генотипов варьировала от 3,72 (у генотипа 35-16/13) до 6,54 см² (у генотипа 35-11/25). Максимальные значения удельного веса листа (LMA) – одного из показателей склерофилии листьев отмечены у генотипа 35-16/13 (255,4 г/м²). Показатели LMA в наших исследованиях были близки к данным полученным E.A. Bascalar в

засушливых условиях на сортах испанской и португальской селекции [10]. Как отмечает Centritto листья засухоустойчивых сортов, как правило, имеют более высокую LMA, что является следствием увеличения плотности или толщины листовой ткани [19].

Широкий диапазон морфологических вариаций в наших исследованиях показал большое разнообразие структурных и функциональных признаков листьев, которые связаны с эффективностью использования воды. Как отмечает Gholami с соавторами такое разнообразие может отражать существование широкого диапазона уровней пластичности внутри вида *O. europaea* по устойчивости к абиотическому стрессу, включая засуху [39].

Влияние засухи на несколько основных морфологических и анатомических особенностей листьев было исследовано рядом авторов [17; 28; 47; 55] в попытке объяснить происхождение разницы в устойчивости к засухе между устойчивыми и неустойчивыми сортами маслины. Ими отмечено снижение размера листьев, увеличение плотности трихом в засушливых условиях. Эти дифференциальные изменения в морфологии листьев могут объяснить, по крайней мере частично, разницу в засухоустойчивости между сортами. В частности, плотность устьиц и трихом могут считаться ключевыми структурными особенностями листьев, которые определяют способность дерева выдерживать водный стресс. Поэтому их можно использовать в качестве критериев для выбора сортов оливок, которые более устойчивы к засухе [28; 34; 52; 61; 64]. Подобные результаты получены Trabelsi с соавторами, которыми также отмечено снижение площади листьев, изменение в плотности устьиц и трихом в условиях засухи [61].

A. Petridis и E.A. Bacelar с соавторами акцентируют, что оливковые деревья, произрастающие в средиземноморских экосистемах, развили характеристики защиты от потери воды посредством жесткого контроля устьичной транспирации, высокой плотности листовой ткани, толстых слоев кутикулы и трихом и, в связи с этим, достаточно устойчивы к засухе [11; 50], что также согласуется с нашими данными.

При анализе морфометрических биомаркеров засухоустойчивости R. Razouk с соавторами предложено проводить корреляционный анализ и анализ главных компонент используя утечку электролита и величину потери воды как стандарты для сравнения [52]. В наших исследованиях отмечены значительные повреждения клеточной мембраны у отдельных гибридов и контрольных сортов (выход электролита при этом составил 54% (Ascolano) и 77% (Correggiolo)). Похожие результаты получены S. Partì с соавторами [49]. В их исследованиях относительный выход электролита

у сортов Giarraffa, Leccino, Maurino в различных вариантах опыта варьировал от 15 до 85%. Моделированием различных стрессовых условий, связанных с засухой и анализом данных, полученных при повреждении клеточной мембраны при дегидратации, занимались также S. Ahmadipour с соавторами в Иране [9], B. Abdallah с соавторами в Тунисе [7], N. Denaxa с соавторами в Греции [22], M. Dias с соавторами в Португалии [25] и др. Исследователи отмечали, что увеличение стресса значительно влияло на повышение выхода ионов из клеточной мембраны, наблюдаемого при повреждении клетки в период засухи. Также были выявлены значительные межсортовые различия по степени засухоустойчивости.

Заключение

1. Отмечена значительная вариация морфологических и физиологических признаков, ассоциированных с признаком засухоустойчивости, которые могут быть использованы в качестве биомаркеров для дифференциации сортов и гибридов маслины по степени устойчивости к засухе.

2. Среди физиологических показателей наиболее информативными критериями можно считать водоудерживающую способность листьев, а среди морфологических – размер устьичной щели, индекс площади трихом, площадь устьичной щели и относительная поверхность устьиц. Перечисленные признаки имеют высокую корреляционную связь с относительным выходом электролита, наблюдаемом при повреждении клеточной мембраны и указывающем на невозвратные летальные изменения в клетке.

Информация о конфликте интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Информация о спонсорстве. Исследование выполнено за счет средств гранта Российского научного фонда № 24-26-00066, <https://rscf.ru/project/24-26-00066/> на базе Уникальной научной установки «ФИТО-БИОГЕН» и ЦКП «Физиолого-биохимические методы исследования растительных объектов».

Благодарности. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Список литературы

1. Бабоша, А. В., Рябенко, А. С., & Кумахова, Т. Х. (2023). Микроморфология поверхности эпидермы листьев некоторых видов Ruginae (Rosaceae). *Бота-*

- нический журнал, 108(1), 23–36. <https://doi.org/10.31857/S0006813623010027>. EDN: <https://elibrary.ru/LNHXBL>
2. Казас, А. Н., Литвинова, Т. В., Мязина, Л. Ф., Синько, Л. Т., Хохлов, С. Ю., Чернобай, И. Г., Шишкина, Е. Л., Шолохова, В. А., & Ядров, А. А. (2012). *Субтропические плодовые и орехоплодные культуры: научно-справочное издание*. Симферополь: ИТ «Ариал». 304 с. ISBN: 978-617-648-078-5. EDN: <https://elibrary.ru/YPXVSN>
 3. Корсакова, С. П., & Корсаков, П. Б. (2024). Климатическая характеристика сезонов 2023 года на Южном берегу Крыма. *Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян», 15*, 7–23. EDN: <https://elibrary.ru/FLOADH>
 4. Корсакова, С. П., & Корсаков, П. Б. (2024). Особенности микроклимата в Приморской полосе Южного берега Крыма. *Биология растений и садоводство: теория, инновации, 4 (173)*, 62–77. EDN: <https://elibrary.ru/JNDSEY>
 5. Цюпка, С. Ю., Плугатарь, Ю. В., Цюпка, В. А., & Булавин, И. В. (2025). Оценка засухоустойчивости сортов и гибридов маслины европейской. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture, 17(2)*. <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2025-17-2-1148>. EDN: <https://elibrary.ru/HAMDEP>
 6. Abdallah, B. M., Methenni, K., Nouairi, I., Zarrouk, M., & Youssef, N. B. (2017). Drought priming improves subsequent more severe drought in a drought-sensitive cultivar of olive cv. Chétoui. *Scientia Horticulturae, 221*, 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.04.021>
 7. Abdallah, B. M., Trupiano, D., Polzella, A., de Zio, E., Sassi, M., Scaloni, A., Zarrouk, M., Youssef, N. B., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.10.009>
 8. Adiba, A., Haddioui, A., Boutagayout, A., Zayani, I., Hssaini, L., Hamdani, A., & Razouk, R. (2024). Growth and physiological responses of various pomegranate (*Punica granatum* L.) cultivars to induced drought stress. *Vegetos, 37(3)*, 887–899. <https://doi.org/10.1007/s42535-023-00625-1>. EDN: <https://elibrary.ru/QGJJJV>
 9. Ahmadipour, S., Arji, I., Ebadi, A., & Abdossi, V. (2018). Physiological and biochemical responses of some olive cultivars (*Olea europaea* L.) to water stress. *Cellular and Molecular Biology (Noisy-le-Grand, France), 64*, 20–29. <https://doi.org/10.14715/cmb/2017.64.15.4>
 10. Bacelar, E. A., Correia, C. M., Moutinho-Pereira, J. M., Goncalves, B. C., Lopes, J. I., & Torres-Pereira, J. M. (2004). Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology, 24*, 233–239. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.2.233>. EDN: <https://elibrary.ru/XOBURJ>

11. Bacelar, E. A., Moutinho-Pereira, J. M., Gonçalves, B. C., Ferreira, H. F., & Correia, C. M. (2007). Changes in growth, gas exchange, xylem hydraulic properties and water use efficiency of three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 60, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.10.003>
12. Bacelar, E. A., Santos, D. L., Moutinho-Pereira, J. M., Gonçalves, B. C., Ferreira, H. F., & Correia, C. M. (2006). Immediate responses and adaptive 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. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.10.014>
13. Bartolini, S., Leccese, A., & Andreini, L. (2014). Influence of canopy fruit location on morphological, histochemical and biochemical changes in two oil olive cultivars. *Plant Biosystems*, 148, 1221–1230. <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.980360>
14. Batool, T., Zafar, M., Elshikh, M. S., Mustafa, A. E. Z. M., Ahmad, M., Makhkamov, T., & Musthafa, M. M. (2025). Foliar epidermal micromorphology: a contribution to the taxonomy of family Oleaceae. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 72(2), 1853–1880. <https://doi.org/10.1007/s10722-024-02060-w>. EDN: <https://elibrary.ru/JFKOFO>
15. Bennani, S., Nsarellah, N., Birouk, A., Ouabbou, H., & Tadesse, W. (2016). Effective selection criteria for screening drought tolerant and high yielding bread wheat genotypes. *Universal Journal of Agricultural Research*, 4, 134–142. <https://doi.org/10.13189/ujar.2016.040404>
16. Boughalleb, F., & Hajlaoui, H. (2011). Physiological and anatomical changes induced by drought in two olive cultivars (cv. Zalmati and Chemlali). *Acta Physiologiae Plantarum*, 33, 53–65. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0516-8>. EDN: <https://elibrary.ru/YBPQIF>
17. Brito, C., Dinis, L. T., Moutinho-Pereira, J., & Correia, C. M. (2019). Drought stress effects and olive tree acclimation under a changing climate. *Plants*, 8(7), 232. <https://doi.org/10.3390/plants8070232>. EDN: <https://elibrary.ru/MCAEOT>
18. Brito, C., Dinis, L.-T., Meijón, M., Ferreira, H., Pinto, G., Moutinho-Pereira, J., & Correia, C. (2018). Salicylic acid modulates olive tree physiological and growth responses to drought and rewatering events in a dose dependent manner. *Journal of Plant Physiology*, 230, 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.08.004>. EDN: <https://elibrary.ru/YKHJVZ>
19. Centritto, M. (2002). The effects of elevated [CO₂] and water availability on growth and physiology of peach (*Prunus persica*) plants. *Plant Biosystems — An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 136, 177–188. <https://doi.org/10.1080/11263500212331351079>

20. Cortignani, R., Dell'Unto, D., & Dono, G. (2021). Paths of adaptation to climate change in major Italian agricultural areas: Effectiveness and limits in supporting the profitability of farms. *Agricultural Water Management*, 244, 106433. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106433>. EDN: <https://elibrary.ru/TUIQFJ>
21. Cosmulescu, S., Scricciu, F., & Manda, M. (2020). Determination of leaf characteristics in different medlar genotypes using the ImageJ program. *Horticultural Science*, 47(2), 117. <https://doi.org/10.17221/97/2019-HORTSCI>. EDN: <https://elibrary.ru/SVETFY>
22. Denaxa, N. K., Damvakaris, T., & Roussos, P. A. (2020). Antioxidant defense system in young olive plants against drought stress and mitigation of adverse effects through external application of alleviating products. *Scientia Horticulturae*, 259, 108812. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108812>. EDN: <https://elibrary.ru/KXMZVC>
23. Dencic, S., Kastori, R., Kobiljski, B., & Duggan, B. (2000). Evaluation of grain yield and its components in wheat cultivars and landraces under near optimal and drought conditions. *Euphytica*, 113, 43–52. <https://doi.org/10.1023/A:1003997700865>. EDN: <https://elibrary.ru/AGMLIH>
24. Deslauriers, A., Caron, L., & Rossi, S. (2015). Carbon allocation during defoliation: testing a defense-growth trade-off in balsam fir. *Frontiers in Plant Science*, 6, 338. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00338>
25. Dias, M. C., Correia, S., Serôdio, J., Silva, A. M. S., Freitas, H., & Santos, C. (2018). Chlorophyll fluorescence and oxidative stress endpoints to discriminate olive cultivars tolerance to drought and heat episodes. *Scientia Horticulturae*, 231, 31–35. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.007>. EDN: <https://elibrary.ru/YEXJID>
26. Diaz-Rueda, P., Franco-Navarro, J. D., Messoria, R., Espartero, J., Rivero-Núñez, C. M., Aleza, P., Capote, N., Cantos, M., García-Fernández, J. L., & De Cires, A. (2020). SILVOLIVE, a germplasm collection of wild subspecies with high genetic variability as a source of rootstocks and resistance genes for olive breeding. *Frontiers in Plant Science*, 11, 629. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00629>. EDN: <https://elibrary.ru/ZFOORU>
27. Dichio, B., Montanaro, G., Sofo, A., & Xiloyannis, C. (2013). Stem and whole-plant hydraulics in olive (*Olea europaea*) and kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). *Trees*, 27, 183–191. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0787-3>. EDN: <https://elibrary.ru/NBHTIQ>
28. Ennajeh, M., Vadel, A. M., Cochard, H., & Khemira, H. (2010). Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 85(4), 289–294. <https://doi.org/10.1080/14620316.2010.11512670>. EDN: <https://elibrary.ru/NZJFTD>

-
29. FAO. (2025). *FAOSTAT*. Retrieved March 1, 2025, from <https://www.fao.org/faostat/en/#home>
 30. Faraloni, C., Cutino, I., Petrucci, R., Leva, A. R., Lazzeri, S., & Torzillo, G. (2011). Chlorophyll fluorescence technique as a rapid tool for in vitro screening of olive cultivars (*Olea europaea* L.) tolerant to drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 73, 49–56. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.011>. EDN: <https://elibrary.ru/PMZBFB>
 31. Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A., & Siddique, K. H. M. (2012). Drought stress in plants: an overview. In R. Aroca (Ed.), *Plant responses to drought stress — from morphological to molecular features* (pp. 1–33). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_1
 32. Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29, 185–212. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_12. EDN: <https://elibrary.ru/MMKSSJ>
 33. Fernandez, J. E. (2014). Understanding olive adaptation to abiotic stresses as a tool to increase crop performance. *Environmental and Experimental Botany*, 103, 158–179. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.12.003>
 34. Fernández, V., Almonte, L., Bahamonde, H. A., Galindo-Bernabeu, A., Sáenz-Arce, G., & Colchero, J. (2024). Chemical and structural heterogeneity of olive leaves and their trichomes. *Communications Biology*, 7(1), 352. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-06053-4>. EDN: <https://elibrary.ru/TUDOHR>
 35. Fouial, A., Khadra, R., Daccache, A., & Lamaddalena, N. (2016). Modelling the impact of climate change on pressurised irrigation distribution systems: Use of a new tool for adaptation strategy implementation. *Biosystems Engineering*, 150, 182–190. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2016.08.010>
 36. Fraga, H., Marco, M., Leolini, L., & Santos, J. A. (2020a). Mediterranean olive orchards under climate change: A review of future impacts and adaptation strategies. *Agronomy*, 11(1), 56. <https://doi.org/10.3390/agronomy11010056>. EDN: <https://elibrary.ru/IPNHTF>
 37. Fraga, H., Pinto, J. G., & Santos, J. A. (2020b). Olive tree irrigation as a climate change adaptation measure in Alentejo, Portugal. *Agricultural Water Management*, 237, 106193. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106193>. EDN: <https://elibrary.ru/URQLZU>
 38. Gara, T. W., Rahimzadeh-Bajgiran, P., & Darvishzadeh, R. (2021). Forest leaf mass per area (LMA) through the eye of optical remote sensing: A review and future outlook. *Remote Sensing*, 13(17), 3352. <https://doi.org/10.3390/rs13173352>. EDN: <https://elibrary.ru/VJFPHU>

39. 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, 2057–2069. <https://doi.org/10.1080/01904167.2019.1648672>
40. Guerfel, M., Baccouri, O., Boujnah, D., Chaïbi, W., & Zarrouk, M. (2009a). Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae*, 119(3), 257–263. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.08.006>. EDN: <https://elibrary.ru/YARJEZ>
41. Guerfel, M., Ouni, Y., Boujnah, D., & Zarrouk, M. (2009b). Photosynthesis parameters and activities of enzymes of oxidative stress in two young ‘Chemlali’ and ‘Chetoui’ olive trees under water deficit. *Photosynthetica*, 47, 340. <https://doi.org/10.1007/s11099-009-0054-z>
42. IOC. (2025). *International Olive Council*. Retrieved February 24, 2025, from <https://www.internationaloliveoil.org/>
43. Islam, M. S., Hasan, K., Islam, R., Chowdhury, K., Pramanik, M. H., Iqbal, M. A., Rajendran, K., Iqbal, R., Soufan, W., & Kamran, M. (2023). Water relations and yield characteristics of mungbean as influenced by foliar application of gibberellic acid (GA_3). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1048768. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1048768>. EDN: <https://elibrary.ru/QAVFIS>
44. Jatoi, W. A., Baloch, M. J., Kumbhar, M. B., Khan, N. U., & Kerio, M. I. (2011). Effect of water stress on physiological and yield parameters at anthesis stage in elite spring wheat cultivars. *Sarhad Journal of Agriculture*, 27(1), 59–65.
45. Korzin, V., Tsiupka, S., Plugatar, Y., Tsiupka, V., Shoferistov, E., & Korzh, D. (2022). Photosynthetic activity of olive leaves before and after treatment with an experimental mixture of pesticides. *Acta Horticulturae*, 1339, 377–382. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2022.1339.47>. EDN: <https://elibrary.ru/ZSFWST>
46. Liu, H., Na, H. E., Li, Y. J., Ning, D. L., Ting, M. A., & Xiao, L. J. (2013). Evaluation on drought stress tolerance of six olive varieties cultivated in Yunnan. *Journal of West China Forestry Science*, 42, 107–110. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20133324000>
47. Majikumna, K. U., Zineddine, M., & El Hilali Alaoui, A. (2024). Olive tree drought stress: A systematic review. *Journal of Water and Climate Change*, 15(12), 5741–5762. <https://doi.org/10.2166/wcc.2024.158>. EDN: <https://elibrary.ru/IWPYIT>
48. Pantin, F., Monnet, F., Jannaud, D., Costa, J. M., Renaud, J., Muller, B., Simonneau, T., & Genty, B. (2013). The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytologist*, 197, 65–72. <https://doi.org/10.1111/nph.12013>
49. Parri, S., Romi, M., Hoshika, Y., Giovannelli, A., Dias, M. C., Piritore, F. C., Cai, G., & Cantini, C. (2023). Morpho-physiological responses of three Italian olive tree

- (*Olea europaea* L.) cultivars to drought stress. *Horticulturae*, 9, 830. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9070830>. EDN: <https://elibrary.ru/WBWOTR>
50. Petridis, A., Therios, I., Samouris, G., Koundouras, S., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.07.014>
51. Pita, P., & Pardos, J. A. (2001). Growth, leaf morphology, water use and tissue relations of *Eucalyptus globulus* clones in response to water deficit. *Tree Physiology*, 21, 599–607. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.9.599>
52. Razouk, R., Hssaini, L., Alghoum, M., Adiba, A., & Hamdani, A. (2022). Phenotyping olive cultivars for drought tolerance using leaf macro-characteristics. *Horticulturae*, 8, 939. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8100939>. EDN: <https://elibrary.ru/ZECORS>
53. Rezaei, M., & Rohani, A. (2023). Estimating freezing injury on olive trees: A comparative study of computing models based on electrolyte leakage and tetrazolium tests. *Agriculture*, 13, 1137. <https://doi.org/10.3390/agriculture13061137>. EDN: <https://elibrary.ru/YNEACX>
54. Rhizopoulou, S., Meletiyou-Christou, M. S., & Diamantoglou, S. (1991). Water relations for sun and shade leaves of four Mediterranean evergreen sclerophylls. *Journal of Experimental Botany*, 42(5), 627–635. <https://doi.org/10.1093/jxb/42.5.627>. EDN: <https://elibrary.ru/IRIROZ>
55. Salehi-Lisar, S. Y., & Bakhshayeshan-Agdam, H. (2016). Drought stress in plants: Causes, consequences, and tolerance. In M. Hossain, S. Wani, S. Bhattacharjee, D. Burritt, & L. S. Tran (Eds.), *Drought stress tolerance in plants* (Vol. 1). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_1. EDN: <https://elibrary.ru/YXWFMX>
56. Slobodova, N., Sharko, F., Gladysheva-Azgari, M., Petrova, K., Tsiupka, S., Tsiupka, V., Boulygina, E., Rastorguev, S., & Tsygankova, S. (2023). Genetic diversity of common olive (*Olea europaea* L.) cultivars from Nikita Botanical Gardens collection revealed using RAD-Seq method. *Genes*, 14, 1323. <https://doi.org/10.3390/genes14071323>. EDN: <https://elibrary.ru/QEJYSJ>
57. Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., & Midgley, P. M. (2013). *Climate change 2013: The physical science basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
58. Tanentzap, F. M., Stempel, A., & Ryser, P. (2015). Reliability of leaf relative water content (RWC) measurements after storage: Consequences for in situ measurements. *Botany*, 93(9), 535–541. <https://doi.org/10.1139/CJB-2015-0065>
59. Torres-Ruiz, J. M., Diaz-Espejo, A., Morales-Sillero, A., Martín-Palomo, M. J., Mayr, S., Beikircher, B., & Fernández, J. E. (2013). Shoot hydraulic characteris-

- tics, plant water status and stomatal response in olive trees under different soil water conditions. *Plant and Soil*, 373, 77–87. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1774-1>. EDN: <https://elibrary.ru/VAVNXG>
60. Torres-Ruiz, J. M., Diaz-Espejo, A., Perez-Martin, A., & Hernandez-Santana, V. (2015). Role of hydraulic and chemical signals in leaves, stems and roots in the stomatal behaviour of olive trees under water stress and recovery conditions. *Tree Physiology*, 35, 415–424. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu055>
61. Trabelsi, L., Mbarek, H. B., Ncube, B., Hassena, A. B., Zouari, M., Soua, N., & Gargouri, K. (2024). Impact of arid climate on ecophysiological characteristics and water utilization patterns of two olive cultivars (*Olea europaea* L.) in the Mediterranean dryland: A case study of ‘Chemlali Sfax’ and ‘Koroneiki’. *Euro-Mediterranean Journal for Environmental Integration*, 9(3), 1227–1242. <https://doi.org/10.1007/s41207-024-00573-5>. EDN: <https://elibrary.ru/AVVWLK>
62. Tsiupka, S. (2018). A historical review of olive germplasm evaluation and cultivar development in Crimea. *Acta Horticulturae*, 1208, 97–104. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1208.13>. EDN: <https://elibrary.ru/VALEBR>
63. Tsiupka, V., Tsiupka, S., Plugatar, Y., Bulavin, I., & Komar-Tyomnaya, L. (2023). Assessment of the drought-tolerance criteria for screening peach cultivars. *Horticulturae*, 9, 1045. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9091045>. EDN: <https://elibrary.ru/IMTMBP>
64. Tunç, Y., Yılmaz, K. U., & Yaman, M. (2023). Determination of stoma and leaf characteristics with chlorophyll and carotenoid amounts of some domestic and foreign olive (*Olea europaea* L.) varieties. *Erwerbs-Obstbau*, 65, 1769–1778. <https://doi.org/10.1007/s10341-023-00906-8>. EDN: <https://elibrary.ru/KABGZK>
65. Vafadar, M., Rezaei, M., & Khadivi, A. (2024). Frost hardness of 10 olive cultivars after natural and controlled freezing. *Scientia Horticulturae*, 325, 112687. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112687>. EDN: <https://elibrary.ru/GJZZTE>
66. Zajicova, I., Tihlarikova, E., Cifrova, P., Kyjakova, P., Nedela, V., Sechet, J., Havelkova, L., Kloutvorova, J., & Schwarzerova, K. (2019). Analysis of apple epidermis in respect to ontogenic resistance against *Venturia inaequalis*. *Plant Biology*, 63, 662–670. <https://doi.org/10.32615/bp.2019.134>
67. Zia, R., Nawaz, M. S., Siddique, M. J., Hakim, S., & Imran, A. (2021). Plant survival under drought stress: Implications, adaptive responses, and integrated rhizosphere management strategy for stress mitigation. *Microbiological Research*, 242, 126626. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126626>. EDN: <https://elibrary.ru/LOFYKR>

References

1. Babosha, A. V., Ryabchenko, A. S., & Kumakhova, T. Kh. (2023). Micromorphology of the epidermal surface of leaves of some *Pyrinae* (Rosaceae) species. *Botanich-*

- eskiy zhurnal*, 108(1), 23–36. <https://doi.org/10.31857/S0006813623010027>. EDN: <https://elibrary.ru/LNHXBL>
2. Kazas, A. N., Litvinova, T. V., Myazina, L. F., Sinko, L. T., Khokhlov, S. Yu., Chernobay, I. G., Shishkina, E. L., Sholokhova, V. A., & Yadrov, A. A. (2012). *Subtropical fruit and nut crops: A scientific reference publication*. Simferopol: IT “Arial”. 304 p. ISBN: 978-617-648-078-5. EDN: <https://elibrary.ru/YPXVSN>
 3. Korsakova, S. P., & Korsakov, P. B. (2024). Climatic characteristics of the 2023 seasons on the Southern Coast of Crimea. *Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika “Mys Mart’yan”*, 15, 7–23. EDN: <https://elibrary.ru/FLOADH>
 4. Korsakova, S. P., & Korsakov, P. B. (2024). Features of the microclimate in the coastal zone of the Southern Coast of Crimea. *Biologiya rasteniy i sadovodstvo: teoriya, innovatsii*, 4(173), 62–77. EDN: <https://elibrary.ru/JNDSEY>
 5. Tsyupka, S. Yu., Plugatar, Yu. V., Tsyupka, V. A., & Bulavin, I. V. (2025). Assessment of drought resistance of European olive cultivars and hybrids. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 17(2). <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2025-17-2-1148>. EDN: <https://elibrary.ru/HAMDEP>
 6. Abdallah, B. M., Methenni, K., Nouairi, I., Zarrouk, M., & Youssef, N. B. (2017). Drought priming improves subsequent more severe drought in a drought-sensitive cultivar of olive cv. Chétoui. *Scientia Horticulturae*, 221, 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.04.021>
 7. Abdallah, B. M., Trupiano, D., Polzella, A., de Zio, E., Sassi, M., Scaloni, A., Zarrouk, M., Youssef, N. B., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.10.009>
 8. Adiba, A., Haddioui, A., Boutagayout, A., Zayani, I., Hssaini, L., Hamdani, A., & Razouk, R. (2024). Growth and physiological responses of various pomegranate (*Punica granatum* L.) cultivars to induced drought stress. *Vegetos*, 37(3), 887–899. <https://doi.org/10.1007/s42535-023-00625-1>. EDN: <https://elibrary.ru/QGJJJV>
 9. Ahmadipour, S., Arji, I., Ebadi, A., & Abdossi, V. (2018). Physiological and biochemical responses of some olive cultivars (*Olea europaea* L.) to water stress. *Cellular and Molecular Biology (Noisy-le-Grand, France)*, 64, 20–29. <https://doi.org/10.14715/cmb/2017.64.15.4>
 10. Bacelar, E. A., Correia, C. M., Moutinho-Pereira, J. M., Goncalves, B. C., Lopes, J. I., & Torres-Pereira, J. M. (2004). Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology*, 24, 233–239. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.2.233>. EDN: <https://elibrary.ru/XOBURJ>

11. Bacelar, E. A., Moutinho-Pereira, J. M., Gonçalves, B. C., Ferreira, H. F., & Correia, C. M. (2007). Changes in growth, gas exchange, xylem hydraulic properties and water use efficiency of three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 60, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.10.003>
12. Bacelar, E. A., Santos, D. L., Moutinho-Pereira, J. M., Gonçalves, B. C., Ferreira, H. F., & Correia, C. M. (2006). Immediate responses and adaptive 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. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.10.014>
13. Bartolini, S., Leccese, A., & Andreini, L. (2014). Influence of canopy fruit location on morphological, histochemical and biochemical changes in two oil olive cultivars. *Plant Biosystems*, 148, 1221–1230. <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.980360>
14. Batool, T., Zafar, M., Elshikh, M. S., Mustafa, A. E. Z. M., Ahmad, M., Makhkamov, T., & Musthafa, M. M. (2025). Foliar epidermal micromorphology: a contribution to the taxonomy of family Oleaceae. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 72(2), 1853–1880. <https://doi.org/10.1007/s10722-024-02060-w>. EDN: <https://elibrary.ru/JFKOFO>
15. Bennani, S., Nsarellah, N., Birouk, A., Ouabbou, H., & Tadesse, W. (2016). Effective selection criteria for screening drought tolerant and high yielding bread wheat genotypes. *Universal Journal of Agricultural Research*, 4, 134–142. <https://doi.org/10.13189/ujar.2016.040404>
16. Boughalleb, F., & Hajlaoui, H. (2011). Physiological and anatomical changes induced by drought in two olive cultivars (cv. Zalmati and Chemlali). *Acta Physiologiae Plantarum*, 33, 53–65. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0516-8>. EDN: <https://elibrary.ru/YBPQIF>
17. Brito, C., Dinis, L. T., Moutinho-Pereira, J., & Correia, C. M. (2019). Drought stress effects and olive tree acclimation under a changing climate. *Plants*, 8(7), 232. <https://doi.org/10.3390/plants8070232>. EDN: <https://elibrary.ru/MCAEOT>
18. Brito, C., Dinis, L.-T., Meijón, M., Ferreira, H., Pinto, G., Moutinho-Pereira, J., & Correia, C. (2018). Salicylic acid modulates olive tree physiological and growth responses to drought and rewatering events in a dose dependent manner. *Journal of Plant Physiology*, 230, 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.08.004>. EDN: <https://elibrary.ru/YKHJVZ>
19. Centritto, M. (2002). The effects of elevated [CO₂] and water availability on growth and physiology of peach (*Prunus persica*) plants. *Plant Biosystems — An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 136, 177–188. <https://doi.org/10.1080/11263500212331351079>

20. Cortignani, R., Dell'Unto, D., & Dono, G. (2021). Paths of adaptation to climate change in major Italian agricultural areas: Effectiveness and limits in supporting the profitability of farms. *Agricultural Water Management*, 244, 106433. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106433>. EDN: <https://elibrary.ru/TUIQFJ>
21. Cosmulescu, S., Scricciu, F., & Manda, M. (2020). Determination of leaf characteristics in different medlar genotypes using the ImageJ program. *Horticultural Science*, 47(2), 117. <https://doi.org/10.17221/97/2019-HORTSCI>. EDN: <https://elibrary.ru/SVETFY>
22. Denaxa, N. K., Damvakaris, T., & Roussos, P. A. (2020). Antioxidant defense system in young olive plants against drought stress and mitigation of adverse effects through external application of alleviating products. *Scientia Horticulturae*, 259, 108812. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108812>. EDN: <https://elibrary.ru/KXMZVC>
23. Dencic, S., Kastori, R., Kobiljski, B., & Duggan, B. (2000). Evaluation of grain yield and its components in wheat cultivars and landraces under near optimal and drought conditions. *Euphytica*, 113, 43–52. <https://doi.org/10.1023/A:1003997700865>. EDN: <https://elibrary.ru/AGMLIH>
24. Deslauriers, A., Caron, L., & Rossi, S. (2015). Carbon allocation during defoliation: testing a defense-growth trade-off in balsam fir. *Frontiers in Plant Science*, 6, 338. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00338>
25. Dias, M. C., Correia, S., Serôdio, J., Silva, A. M. S., Freitas, H., & Santos, C. (2018). Chlorophyll fluorescence and oxidative stress endpoints to discriminate olive cultivars tolerance to drought and heat episodes. *Scientia Horticulturae*, 231, 31–35. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.007>. EDN: <https://elibrary.ru/YEXJID>
26. Diaz-Rueda, P., Franco-Navarro, J. D., Messoria, R., Espartero, J., Rivero-Núñez, C. M., Aleza, P., Capote, N., Cantos, M., García-Fernández, J. L., & De Cires, A. (2020). SILVOLIVE, a germplasm collection of wild subspecies with high genetic variability as a source of rootstocks and resistance genes for olive breeding. *Frontiers in Plant Science*, 11, 629. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00629>. EDN: <https://elibrary.ru/ZFOORU>
27. Dichio, B., Montanaro, G., Sofo, A., & Xiloyannis, C. (2013). Stem and whole-plant hydraulics in olive (*Olea europaea*) and kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). *Trees*, 27, 183–191. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0787-3>. EDN: <https://elibrary.ru/NBHTIQ>
28. Ennajeh, M., Vadel, A. M., Cochard, H., & Khemira, H. (2010). Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 85(4), 289–294. <https://doi.org/10.1080/14620316.2010.11512670>. EDN: <https://elibrary.ru/NZJFTD>

-
29. FAO. (2025). *FAOSTAT*. Retrieved March 1, 2025, from <https://www.fao.org/faostat/en/#home>
 30. Faraloni, C., Cutino, I., Petrucci, R., Leva, A. R., Lazzeri, S., & Torzillo, G. (2011). Chlorophyll fluorescence technique as a rapid tool for in vitro screening of olive cultivars (*Olea europaea* L.) tolerant to drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 73, 49–56. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.011>. EDN: <https://elibrary.ru/PMZBFB>
 31. Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A., & Siddique, K. H. M. (2012). Drought stress in plants: an overview. In R. Aroca (Ed.), *Plant responses to drought stress — from morphological to molecular features* (pp. 1–33). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_1
 32. Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29, 185–212. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_12. EDN: <https://elibrary.ru/MMKSSJ>
 33. Fernandez, J. E. (2014). Understanding olive adaptation to abiotic stresses as a tool to increase crop performance. *Environmental and Experimental Botany*, 103, 158–179. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.12.003>
 34. Fernández, V., Almonte, L., Bahamonde, H. A., Galindo-Bernabeu, A., Sáenz-Arce, G., & Colchero, J. (2024). Chemical and structural heterogeneity of olive leaves and their trichomes. *Communications Biology*, 7(1), 352. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-06053-4>. EDN: <https://elibrary.ru/TUDOHR>
 35. Fouial, A., Khadra, R., Daccache, A., & Lamaddalena, N. (2016). Modelling the impact of climate change on pressurised irrigation distribution systems: Use of a new tool for adaptation strategy implementation. *Biosystems Engineering*, 150, 182–190. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2016.08.010>
 36. Fraga, H., Marco, M., Leolini, L., & Santos, J. A. (2020a). Mediterranean olive orchards under climate change: A review of future impacts and adaptation strategies. *Agronomy*, 11(1), 56. <https://doi.org/10.3390/agronomy11010056>. EDN: <https://elibrary.ru/IPNHTF>
 37. Fraga, H., Pinto, J. G., & Santos, J. A. (2020b). Olive tree irrigation as a climate change adaptation measure in Alentejo, Portugal. *Agricultural Water Management*, 237, 106193. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106193>. EDN: <https://elibrary.ru/URQLZU>
 38. Gara, T. W., Rahimzadeh-Bajgiran, P., & Darvishzadeh, R. (2021). Forest leaf mass per area (LMA) through the eye of optical remote sensing: A review and future outlook. *Remote Sensing*, 13(17), 3352. <https://doi.org/10.3390/rs13173352>. EDN: <https://elibrary.ru/VJFPHU>

39. 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, 2057–2069. <https://doi.org/10.1080/01904167.2019.1648672>
40. Guerfel, M., Baccouri, O., Boujnah, D., Chaïbi, W., & Zarrouk, M. (2009a). Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae*, 119(3), 257–263. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.08.006>. EDN: <https://elibrary.ru/YARJEZ>
41. Guerfel, M., Ouni, Y., Boujnah, D., & Zarrouk, M. (2009b). Photosynthesis parameters and activities of enzymes of oxidative stress in two young ‘Chemlali’ and ‘Chetoui’ olive trees under water deficit. *Photosynthetica*, 47, 340. <https://doi.org/10.1007/s11099-009-0054-z>
42. IOC. (2025). *International Olive Council*. Retrieved February 24, 2025, from <https://www.internationaloliveoil.org/>
43. Islam, M. S., Hasan, K., Islam, R., Chowdhury, K., Pramanik, M. H., Iqbal, M. A., Rajendran, K., Iqbal, R., Soufan, W., & Kamran, M. (2023). Water relations and yield characteristics of mungbean as influenced by foliar application of gibberellic acid (GA_3). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1048768. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1048768>. EDN: <https://elibrary.ru/QAVFIS>
44. Jatoi, W. A., Baloch, M. J., Kumbhar, M. B., Khan, N. U., & Kerio, M. I. (2011). Effect of water stress on physiological and yield parameters at anthesis stage in elite spring wheat cultivars. *Sarhad Journal of Agriculture*, 27(1), 59–65.
45. Korzin, V., Tsiupka, S., Plugatar, Y., Tsiupka, V., Shoferistov, E., & Korzh, D. (2022). Photosynthetic activity of olive leaves before and after treatment with an experimental mixture of pesticides. *Acta Horticulturae*, 1339, 377–382. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2022.1339.47>. EDN: <https://elibrary.ru/ZSFWST>
46. Liu, H., Na, H. E., Li, Y. J., Ning, D. L., Ting, M. A., & Xiao, L. J. (2013). Evaluation on drought stress tolerance of six olive varieties cultivated in Yunnan. *Journal of West China Forestry Science*, 42, 107–110. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20133324000>
47. Majikumna, K. U., Zineddine, M., & El Hilali Alaoui, A. (2024). Olive tree drought stress: A systematic review. *Journal of Water and Climate Change*, 15(12), 5741–5762. <https://doi.org/10.2166/wcc.2024.158>. EDN: <https://elibrary.ru/IWPTYT>
48. Pantin, F., Monnet, F., Jannaud, D., Costa, J. M., Renaud, J., Muller, B., Simonneau, T., & Genty, B. (2013). The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytologist*, 197, 65–72. <https://doi.org/10.1111/nph.12013>
49. Parri, S., Romi, M., Hoshika, Y., Giovannelli, A., Dias, M. C., Piritore, F. C., Cai, G., & Cantini, C. (2023). Morpho-physiological responses of three Italian olive tree (*Olea europaea* L.) cultivars to drought stress. *Horticulturae*, 9, 830. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9070830>. EDN: <https://elibrary.ru/WBWOTR>

50. Petridis, A., Therios, I., Samouris, G., Koundouras, S., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.07.014>
51. Pita, P., & Pardos, J. A. (2001). Growth, leaf morphology, water use and tissue relations of *Eucalyptus globulus* clones in response to water deficit. *Tree Physiology*, 21, 599–607. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.9.599>
52. Razouk, R., Hssaini, L., Alghoum, M., Adiba, A., & Hamdani, A. (2022). Phenotyping olive cultivars for drought tolerance using leaf macro-characteristics. *Horticulturae*, 8, 939. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8100939>. EDN: <https://elibrary.ru/ZECORS>
53. Rezaei, M., & Rohani, A. (2023). Estimating freezing injury on olive trees: A comparative study of computing models based on electrolyte leakage and tetrazolium tests. *Agriculture*, 13, 1137. <https://doi.org/10.3390/agriculture13061137>. EDN: <https://elibrary.ru/YNEACX>
54. Rhizopoulou, S., Meletiyou-Christou, M. S., & Diamantoglou, S. (1991). Water relations for sun and shade leaves of four Mediterranean evergreen sclerophylls. *Journal of Experimental Botany*, 42(5), 627–635. <https://doi.org/10.1093/jxb/42.5.627>. EDN: <https://elibrary.ru/IRIROZ>
55. Salehi-Lisar, S. Y., & Bakhshayeshan-Agdam, H. (2016). Drought stress in plants: Causes, consequences, and tolerance. In M. Hossain, S. Wani, S. Bhattacharjee, D. Burritt, & L. S. Tran (Eds.), *Drought stress tolerance in plants* (Vol. 1). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_1. EDN: <https://elibrary.ru/YXWFMX>
56. Slobodova, N., Sharko, F., Gladysheva-Azgari, M., Petrova, K., Tsiupka, S., Tsiupka, V., Boulygina, E., Rastorguev, S., & Tsygankova, S. (2023). Genetic diversity of common olive (*Olea europaea* L.) cultivars from Nikita Botanical Gardens collection revealed using RAD-Seq method. *Genes*, 14, 1323. <https://doi.org/10.3390/genes14071323>. EDN: <https://elibrary.ru/QEJYSJ>
57. Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., & Midgley, P. M. (2013). *Climate change 2013: The physical science basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
58. Tanentzap, F. M., Stempel, A., & Ryser, P. (2015). Reliability of leaf relative water content (RWC) measurements after storage: Consequences for in situ measurements. *Botany*, 93(9), 535–541. <https://doi.org/10.1139/CJB-2015-0065>
59. Torres-Ruiz, J. M., Diaz-Espejo, A., Morales-Sillero, A., Martín-Palomo, M. J., Mayr, S., Beikircher, B., & Fernández, J. E. (2013). Shoot hydraulic characteristics, plant water status and stomatal response in olive trees under different soil water conditions. *Plant and Soil*, 373, 77–87. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1774-1>. EDN: <https://elibrary.ru/VAVNXG>

60. Torres-Ruiz, J. M., Diaz-Espejo, A., Perez-Martin, A., & Hernandez-Santana, V. (2015). Role of hydraulic and chemical signals in leaves, stems and roots in the stomatal behaviour of olive trees under water stress and recovery conditions. *Tree Physiology*, 35, 415–424. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu055>
61. Trabelsi, L., Mbarek, H. B., Ncube, B., Hassena, A. B., Zouari, M., Soua, N., & Gargouri, K. (2024). Impact of arid climate on ecophysiological characteristics and water utilization patterns of two olive cultivars (*Olea europaea* L.) in the Mediterranean dryland: A case study of ‘Chemlali Sfax’ and ‘Koroneiki’. *Euro-Mediterranean Journal for Environmental Integration*, 9(3), 1227–1242. <https://doi.org/10.1007/s41207-024-00573-5>. EDN: <https://elibrary.ru/AVVWLK>
62. Tsiupka, S. (2018). A historical review of olive germplasm evaluation and cultivar development in Crimea. *Acta Horticulturae*, 1208, 97–104. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1208.13>. EDN: <https://elibrary.ru/VALEBR>
63. Tsiupka, V., Tsiupka, S., Plugatar, Y., Bulavin, I., & Komar-Tyomnaya, L. (2023). Assessment of the drought-tolerance criteria for screening peach cultivars. *Horticulturae*, 9, 1045. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9091045>. EDN: <https://elibrary.ru/IMTMBP>
64. Tunç, Y., Yılmaz, K. U., & Yaman, M. (2023). Determination of stoma and leaf characteristics with chlorophyll and carotenoid amounts of some domestic and foreign olive (*Olea europaea* L.) varieties. *Erwerbs-Obstbau*, 65, 1769–1778. <https://doi.org/10.1007/s10341-023-00906-8>. EDN: <https://elibrary.ru/KABGZK>
65. Vafadar, M., Rezaei, M., & Khadivi, A. (2024). Frost hardness of 10 olive cultivars after natural and controlled freezing. *Scientia Horticulturae*, 325, 112687. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112687>. EDN: <https://elibrary.ru/GJZZTE>
66. Zajicova, I., Tihlarikova, E., Cifrova, P., Kyjakova, P., Nedela, V., Sechet, J., Havelkova, L., Kloutvorova, J., & Schwarzerova, K. (2019). Analysis of apple epidermis in respect to ontogenic resistance against *Venturia inaequalis*. *Plant Biology*, 63, 662–670. <https://doi.org/10.32615/bp.2019.134>
67. Zia, R., Nawaz, M. S., Siddique, M. J., Hakim, S., & Imran, A. (2021). Plant survival under drought stress: Implications, adaptive responses, and integrated rhizosphere management strategy for stress mitigation. *Microbiological Research*, 242, 126626. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126626>. EDN: <https://elibrary.ru/LOFYKR>

ВКЛАД АВТОРОВ

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

The authors contributed equally to this article.

ДАННЫЕ ОБ АВТОРАХ

Цюпка Сергей Юрьевич, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник отдела плодовых культур

ФГБУН «Никитский ботанический сад-Национальный научный центр»

ул. Никитский спуск, 52, г. Ялта, 298648, Российская Федерация

tsupkanbg@mail.ru

Булавин Илья Владимирович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией клеточной биологии и анатомии, старший научный сотрудник

ФГБУН «Никитский ботанический сад-Национальный научный центр»

ул. Никитский спуск, 52, г. Ялта, 298648, Российская Федерация

cellbiolnbs@yandex.ru

Синченко Анастасия Вячеславовна, младший научный сотрудник лаборатории Курчатовский геномный центр – НБС-ННЦ

ФГБУН «Никитский ботанический сад-Национальный научный центр»

ул. Никитский спуск, 52, г. Ялта, 298648, Российская Федерация

nas.sin4enko@gmail.com

Цюпка Валентина Анатольевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории Курчатовский геномный центр – НБС-ННЦ

ФГБУН «Никитский ботанический сад-Национальный научный центр»

ул. Никитский спуск, 52, г. Ялта, 298648, Российская Федерация

valentina.brailko@yandex.ru

DATA ABOUT THE AUTHORS

Sergei Y. Tsiupka, PhD, Senior Researcher

Nikitsky Botanical Garden-National Scientific Center

52, Nikitsky Descent, Yalta, 298648, Russian Federation

tsupkanbg@mail.ru

SPIN-code: 6975-4327

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1678-014X>

ResearcherID: HJZ-0652-2023

Scopus Author ID: 55799874500

ResearchGate: <https://www.researchgate.net/profile/Sergei-Tsiupka>

Iliya V. Bulavin, PhD, Head of the Laboratory of Plant Cell Biology and Anatomy, Senior Researcher

Nikitsky Botanical Garden-National Scientific Center

52, Nikitsky Descent, Yalta, 298648, Russian Federation

cellbiolnbs@yandex.ru

SPIN-code: 2834-9125

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9929-0946>

ResearcherID: ABA-2273-2020

Scopus Author ID: 56811269600

ResearchGate: https://www.researchgate.net/profile/Iliya-Bulavin?ev=hdr_xprf

Anastasia V. Sinchenko, Junior Researcher, Laboratory of Plant Genomics and Bioinformatics

Nikitsky Botanical Garden-National Scientific Center

52, Nikitsky Descent, Yalta, 298648, Russian Federation

nas.sin4enko@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0009-0000-4079-2418>

Valentina A. Tsiupka, PhD, Leading Researcher of the Laboratory of the Kurchatov Genome Center – NBG-NSC

Nikitsky Botanical Garden-National Scientific Center

52, Nikitsky Descent, Yalta, 298648, Russian Federation

valentina.brailko@yandex.ru

SPIN-code: 2173-9806

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3853-0210>

ResearcherID: AAS-6393-2020

Scopus Author ID: 57190663916

Поступила 08.08.2025

После рецензирования 23.09.2025

Принята 07.10.2025

Received 08.08.2025

Revised 23.09.2025

Accepted 07.10.2025