نرمش‌پذیری فنوتیپی گیاهان

هاجر بخشی‌پور
مدرس دانشگاه آزاد اسلامی واحد تنکابن
دانشجوی دکتری سیستماتیک گیاهی واحد علوم و تحقیقات تهران

مقدمه

توانایی یک ژنوتیپ مشخص برای بروز فنوتیپ‌های مختلف در محیط‌های متفاوت را نرمش‌پذیری فنوتیپی[1] می‌نامند. همهٔ موجودات زنده می‌توانند تکوین، فیزیولوژی و تاریخچه زندگی خود را تغییر دهند و این تغییر و تحول بستگی به شرایط محیطی دارد. ژنوتیپ‌ها، جمعیت‌ها و گونه‌ها واکنش‌های محیطی متفاوتی نشان می‌دهند. نرمش‌پذیری فنوتیپی تکوینی و فیزیولوژیک در گیاهان خشکی، جلبک‌ها، بی‌مهرگان دریایی، حشرات، ماهی‌ها، دوزیستان، خزندگان و پستانداران کوچک در اوایل سال ۱۹۹۰ گزارش شد(۳).

اخیراً نرمش‌پذیری برای ساختار، بیوشیمی و فعالیت متابولیک نوعی گلسنگ نیز گزارش شده است. بررسی نرمش‌پذیری گیاهان منجر به نتایج بسیار جالبی شده و اثرهای قابل ملاحظهٔ محیط را بر رشد تکوین نشان داده است.

بررسی‌های اولیهٔ نرمش‌پذیری گیاهان، بیشتر بر توصیف سادهٔ ریخت‌شناسی، مانند اندازهٔ گیاه، تعداد انشعاب‌ها و طول میان‌گره‌ها متمرکز بود. برخی بررسی‌های اولیه مستقیماً جوانب عملکردی نرمش‌پذیری، مانند اختصاص نسبی بافت‌های تمایزیافته گیاه یا سرعت‌های همانندسازی را نیز شامل می‌شده است، اما بررسی‌های اخیر روی جوانبی از نرمش‌پذیری که مستقیماً با عملکرد و تولیدمثل گیاهان در محیط ارتباط دارند، متمرکز است و از این‌رو هم اهمیت اکولوژیک دارد و هم اهمیت تکاملی(۱).

کلیدواژه‌ها: نرمش‌پذیری فنوتیپی گیاهان، نرمش‌پذیری ریختی، نرمش‌پذیری تکوینی، نرمش‌پذیری عملکردی، نرمش‌پذیری تاریخچهٔ زندگی.

انواع نرمش‌پذیری

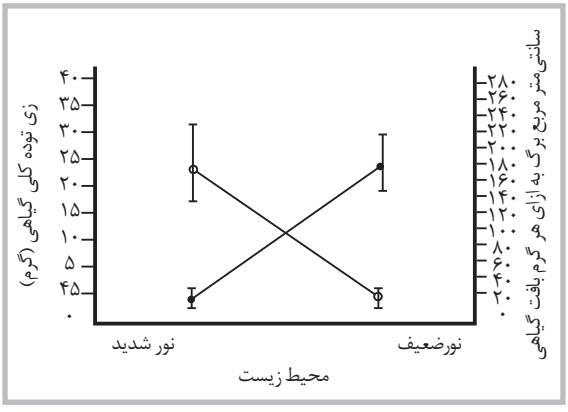
● نرمش‌پذیری صفات عملکردی

صفات غالباً عملکرد پیچیده‌ای را برای دریافت منابع در الگوی مناسبی از نرمش‌پذیری نشان می‌دهند؛ مانند افزایش تخصیص زی‌توده به ریشه‌ها در خاک‌های فقیر، یا سطح برگ بزرگ‌تر نسبت به زی‌تودهٔ گیاه در نور کم. بعضی از این تنظیمات، عملاً کاهش‌های احتمالی رشد و زی‌تودهٔ گیاهی را که تحت محدودیت منابع اتفاق می‌افتد، جبران می‌کنند. این نوع نرمش‌پذیری عملکردی سبب می‌شود که یک ژنوتیپ مشخصی به‌طور موفقیت‌آمیزی در شرایط مختلف رشد و تولیدمثل کند. واکنش‌های نرمش‌پذیری کوتاه و بلندمدت به توانایی گونه‌ها در اشغال رویشگاه‌های متنوع و متغیر در طبیعت کمک می‌کنند(۳).

● نرمش‌پذیری ریختی

برخی از صفات ریختی گیاهان، مانند اندازه و ساختار گیاه نیز نرمش‌پذیرند؛ یک مثال اکولوژیک مهم، اندازهٔ برگ‌هایی است که در شرایط نوری مختلف تولید می‌شوند. معلوم شده است که تعداد برگ‌هایی که تولید می‌شوند با کاهش میزان نور موجود، کاهش می‌یابند. یک واکنش سازشی دیگر نسبت به نور کم این است که اندازهٔ برگ‌ها برای افزایش سطح برگ و جذب نور بیشتر، بزرگ‌تر می‌شود (۴).

در برخی گونه‌های گیاهان سایه‌پسند و آفتاب‌پسند، علاوه بر



شکل۱. متوسط میزان واکنش ۲۵ ژنوتیپ از گیاه *Polygonum lapathifolium* که در شدت نور ۲۰٪ و ۱۰۰٪ رشد کرده‌اند، بررسی شده است. گیاهانی که در نور پایین رشد کرده‌اند، زی‌تودهٔ کلی کمتر اما سطح فتوسنتزی برگی بزرگ‌تری را تولید کرده‌اند. در حالی که گیاهانی که در نور شدید رشد کرده‌اند، عکس این حالت را نشان می‌دهند.

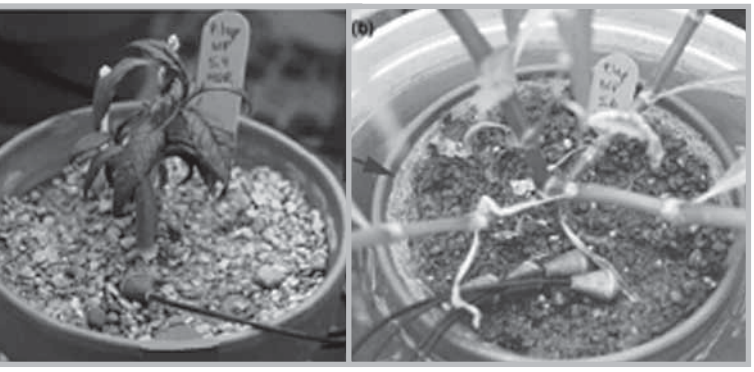
اندازهٔ برگ، ضخامت برگ نیز در واکنش به تغییر شدت نور متفاوت است. مثلاً در یک ژنوتیپ مشخص از دو جمعیت گونهٔ *Polygonum persicaria* که در شدت نورهای مختلفی قرار داشتند، ضخامت برگ متفاوت بوده است. جمعیت‌هایی که در نوری بسیار کم قرار گرفته بودند، برگ‌های نازک‌تری نسبت به جمعیت‌هایی داشتند که در معرض شدت نور شدید بوده‌اند (۳).

شـکل۲. گیاهان در نور کم برگ‌های نازک، بزرگ و انشعابات کم(راست)؛ اما در نور شدید برگ‌های ضخیم، کوچک و با انشعاب‌های بیشتر تولید می‌کنند (چپ).

در ارتبـاط با اندازهٔ گیاه، می‌توان گفـت وقتی گیاه در معرض محرک‌هـای مکانیکی قرار می‌گیـرد، نرمش‌پذیری فتوتیپی از خود نشـان می‌دهد. دو گیاه علفی *Arabidopsis thaliana* که ژنوتیپ مشـابهی دارنـد، در واکنش به باد، بارش یا حشـرات، نرمش‌پذیری سازشی بروز می‌دهند (۲).

شکل۳. ژنوتیپ مشـابه دو گیاه علفی فتوتیپ‌های متفاوت بروز داده‌اند. گیاه سمت راسـت در معرض محرک مکانیکی نبوده، اما گیاه سـمت چپ در معرض این نوع محرک قرار داشته است.

همین نوع نرمش‌پذیری ریختی در سیسـتم‌های ریشـه‌ای هم اتفـاق می‌افتد. در کم‌آبی یا کمبود مواد غذایی، قطر ریشـهٔ گیاهان ممکن اسـت کاهش، اما در عین حال طول ریشه و سطح جذب آن افزایش یابد. سیستم ریشه‌ای گیاهان سیلابی یکی از چند نوع تنظیم نرمش‌پذیری سازشی را نشـان می‌دهد: تولید سیستم‌های ریشه‌ای سـطحی بسیار زیاد که در حد فاصل خاک و هوا قرار دارند، تشکیل یافت آئرانشیم می‌دهند تا اکسیژن بتواند به بخش‌های غوطه‌ور گیاه انتقال یابد. نرمش‌پذیری ریختی در اندام‌های گیاه نسـبت به صفات آناتومیک ممکن است انعکاس دهندهٔ تغییرات نرمش‌پذیری باشد (۳ و ۴).



شکل۳. تفاوت فتوتیپی میان دو گیاه *Polygonum lapathifolium* که یکی (راست) در خاک خشک و دیگری (چپ) در خاک غرقابی رویش یافته‌اند. تفاوت قابل ملاحظه‌ای در سیسـتم ریشـه ای این دو مشاهده می‌شود. گیاهان غرقابی علاوه بر افزایش زی‌تودهٔ ریشه، شبکهٔ متراکمی از ریشه‌های بسیار نازک در سطح خاک، که اکسیژن در آن‌جا در دسترس است، تولید می‌کنند. تشکیل چنین سیستم ریشه‌ای سطحی و متراکم، مکانیسمی برای تحمل غرقاب است.

● نرمش‌پذیری تکوینی

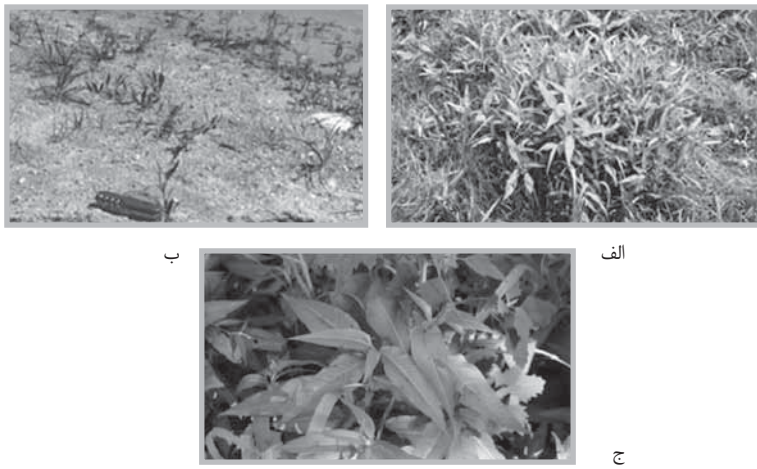
گیاهـان از طریق نرمش‌پذیری تکوینی نیـز به محیط واکنش نشـان می‌دهند. علاوه بر ویژگی‌های ریختی، ویژگی‌های آناتومیک، مانند رگبندی برگ‌ها، مقدار اسکلرانشیم و ساختار گرهک‌های ریشهٔ غلات همزیسـت نیز ممکن اسـت در محیط‌هـای مختلف متفاوت باشند. نرمش‌پذیری آناتومیک سبب می‌شود که نور بیشتری به سمت گیاه گسـیل شـود و گیاه بتواند فتوتیپ‌هایی را برای حفظ عملکرد خود در شـرایط تنش بروز دهد. بـرای مثال، نرمش‌پذیری ضخامت

نرمش‌پذیری عملکردی سـبب می‌شود که یک ژنوتیپ مشـخص به‌طور موفقیت‌آمیزی در شرایط مختلف رشد و تولیدمثل کند

لایـهٔ هیپودرم ذخیره‌کننـدهٔ آب در برگ درخـت *Metrosideros polymorpha* که بومی هاوایی است، به غالبیت آن‌ها کمک می‌کند. این گیاه طیف وسیعی از رویشگاه‌ها را که از نظر میزان آب و رطوبت موجـود متفاوت‌اند، اشـغال می‌کند. این نـوع نرمش‌پذیری صفات آناتومیک، اهمیت تاکسونومیک نیز دارد.

سـاختار گیاه ممکن اسـت در واکنش به محیط متفاوت باشد. سایه می‌تواند با تأثیر بر پیدایش و سرنوشت مریستم، ساختار گیاهان علفی را تغییر دهد. هم‌چنین، اندازه و سـاختار اندام‌های گیاهی نیز تحت تأثیر سایه قرار می‌گیرند(۵). نرمش‌پذیری تکوینی ممکن است محدود به مراحل اولیهٔ چرخهٔ زندگی باشد، یا زمان آن در ژنوتیپ‌ها یا گونه‌های مختلف متفاوت باشد. انجام واکنش‌های نرمش‌پذیر مناسب عملکردی نسبت به تغییر محیط می‌تواند شدیداً تحت تأثیر تنظیم زمانی قرار گیـرد. برای مثال، گیـاه *Polygonum persicaria* در

واکنش به سیلاب، سریعاً سیستم‌های ریشه‌ای خود را در لایه‌های سطحی خاک آرایش می‌دهد و گیاه *Polygonum cespitosum* نیز حالت مشابهی را نشان می‌دهند؛ اما واکنش‌های نرمش‌پذیری بسیار کند و با کاهش معنی‌دار زی‌تودهٔ گیاه همراه‌اند (۳).



الف ب ج

شکل۴. گیاه *Polygonum persicaria* گیاهی یکساله و همه‌جا گستر است که در طیف وسیعی از رویشگاه‌هایی که به‌طور طبیعی تخریب شده‌اند، مانند مکان‌های غنی از مواد غذایی (الف)، سواحل ماسه‌ای فقیر از مواد غذایی با منافذ پر آب (ب) و رویشگاه نیمه مرطوب یا متوسط سایه (ج) می‌روید. این‌گونه نرمش‌پذیری فنوتیپی بسیار بالایی برای صفات عملکردی و برخورداری از شایستگی در واکنش به نور، رطوبت و مواد غذایی از خود نشان می‌دهد.

● نرمش‌پذیری تاریخچهٔ زندگی

محققین پس از پیشرفت مطالعات نرمش‌پذیری و اثرهای

در برخی گونه‌های گیاهان سایه‌پسند و آفتاب‌پسند، علاوه بر اندازهٔ برگ، ضخامت برگ نیز در واکنش به تغییر شدت نور متفاوت است

مشخص آن روی رشد گیاه، دریافتند که ویژگی تاریخچهٔ زندگی مانند ظهور جنسیت و سیستم تولیدمثلی، بخش زایشی و فنولوژی ممکن است در واکنش به محیط متفاوت باشند. برای مثال، نسبت گل‌های پرچم‌دار و گل‌های دو جنسی در یک گونهٔ *Solanum* یک پایه بررسی شده و معلوم شده است که این نسبت بستگی به وضعیت منابع گیاهی دارد.

یک یافتهٔ جالب دیگر مربوط به گیاهانی است که به‌طور طبیعی خودناسازگارند. این گیاهان می‌توانند حالتی از خودباروری را در واکنش به سن گل و عدم تکوین میوه نشان دهند. این نرمش‌پذیری برای خودناسازگاری نتیجهٔ استراتژی خود تأخیری است و زمانی به‌کار گرفته می‌شود که دگرلقاحی با شکست مواجه می‌شود.

تنظیم زمانی نرمش‌پذیری تولیدمثلی و موارد مربوط به آن در چندین گونهٔ علفی بررسی شده است. این تغییرات مستقیماً بر شایستگی گیاه و سپس بر پایایی جمعیت و واکنش به انتخاب طبیعی تأثیرگذار می‌گذارند. مثلاً، گیاهان *Mimulus* ابتدا در شرایط نامساعد گل می‌دهند، در حالی که گیاهانی در شرایط مساعد هستند، گل‌دهی را به تأخیر می‌اندازند و زی‌تودهٔ بیشتری برای رشد رویشی اختصاص می‌دهند. یک آزمایش انتخابی ثابت کرده است که این الگوهای تنشی تولیدمثلی، در دو نوع محیط به دو شکل مختلف عمل می‌کنند:

- در محیط‌های فقیر: گیاهان چرخهٔ زندگی کوتاه‌تری دارند و گل‌های اولیه‌ای که تولید می‌کنند، بسیار اهمیت دارند.
- در محیط‌های غنی: گل‌ها عمر بلندتری دارند، بخش بیشتری را به رشد رویشی اختصاص می‌دهند و به دنبال آن تأخیر گلدهی با حداکثر شایستگی همراه است (۳).

● انتقال نرمش‌پذیری به نسل بعد

گیاهان نه فقط برای تنظیم فنوتیپ خود، بلکه برای تغییر فنوتیپ‌های فرزندان نیز نسبت به شرایط محیطی واکنش نشان می‌دهند و در کیفیت و کمیت ذخیرهٔ دانه، ساختار یا بیوشیمی پوشش دانه و بافت‌های میوه تغییر به‌وجود می‌آورند.

ساختار، تکوین و ریخت فرزندان به‌طور مشخص تحت تأثیر محیط والدی قرار می‌گیرد. برخی از گونه‌ها، تا زمانی که کیفیت و کمیت بافت‌های جنینی و اندوسپرم حفظ می‌شود، با تغییر ساختار یا ضخامت پوشش دانه یا پریکارپ نسبت به شرایط استرسی رشد واکنش نشان می‌دهند، چراکه تعیین‌کنندهٔ اندازهٔ نهال‌اند.

فرزندان گیاهان محروم از مواد غذایی می‌توانند زی‌تودهٔ ریشه را نسبت به فرزندان نهال گیاهانی که به آن‌ها مواد غذایی خورانده شده است، افزایش دهند. فرزندان گیاهان محروم از نور نیز می‌توانند نسبت به فرزندان گیاهانی که به‌طور ژنتیک و یکسان در نور شدید رشد می‌کنند، وسعت ریشه را نسبت به شاخه کاهش دهند.

این نوع نرمش‌پذیری مشخص الگوهای رشد نهال را تغییر می‌دهد و بدین ترتیب اجازه می‌دهد که فرزندان در موارد بحرانی عملکرد مناسبی داشته باشند، مانند ظرفیت جذب ریشه حتی اگر زی‌تودهٔ اولیهٔ نهال توسط محرومیت منبع مادری کاهش یابد. فرزندان نهال گیاهان *Polygonum* محروم از ماده غذایی، ریشه‌های باریک‌تری تولید می‌کنند به‌طوری که با سرعت به طرف پایین درون خاک توسعه می‌یابند. در نتیجه سیستم‌های ریشه‌ای که وجود دارد، به بلندی سیستم ریشه‌ای در نهال‌هایی است که از گیاهان غنی از مادهٔ غذایی به‌وجود آمده‌اند، علی‌رغم این‌که جرم آن‌ها کمتر است (۴).

در سال ۱۹۹۹ Agrawal و همکاران ثابت کردند که گیاهان مادری Raphanus که توسط علفخواران حشره مورد حمله قرار گرفتند، نهال‌هایی را تولید کردند که غلظت بالایی از ترکیبات شیمیایی دفاعی به علاوه تراکم زیادی از کرک‌های بازدارنده تغذیه‌ای را دارا بودند (۳).

مکانیسم‌های هورمونی نرمش‌پذیری

نقش هورمون‌های گیاهی در دریافت و پذیرش علائم محیطی و هدایت آن‌ها در واکنش‌های نرمش‌پذیری مشـخص به مقدار زیادی روشـن است. اثرهای هورمون‌های گیاهی روی تکوین پیچیده است، زیـرا یک ماده و غلظت آن می‌تواند صفات مختلفی را به روش‌هایی تحت تأثیر قرار دهد که نه‌تنها به سـلول و بافت آن مربوط می‌شود، بلکه به سـن گیاه و شرایط محیطی نیز ارتباط دارد. جمعیت هم در تولید درون‌زا و هم در حساسیت به هورمون‌های رشد که ممکن است کمـک به الگوهای متفاوت واکنش نرمش‌پذیر کند، متفاوت اسـت. مثـلاً، تفاوت‌هایی که در جمعیت‌های کوهسـتانی گونه *Stellaria langipes* در تولید اتیلن و حساسـیت به آن وجود دارد، می‌تواند بر ایجاد یک عادت یا فرم رویشی متراکم در شرایط دشوار تأثیر بگذارد. مطالعات بیشتر جمعیت اکولوژیک مشخص ممکن است اطلاعات با ارزشی درباره مکانیسم‌های مربوط و مؤثر در واکنش‌های نرمش‌پذیری را ارائه دهد.

تاثیر نرمش‌پذیری بر روابط متقابل گونه‌ها

قارچ‌های همزیسـت اندوفیت نیز ممکن است بر نرمش‌پذیری فتوتیپی گیاهان میزبان، در واکنش به مواد غذایی خاک اثر بگذارند. آلودگی میکوریزی ممکن است واکنش‌های گیاه را به افزایش فسفر خاک تغییر دهد.

گیاهان معمولاً با بسـیاری از موجـودات به‌طور همزمان تعامل یـا تأثیر متقابـل دارند؛ جانوران مختلفی که حشـرات تا پرندگان و پسـتانداران برای آن‌ها گرده‌افشـانی انجام می‌دهنـد و علفخوارانی از سـم‌داران بزرگ تا سـاس‌های کوچک، مگس یا سوسک آن‌ها را مـورد حمله قرار می‌دهند. گیاهان ممکن اسـت به انواع مختلفی از پاتوژن‌های میکروسکوپی آلوده شوند. در چنین مواردی تغییر فتوتیپ گیاه، می‌تواند غیرمستقیم روابط متقابل را تحت تأثیر قرار دهد و بدین ترتیب روابط متقابلی که گیاه با گونه‌های دیگر دارد، حفظ می‌شود.

پسـتانداران علفخوار سـبب تولید واکنش‌های دفاعی گیاهان می‌شوند و این بر حشرات اثر منفی می‌گذارد. برخی از بررسی‌ها ثابت کرده‌اند که بسیاری از حشرات علفخوار قادر به تفکیک کردن گیاهان آسیب‌دیده از غیر آسیب‌دیده هستند.

شـرایط آب و هوایی نیز بر روابط گونه‌های گیاهی و جانوری که همزمان با آن‌ها رشـد و زندگی می‌کنند، تأثیـر می‌گذارند. هرچند واکنش موجودات نسبت به این تغییرات متفاوت است. مثلاً، افزایش سطح CO_2 اتمسفر، تعادل C/N گیاه را به‌هم می‌زند و کیفیت غذایی را برای اکثر علفخواران کاهش می‌دهد، دفاع‌های شیمیایی گیاه تحت تأثیر تغییر CO_2 محیط قرار می‌گیرد و علفخواران نسبت به این موارد واکنش نشان می‌دهند.

دمای گرم‌تر نیز بر روابط متقابل گیاه با علفخواران تأثیر می‌گذارند. اگر آسـیبی که توسط علفخواران ایجاد می‌شـود، توانایی گیاهان را برای پاسـخ دادن به فشارهای محیطی محدود کند، عملکرد گیاه در مجموعه‌ای از تغییرات پر تنش آب و هوایی کاهش چشمگیری نشان می‌دهد. پس فشارهای انتخابی همزمان بر جمعیت‌های گیاهی توسط علفخواری و محیط می‌تواند پیش‌بینی شـود و این مورد بسیار رایج اسـت. گیاهان ممکن است یا علفخواری را از طریق تولید بخش‌های کم‌هزینه و میزان رشـد سریع تحمل کنند و یا از علفخواری توسط برخی از سیستم‌ها اجتناب کنند.

تغییر محیطی ایجاد شـده به‌وسیله علفخواران می‌تواند تنوع را کاهش یا افزایش دهد، اما داده‌های زیست‌شـناختی حاکی از آن‌اند که افزایش تنوع شـایع و متداول اسـت. ناهمگنی، سـاختاری را در جمعیت‌ها ایجـاد می‌کند که مانع از یک محیط هتروژن می‌شـود. علفخـواران بر تنوع جامعه با ایجاد آشـفتگی تأثیـر می‌گذارند. در اکوسیسـتم‌های دریایی بسـیاری از علفخواران سـطوح صخره‌ای و سـخت را پاکسـازی می‌کنند یا رسـوبات کف را مختـل می‌کنند. اکوسیسـتم‌های خشکی تحت تأثیر آشفتگی‌های ایجاد شده توسط علفخواران مثل ایجاد سـوراخ، حفاری، غوطه خوردن در گل اسـت. آشفتگی‌های متعادل تأثیرات متفاوت بسته به موقعیت فضایی دقیق یا فرم یا عوامل محیطی متنوع دارند (۶).

اگر نرمش‌پذیری خوب اسـت، پس چرا محـدود و اندک است؟

معمولاً محیط رشد گیاهان هتروژن است و گیاهان باید بتوانند بـه این شـرایط نامطلوب محیطی عـادت کنند، یـا از آن بگریزند. نرمش‌پذیری فنوتیپی مفهومی اسـت برای غلبه بر این نایکنواختی محیط زیست. گسترش گونه‌ها در محیط زیست در مواردی به توانایی واکنش‌های نرمش‌پذیر نسـبت به محیط بستگی دارد. علاوه بر این، نرمش‌پذیری فنوتیپی سبب تنوع فنوتیپیک می‌شود که ممکن است واگرایی سازشـی را تقویت کند. واکنش‌هـای نرمش‌پذیری گیاهان

در کم‌آبی یا کمبود مواد غذایی، قطر ریشهٔ گیاهان ممکن اسـت کاهش، اما در عین حال طول ریشه و سطح جذب آن افزایش یابد

نسـبت به محیط‌های متفاوت، بارها تحت عنوان ناسازگاری گزارش شده اسـت؛ در حالی که همیشه این‌طور نیسـت. نرمش‌پذیری در گونه‌ها و جمعیت‌های مختلف متفاوت است. نرمش‌پذیری نسبت به محیط، نتیجهٔ خالص واکنش‌های فعال و پنهان اسـت. ممکن است نرمش‌پذیـری یک صفت بالقوه زیاد، اما نرمش‌پذیری بالفعل به علت محدودیت منابع یا تنش‌های محیطی اندک باشد. علاوه بر آن، اکثر صفات فتوتیپی طی دورهٔ رشـد گیاه به‌طـور قابل ملاحظه‌ای تغییر می‌کند. این پدیـده دریفت تکوینی نامیده می‌شـود. بنابراین برای تخمین درست‌تر نرمش‌پذیری فتوتیپی باید تغییر فتوتیپی را نسبت به سن و اندازه در نظر گرفت.

در واقع در طبیعت نرمش‌پذیری به علت هزینه‌ها و محدودیت‌های آن اغلب کم‌تر از آنچه انتظار می‌رود، مشـــاهده می‌شـــود. هزینه‌های نرمش‌پذیری عبارت‌اند از:

- هزینه‌های حفظ مکانیسم‌های نرمش‌پذیری،
- هزینه‌های تولید صفات نرمش‌پذیر القایی،
- هزینه‌های کسب اطلاعات،
- بی‌ثباتی تکوینی صفات فنوتیپی محیطی،

هزینه‌های ژنتیک از طریق پیوستگی، پلیوتروپی یا اپی‌ستازی.

نرمش‌پذیری فنوتیپی به علت ارزش سازگاری‌اش، ممکن است کامل نباشد، بلکه به صورت تدریجی، در نتیجهٔ ارتباط ژنتیک با دیگر ویژگی‌هایـــی که تحت انتخاب قـــرار دارند، تکامل یابد. عقیده بر این است که گیاهان در شرایط طبیعی با چندین عامل اکولوژیک به‌طور همزمان سروکار دارند، اما نرمش‌پذیری فنوتیپی در اکثر بررسی‌هایی که برای بررســـی و اکنش‌های فنوتیپیک گیاهان انجام می‌شـــود، بر یک عامل غیر زنده، متمرکز است. نرمش‌پذیری نسبت به یک عامل می‌تواند تحت تأثیر دیگر عامل‌های زنده و غیر زنده‌ای قرار گیرد که همزمان در محیط‌های چند متغیره و پیچیده حضور دارند. عامل‌های محیطی دیگر منجر به کاهش بروز نرمش‌پذیری فتوتیپی می‌شوند(۶).

گیاهـــان نه فقط بـــرای تنظیم فنوتیپ خـــود، بلکه برای تغییر فنوتیپ‌های فرزندان نیز نسبت به شرایط محیطی واکنش نشان می‌دهند و در کیفیت و کمیت ذخیرهٔ دانه، ساختار یا بیوشیمی پوشش دانه و بافت‌های میوه تغییر به‌وجود می‌آورند

پی‌نوشت

1. Phenotipic Plasticity

منابع

1. Borges, R.M., 2009. Phenotypic plastivity and longevity in plants and animals: cause and effect? J.Biosci. 34(4), October 2009, 605-611.

2. Pigliucci, M., 2005.Evolution of phenotypic plasticity: Where are going now? Trends in Ecology and Evolution Vol.20 No.9 September 2005.

3. Sultan, S.E., 2000. Phenotipic plasticity for plant development, function and life history. December 2000, Vol.5 No. 12.

4. Sultan, S.E., 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. Evolution & Development 5:1, 25-33.

5. Sultan, S.E., 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. Perspectives in plant Ecoligy, Evolution and Systematics, Vol.6/4, pp. 227-233.

6. Valladares, F., et al. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. Nee phytologist (2007) 176: 749-763