

## ASPECTS REGARDING THE PHENOTYPIC PLASTICITY OF PLANTS

Lavinia Petrina BORȘEIU

West University of Timisoara, Faculty of Chemistry, Biology, Geography, Department of Biology-Chemistry, Pestalozzi 16, Timișoara

\*Corresponding author e-mail: [lavinia.borseiu93@e-uvt.ro](mailto:lavinia.borseiu93@e-uvt.ro)

Received 27 May 2019; accepted 17 December 2019

### ABSTRACT

*Phenotypic plasticity has become the target of a lot investigations with the methodological approaches utilized ranging from the molecular to whole organism. The study of phenotypic plasticity is innately interdisciplinary and encompasses aspects of ecology, development, evolution, behavior, genetics, genomics, and physiological systems at various levels of biological organization. Phenotypic plasticity was defined in different ways: as the ability of an organism to alter its phenotype in response to changes in environmental conditions; as the modification of developmental events by the environment; as the ability of one genotype to produce more than one phenotype when exposed to different environments. Even though phenotype plasticity is expressed in all organisms, it is more widely expressed in plants. In this article, we provide a brief historical outlook on phenotypic plasticity of plants and examine its potential adaptive significance.*

**KEY WORDS:** *phenotypic plasticity, environment*

Tema plasticității fenotipice este deosebit de complexă, tocmai de aceea cercetătorii nu ajung de obicei la aceleași concluzii, ajungându-se de multe ori la rezultate controversate. Plasticitatea fenotipică a fost definită ca o modificare a fenotipului, exprimată de un singur genotip existent în diverse medii. În mod special, mediul înconjurător poate aduce schimbări ale comportamentului individului, atât la nivel morfologic, cât și la nivel fiziologic, aceste modificări fiind deosebit de importante pentru supraviețuirea speciilor în condiții heterogene și condiții variabile (Zunzunegui, 2011). S-a recunoscut că plasticitatea fenotipică ar putea fi ea însăși sub control genetic și astfel să fie supusă la o presiune selectivă (Kooke et al, 2015). De asemenea, s-a demonstrat că nu există nici un motiv să se creadă că selecția variațiilor genetice și plastice ar necesita în mod special cuplarea (Scheiner &

Goodnight, 1985). Chiar dacă plasticitatea fenotipului este exprimată în toate organismele, aceasta este mai larg exprimată la plante (Ilanovici et al, 2010). Aceasta este atribuită sedentarismului plantelor și ontogeniei lor în care organele echivalente funcțional sunt produse secvențial în timpul creșterii (de exemplu, variații observate în mărimea, forma și frecvența apariției frunzelor în funcție de mediu, în special de disponibilitatea de nutrienți și umiditate, densitatea populației etc.).

Studiile privind plasticitatea fenotipică a plantelor a cunoscut o tendință de dezvoltare, astfel dacă inițial a fost concentrată asupra factorilor abiotici, în anii din urmă s-a pus accent pe răspunsul plantelor la modificările climatice existente la nivel global, schimbări datorate în special modului de utilizare al terenurilor și invazivității plantelor (Ilanovici et al, 2009; Gratani et al., 2014). Astfel, în contextul schimbărilor globale, întrebările fundamentale evolutive sunt axate pe modul în care plantele vor răspunde la aceste noi schimbări și mecanismele implicate în acest proces (Matesanz et al., 2010). În acest sens, pe fondul schimbărilor condițiilor globale, înțelegerea plasticității fenotipice va fi esențială pentru anticiparea modificărilor în distribuția speciilor, compoziției și productivității culturilor (Lande, 2009).

S-a demonstrat că, pentru anumite trăsături morfologice, plasticitatea fenotipică reflectă corelația genetică și trăsăturile care aparțin aceluiași set de caractere, acestea fiind mai puternic corelate genetic și fenotipic decât trăsăturile din seturi diferite (Waitt & Levin, 1998). Selecția pentru caracteristicile fotosintetice poate funcționa deseori în mod indirect, prin intermediul corelației cu alte trăsături, astfel marcându-se importanța vizualizării fenotipului ca o funcție morfologică, fiziologică și de istorie a vieții (Arntz & Deplh, 2001).

Kooke și colab. (2015) au arătat că trăsături precum aria frunzelor, timpul de înflorire și ramificarea rozetei prezintă o plasticitate variabilă în condiții neutre și saline, ceea ce sugerează că variația metilării ADN-ului poate juca un rol cheie în plasticitatea fenotipică. Capacitatea marcajelor epigenetice (metilarea ADN-ului, modificări ale histonelor etc.) de a modifica expresia genelor și mobilitatea elementelor transpozabile ar putea duce la o modulare fiziologică profundă care afectează starea de sănătate a plantelor.

Putem spune că sincronizarea dezvoltării plantelor poate fi ea însăși plastică și astfel multe dintre răspunsurile fenotipice la factorii de stres din mediul înconjurător, pot fi consecințe ale diminuării creșterii acestora datorită limitării resurselor (Dorn & Schmitt, 2000). Diferențele între specii și populații pot reflecta presiuni selective diferite asupra plasticității, limitări care acționează asupra maximizării plasticității fenotipice, sau o combinație între cele două (Valladares et al. 2007). Răspunsul plastic al unei

anumite trăsături poate fi mare, dar plasticitatea observată poate să fie redusă, prin diminuarea resurselor sau a factorilor de stres existenți în mediul înconjurător (Kleunen & Fischer, 2005).

Modul particular prin care un genotip variază în diverse medii, poate fi descris printr-o *normă reactivă*, care este determinată genetic (Larcher, 2003). Norma de reacție pentru orice trăsătură specifică a unui genotip poate fi vizualizată ca o linie sau o curbă bidimensională a valorii medii față de valoarea fenotipică. Plasticitatea fenotipică se remarcă ca o schimbare a pantei normei de reacție între populații sau specii înrudite sau derivate (Doughty, 1995; Gotthard & Nylin, 1995). O astfel de schimbare s-a observat că apare în natură între specii supuse la diferite presiuni de selecție (Cook & Johnson, 1968; Ghalambor & Martin, 2002). Plasticitatea este ceea ce face posibilă apariția unui fenotip indus de către mediu și în același timp un proces de selecție al acestui fenotip, într-un mediu nou, poate să ajungă să-l "fixeze" (asimilare genetică), prin modificarea formei normei de reacție (Pigliucci et al. 2006). Astfel, plasticitatea ar putea facilita expresia fenotipului relativ bine adaptat la condiții noi (de exemplu, după migrarea către noi zone geografice) îmbunătățind astfel performanța populației și rezultând asimilarea genetică a trăsăturilor în noul mediu, explicându-se în acest mod varietatea proceselor ecologice evolutive (Pigliucci et al. 2006). Observăm că acești indici pot facilita compararea diferitelor studii, seturi de specii sau populații, într-o anumită specie, prin luarea în considerare a datelor experimentale privind plasticitatea (Gratani et al. 2003). Cel puțin 17 indici diferiți au fost folosiți pentru măsurarea plasticității fenotipice, dar măsurătorile pot fi alterate și aplicate în diferite moduri. Majoritatea nu pot fi standardizate la nivelul trăsăturilor sau comparate între diferitele specii, complicând astfel comparația între studii (Valladares et al. 2006; Ianovici et al, 2015). Mai mult decât atât, măsurătorile de plasticitate fenotipică sunt strâns legate de context și pot să nu fie comparabile între diferite studii. Informațiile despre plasticitate sunt structurate astfel încât este dificilă analiza cantitativă și comparativă, astfel că Poorter a propus o metodă pentru a umple acest gol prin construirea unei baze de date de mari dimensiuni, care în prezent conține date cu privire la 800 de specii și 1000 de experimente. Baza de date servește ca punct de reper pentru viitoare încercări de fenotipare, precum și pentru modelarea efectelor schimbărilor globale asupra speciilor sălbatice și a culturilor (Poorter et al. 2010).

În ceea ce privește plasticitatea fiziologică, anatomică și morfologică, acestea joacă un rol diferit în adaptarea plantelor la schimbările de mediu, mai ales plasticitatea fiziologică și de istorie a vieții poate permite plantelor să crească și să se reproducă în medii variabile spațial sau temporal. Plasticitatea

fiziologică este mai strâns legată de o capacitate sporită de colonizare a zonelor deschise și neocupate, deoarece asigură ajustări ale schimbului de gaze, ca răspuns la modificările factorilor de mediu pe termen scurt. Astfel se evidențiază importanța plasticității fiziologice în aclimatizarea plantelor la medii adverse, în cazul în care plasticitatea morfologică și anatomică joacă un rol secundar. Altfel spus, plantele care cresc în condiții de stres tind să aibă un model morfologic conservator pentru a evita producerea unor structuri prea costisitoare pentru a fi susținute. Mai mult decât atât, plasticitatea morfologică este strâns legată de capacitatea sporită a plantelor de a crește în medii forestiere având un rol important în achiziționarea resurselor (Gratani, 2014).

Referitor la reacția plantelor la lumină, s-a observat că mediul heterogen luminos din coroana unei plante aduce diferiți factori de stres pentru frunzele aflate în diferite poziții ale coronamentului. Una din expresiile plasticității fenotipice a plantelor este modificarea trăsăturilor frunzei la gradientul de lumină și raportul roșu / roșu îndepărtat, din vîrf și până la baza coronamentului copacului, mai ales în timpul formării frunzelor (Larcher, 2003). Una dintre principalele trăsături morfologice care se schimbă ca răspuns la variațiile de lumină este aria specifică a frunzei (SLA, raportul dintre aria frunzei și masa frunzei uscate). Plasticitatea SLA presupune controlul morfogenetic al frunzelor care tind să mărească aria frunzei la umbră, pentru a intercepta mai multă lumină, în timp ce în mod contrar, există o limitare genetică sau fiziologică a volumului total al frunzei, precum și o limită a resurselor. SLA-ul reflectă grosimea frunzei și proporția relativă de asimilare, conducere și a țesuturilor mecanice (Dale & Causton, 1992). În mod special, grosimea totală, mărită a laminei la frunzele expuse la soare, comparată cu frunzele poziționate la umbră, se datorează în special parenchimului palisadic, parenchimului lacunar și grosimii țesutului epidermic, sugerând că structura internă a frunzei poate juca un rol important în captarea luminii (Evans, 1999, Ianovici, 2011a). Astfel, într-un studiu privind morfologia frunzelor angiospermelor lemnoase, Wylie a demonstrat că, în urma rezultatului umbrificării, grosimea frunzei a scăzut, în medie, cu 54%, volumul parenchimului palisadic cu 60%, iar grosimea epidermei cu 17% (Wylie, 1951). Totodată, McClendon et al. (1962) au demonstrat corespondența între grosimea frunzei și rata fotosintezei pe unitatea de suprafață a frunzei.

Frunzele expuse la soare, comparativ cu cele poziționate la umbră, în medie, au o rată mai mare de fotosinteză în zona bazală a frunzei, asociată cu un raport mai mare de clorofilă  $a/b$ , o capacitate de absorbție a luminii semnificativ mai mică, cu un grad mai scăzut de stivuire a tilacoizilor și o mai mare cantitate de azot pe unitatea de suprafață a frunzei, din moment ce

aproximativ jumătate din cantitatea de azot este investită în proteinele fotosintetice. Hirose și Werger (1987) sugerează că azotul variază cu disponibilitatea luminii în coroana plantelor în așa fel încât optimizează fotosinteza de zi cu zi. Astfel, depozitul de azot este legat de cantitatea de lumină, adică mai mult azot este alocat carboxilării în frunzele expuse la lumină și absorbția luminii în frunzele umbrite cu variații ale capacității fotosintetice (Yoshimura, 2010). Capacitatea fotosintezei și conținutul de azot sunt în general mai mari la frunzele expuse la o lumină mai puternică. Rata ridicată a fotosintezei la frunzele expuse la soare este susținută de conductanța mai mare a stomatelor și densitatea acestora, pentru maximizarea absorbției CO<sub>2</sub>. În mod contrar, ajustările trăsăturilor frunzelor la lumină scăzută cresc capacitatea de absorbție a luminii cu costul capacității fotosintetice care reduce pierderea de carbon prin respirație (Sack et al. 2006; Datcu et al, 2019).

Modificările în interceptarea luminii și în costurile generate de absorbția acesteia de-a lungul gradientului, de la partea de sus la partea de jos a plantei, indică mijloacele majore în investirea eficientă a cantității de lumină în plantă. Putem spune că, la scară largă, unghiul de înclinare a frunzelor și agregarea spațială a acestora sunt principalele metode de determinare a absorbției luminii, în timp ce, la distribuirea frunzelor pe coronament, și alocarea de biomasă a frunzelor, se modifică gradul de lumină în mod semnificativ (Niinemets, 2010). Plasticitatea coronamentului are un impact important asupra multor aspecte biologice ale copacului, și o potențială contribuție la schimbarea întregului coronament datorită efectelor razelor de lumina care trec prin acesta și a sursei de energie, carbon și echilibrul hidric din frunze. Putem spune că, într-un mediu heterogen, în aceeași plantă, plasticitatea poate juca un rol de adaptare la schimbările majore de climă, ca de exemplu în climatul mediteranean. Mai mult decât atât, variațiile trăsăturilor frunzelor, ca răspuns la gradientul de lumină, aduc schimbări importante ale coronamentului din diferite specii și tipuri de păduri (Wyka et al. 2012). Astfel se poate observa că în pădurile cu frunziș dens, straturile părții superioare absorb cea mai mare parte a radiației de intrare. În frunzele late și în pădurile de conifere din zona temperată, o medie de 3-10% din densitatea fluxului de fotoni penetrează foliajul. Gratani și Foti (1998) arată că, SLA-ul crește în medie cu 21% de la stratul dominat de copaci al unei păduri mixte de foioase, până la stratul dominant, ca răspuns la o scădere a nivelului de lumină. Aceeași tendință este măsurată de la stratul dominant de copaci al unei păduri de conifere din zona mediteraneană, la stratul dominat, cu o creștere a SLA-ului cu 54%, un raport al clorofilei mai mic cu 9,5% și rata de fotosinteză mai mică cu 86% (Gratani,

1997). Mai mult, Mendes et al. (2001) a analizat variațiile trăsăturilor morfologice și anatomice mari ale frunzei în condiții diferite de lumină pentru *Myrtus communis*, o specie sclerofilă, veșnic verde, care crește în zonele mediteraneene, identificând o creștere de 26% a SLA-ului de la soare la condițiile de umbră. Cu toate acestea, speciile diferite taxonomic, din același habitat împărtășesc adesea trăsături morfologice și fiziologice, reflectând o evoluție convergentă ca răspuns la factorii de mediu (Yadav et al. 2004, Ianovici et al, 2011). Plasticitatea largă în structura mezofilului în mod concertat cu alte trăsături, pare să permită acestor specii să facă față diferitelor regimuri de mediu și ocuparea unei game mai largi de habitate.

Toleranța la umbră este unul dintre cei mai importanți factori ecologici în ceea ce privește concurența interspecifică dintre copacii pădurilor din zona temperată. Toleranța la umbră a unei plante este definită ca lumina minimă la care o plantă poate supraviețui; cu toate acestea, numai o parte din plante se pot reproduce în aceste condiții. Astfel, o definiție biologică a toleranței la umbră trebuie să ia în considerare întreaga viață a plantei, de la perioada de creștere și supraviețuire până la reproducere (Valladares & Niinemets, 2008). În general, frunzele sunt mai subțiri la speciile tolerante decât la speciile cu intoleranță. Tendința globală în literatura de specialitate sugerează că speciile timpuriu-sucesionale și dependente de lumină sunt mai plastice decât speciile târziu-sucesionale și tolerante la umbră (Longuetud et al. 2013), dar cu toate acestea, există dovezi care indică faptul că ajustările nu sunt neapărat legate de starea succesională a speciei (Turnbull, 1991).

Numeroase studii se concentrează asupra aclimatizării proprietăților fotosintetice ale speciilor de plante la diferite condiții de lumină; cu toate acestea, rezultatele se contrazic uneori. De exemplu, *Coffea arabica* este un copac peren veșnic verde din pădurea africană considerat o specie dependentă de umbră. Matos et al. (2009) arată că plasticitatea trăsăturilor fiziologice și biochimice la *C. arabica* este mai importantă pentru aclimatizarea la variații de lumină decât plasticitatea trăsăturilor morfologice și anatomice. Cu toate acestea, Araujo et al. (2008) arată că incapacitatea aparentă a frunzelor umbrite ale *C. arabica* de a optimiza câștigul de carbon sub lumină scăzută și abilitatea frunzelor expuse la soare de a preveni fotoinhibiția în condiții de lumină puternică sunt în concordanță cu constatările că ele funcționează bine la expunerea completă la soare. Niinemets et al. (1998) au arătat că, în pădurile temperate de foioase, speciile diferă prin toleranță la umbră, *Corylus avellana* având toleranță ridicată, urmată de *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* și *Populus tremula*.

Wyka et al. (2007), prin compararea răsadurilor a două conifere (*Abies alba* cu toleranță la umbră și *Picea*, moderat tolerant la umbră) și două

angiosperme (*Fagus sylvatica* extrem de tolerant la umbră și *Acer pseudoplatanus* moderat tolerant la umbră) în doi ani de studii, au testat ipoteza că plasticitatea indusă de lumină a trăsăturilor fiziologice și anatomice a fost mai mică la speciile cu toleranță extremă la umbră decât la speciile cu toleranță moderată la umbră. Autorii au ajuns la concluzia că toleranța la umbră nu a fost un predictor consistent de plasticitate anatomică și că, pentru multe trăsături, diferențele dintre tratamentele de lumină au fost amplificate în al doilea an, arătând că ajustarea anatomică și fiziologică la umbră este un proces pe termen lung. De asemenea Valladares et al. (2002) au investigat plasticitatea fenotipică la două specii diferite prin toleranța la umbră (*Fagus sylvatica* - cea mai tolerantă la umbră și *Quercus robur*, mai dependentă de lumină), plecând de la ipoteza că speciile din umbră au o plasticitate mai mică decât speciile mai dependente de lumină, conform studiilor comparative ale altor plante lemnoase. În plus, alți autori au sugerat că o ipoteză alternativă este de asemenea posibilă (de exemplu, faptul că toleranța la umbră poate fi realizată prin plasticitate îmbunătățită) așa cum a susținut anterior pentru aceleași două specii (M. van Hees, 1997). Rezultatele au arătat o similaritate a plasticității fenotipice la cele două specii (*Q. robur* și *F. sylvatica*) datorită faptului că în timp ce *Q. robur* are o plasticitate fiziologică mai mare, *F. sylvatica* are o plasticitate morfologică mai mare.

Diferențele în structurile pădurii determină modificări în gradientul de lumină și în consecință, în prezența speciilor tolerante și intolerante la umbră. În mod special, pădurile de foioase pot conține un strat superior cu specii de copaci intolerante la umbră și un strat inferior cu specii de arbori tolerante la umbră. În pădurile mixte, speciile de foioase și conifere cu potențial ecologic contrastant pot ocupa straturi diferite (Ishii & Asano, 2010). Poorter și colaboratorii săi (2012) au analizat toleranța la umbră a unor specii de arbori care cresc în unele păduri din Spania, arătând că bolta mai largă, înălțimea mai mică și frunzele plate ale fagaceelor (*Quercus ilex*, *Quercus faginea*, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, *Quercus pyrenaica*, *Quercus suber*) îmbunătățesc toleranța lor la umbră în comparație cu pinaceele (*Pinus nigra*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinea*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris*, *Pinus uncinata*). În mod contrar, rezistența la foc, toleranța la uscăciune și plasticitatea alometrică a pinilor intoleranți la umbră, le-au crescut rapid gradul de ocupare a spațiilor deschise și ar putea fi relevante pentru a explica poziția dominantă ecologică a speciilor (Zavala et al. 2011). Speciile intolerante la umbră, *Populus tremuloides* și *Betula papyrifera*, specii comune în pădurile boreale și temperat reci din centrul și estul Americii de Nord, posedă trăsături care maximizează întregul schimb de

dioxid de carbon al plantelor, ceea ce duce la dezavantaje de creștere și supraviețuire pe termen lung în lumină foarte scăzută. Speciile tolerante la umbră, *Acer saccharum* și *Ostrya virginiana*, minimizează pierderea de CO<sub>2</sub> în lumină scăzută în detrimentul maximizării câștigurilor CO<sub>2</sub> în lumină puternică (Walters & Reich, 2000). Aceiași autori au concluzionat că speciile intolerante la umbră au plasticitate mai mare decât cele tolerante la umbră. Astfel, Ke și Werger (1999) au arătat că specia *Quercus aliena* var. *acutiserrata* este o specie dependentă de spații care are avantaj față de specia *Cyclobalanopsis multynervis* în lacunele forestiere și poieni, față de plasticitatea morfologică și fiziologică a răsadurilor. Capacitatea de a se aclimatiza la medii contrastante de lumină este deosebit de importante pentru speciile lemnoase tropicale, deoarece răsadurile de arbori cultivate în partea inferioară a pădurii sunt predispuse la experimentarea fotoinhibiției sub un nivel crescut de lumină prin formarea unui decalaj (Kitao et al. 2000). Iradierea ridicată în latitudini tropicale poate provoca fotoinhibiție cronică prin afectarea centrelor de reacție ale fotosistemului II în frunzele plantelor care au deschideri de decalaj (Osmond, 1994). Cu toate acestea, speciile variază în toleranța lor la umbră, la lumină mărită, după crearea de decalaj. Astfel, în pădurile de foioase din nordul Japoniei, *Quercus mongolica* var. *crispula* este o specie dependentă de spații mari, deoarece răsadurile sale ar putea supraviețui cel mult 12 ani sub un coronament închis, chiar dacă acestea pot germina în medii de lumină scăzută (Hayashi, 1985). Koike et al. (2010), într-o cercetare asupra speciilor timpuriu succesionale, speciilor mijlociu succesionale și tarziu succesionale, au arătat că potențialul de aclimatizare a speciilor era exprimat prin plasticitatea lor, care a fost strâns legată de capacitatea fotosintetică.

În ciuda presupunerii că frunzele din umbră se dezvoltă ca răspuns la lumină redusă, alți factori pot fi implicați, cum ar fi stresul temperaturii și al apei. Urmare a unui compromis morfologic, a fost emisă ipoteza cum că plantele nu pot tolera umbra combinată cu seceta (Vance & Zaerr, 1991). Cu toate acestea, Sack et al. (2003) au investigat șase specii (*Phillyrea latifolia*, *Rubia peregrina*, *Viburnum tinus*, *Ruscus aculeatus*, *Hedera helix* și *Smilax aspera*) care să facă față secetei puternice de vară, în coronamentul pădurilor mixte de *Quercus*, în sudul Spaniei. Toate speciile au persistat în umbră și convergeau în funcții care conferă toleranță la umbră plus secetă, prin reducerea cererii pentru resurse. În mod special, cererea de apă a fost redusă printr-o fracție de masă și un SLA scăzut spre moderat, în timp ce cererea pentru iradierea scăzută și apă a fost redusă printr-o frunză cu conținut mic și moderat de azot și frunze cu o durată lungă de viață lungă. În medie, SLA-ul este trăsătura cea mai puternic



corelată cu toleranța la umbră (Janse-Ten Klooster et al, 2007). Speciile generaliste care cresc într - un interval de umiditate și condiții de lumină dintr-o pădure, în medie, au o plasticitate morfologică mai mare decât speciile specializate. În mod particular, *Shorea disticha*, care apare în cele mai multe zone din pădurile de conifere și care se extinde în majoritatea zonelor din Asia de Sud și de Sud – Est, are o plasticitate mai mare decât *Shorea trapezifolia*, care se limitează la pantele inferioare ale văilor din interiorul pădurii și *Shorea worthingtonii* care este limitată la zone mai înalte.

Selecția pe termen lung poate duce la dezvoltarea adaptărilor morfologice și fiziologice la mediul înconjurător generator de diferențieri în trăsăturile funcționale ale ecotipului (Kawecki & Ebert, 2004). Adaptările genotipului la condițiile mediului înconjurător, sunt denumite ecotipuri (Hufford & Mazer, 2003). Atunci când mediile în interiorul unei zone de distribuție a unei specii diferă, este puțin probabil ca un singur fenotip să confere plasticitate în toate situațiile (Ianovici et al, 2013; Ianovici et al, 2017). Distincția dintre plasticitatea fenotipică și adaptarea locală a unui ecotip este bazată în principal asupra analizei genetice și experimentele. În mod special, diferențierea genetică spațială de-a lungul gradientului climatic a fost cercetată pentru multe specii precum și pentru formațiunile ecotipice. De exemplu, ecotipurile pentru *Pinus taeda*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica* și *Quercus coccifera* au caracteristici adaptive care sunt conduse probabil de clima din zona de unde provin. Mai mult decât atât, speciile cu limite geografice extinse au potențialul de a prezenta o variație fiziologică, morfologică, fenologică și rată de creștere intraspecifică mai mare. Astfel, în unele studii s-au comparat plantele și frunzele în ceea ce privește plasticitatea trăsăturilor răsadurilor de *Quercus ilex* din diferite zole ale Italiei și crescute într-o grădină oarecare. *Quercus ilex* este un conifer cu rădăcini puternice și mari, specie distribuită în bazinul mediteranean cu o extindere de 6.000 km longitudinal din Maroc până în Franța. Această specie este limitată la sud din cauza creșterii secetei din timpul verii, iar la altitudine asociată cu temperaturi scăzute. Rezultatele arată că răsadurile dintr-o zonă mai serică au o toleranță mai mare la stresul secetei și având o suprafață mai mare a frunzei care limitează transpirația și o sensibilitate mai mare a stomatelor la modificările potențialului hidric, permițând un conținut mai mare de apă în frunză (RWC). În mod contrar, suprafața foliară redusă pare să fie cea mai bună trăsătură de adaptare, ca răspuns la stresul la frig din timpul iernii la limita nordică a zonei de distribuție (Gratani et al, 2014). Astfel, în timp ce condițiile favorabile de mediu cresc plasticitatea fenotipică a trăsăturilor morfologice și fiziologice la *Q. ilex*, condițiile mai puțin favorabile (de exemplu, frigul și seceta) permit specializarea. Michaud et al. (1992) au

observat o structură genetică omogenă a *Q. ilex* în regiunea mediteraneană, cu variații geografice ușoare datorate izolării (și anume Africa de Nord și Sicilia), care susține ipoteza că *Q. ilex* corespunde unei singure entități genetice. Conform acestor ipoteze, Balaguer et al. (2001) arată că plasticitatea fenotipică variază în funcție de zona geografică a *Quercus coccifera* și în rândul populațiilor, ceea ce sugerează că diferențierea ecotipică a *Q. coccifera* contează pentru apariția sa în habitate contrastante. Wen et al. (2009) au studiat originea și evoluția culturii de soia, investigând diversitatea genetică, diferențierea geografică și relația genetică între ecotipuri de soia cultivate (*Glycine max*) și sălbatice (*G. soja*), care cresc în China. Rezultatele au arătat că strămoșii sălbatici din sudul Chinei ar putea fi strămoșii comuni ai tuturor speciilor cultivate de soia. Cu toate acestea, exploatarea unor noi habitate poate fi asociată cu pierderea de plasticitate și evoluția specializării (Price et al, 2003).

Adaptarea speciilor la variațiile geografice depind de cele mai multe ori de variațiile genetice ale surselor de semințe. Nahum et al. (2008) au arătat că ecotipurile de *Pistacia lentiscus* cresc în diverse habitate de-a lungul unui gradient climatic în Israel, nu au nici un model de diferențiere genetică ecologică și diferențele morfologice și fiziologice există probabil datorită plasticității fenotipice. Prin urmare, plasticitatea adaptivă poate extinde toleranța la mediu, contribuind la o largă distribuție a *P. lentiscus* în jurul regiunii mediteraneene (Gratani et al, 2013). În același timp, Emery et al. (1994) arată că ecotipuri de *Stellaria longipes*, specie perenă erbacee care crește de-a lungul unui gradient altitudinal pe platou montan din tundra alpină, are o plasticitate mai mică decât ecotipul din preerie. Pentru a determina cu precizie modelele de plasticitate și a investiga implicațiile ecologice și evolutive, este important să se înțeleagă mai bine contextul de mediu în care sunt exprimate fenotipurile.

Impactul încălzirii globale asupra ecosistemelor terestre s-a dovedit a fi mai mare în tundra arctică și regiunile montane înalte, decât în zonele de latitudine joasă (Larcher et al. 2010). În mod particular, rata preconizată a încălzirii globale în ecosistemele montane este de așteptat să fie de până la trei ori mai mare decât rata medie globală a încălzirii înregistrată în timpul secolului al 20-lea. Scenariile pentru secolul al 21-lea prognozează reducerea habitatului alpin și pierderea multor plante montane europene (Engler et al, 2011). Mai mult decât atât, reducerea speciilor și diversitatea ar putea schimba dinamica comunității prin modificarea abilităților competitive ale speciilor.

Unele studii indică un potențial de adaptare substanțial așa cum este reflectată de estimările pentru trăsături ereditare ce pot fi selectate (Savolainen et al. 2004). Cu toate acestea, există puține informații despre potentialul

adaptiv în medii care sunt în mod special amenințate de schimbările climatice, cum ar fi zonele montane de mare altitudine (Ianovici, 2012).

O scădere drastică a zonei de distribuție sau chiar dispariția speciilor de plante poate fi consecința proceselor de migrație spre altitudini mai mari. Ratele și modelele acestora vor depinde foarte mult de preferința habitatului unei anumite specii și de trăsăturile sale funcționale (Pauli et al, 2003). Gradientii abrupti de mediu și distribuția neuniformă a habitatelor duc la izolarea spațială, dimensiuni mici ale populațiilor și restricționează fluxul genetic. Astfel, s-a emis ipoteza cum că populațiile speciilor de plante pot persista în zonele lor curente și de asemenea rezistă la schimbările de mediu în cazul în care acestea au o bună capacitate de adaptare. Într-un studiu comparativ, realizat de Gratani et al. (2012) pe două populații de *Crepis pygmaea* ssp. *pygmaea* și *Isati apennina* crescând la altitudini diferite, cercetătorii au lansat întrebarea dacă plasticitatea trăsăturilor morfologice și fiziologice ar putea fi indicatoare asupra potențialului adaptiv pentru supraviețuire în viitor la încălzirea globală. Rezultatele subliniază că *C. pygmaea* are o plasticitate semnificativ mai mare a trăsăturilor fiziologice și morfologice decât *I. apennina*. Astfel, creșterea prezisă a temperaturii aerului ar putea conduce *C. pygmaea* și *I. apennina* la altitudini mai mari, cu *C. pygmaea* favorizată de plasticitatea mai mare. Măsura în care SLA-ul este fenotipic plastic sau fixat genetic are implicații importante pentru supraviețuirea populațiilor în cazul schimbării condițiilor de mediu (Scheepens et al, 2010).

Creșterea temperaturii aerului și a concentrației dioxidului de carbon pe parcursul ultimelor decenii a determinat noi condiții de mediu, care ar putea acționa ca un puternic agent al selecției naturale, printre speciile favorizate fiind cele cu plasticitate fenotipică, rezultând o competiție între speciile invazive și speciile native (Dukes, 2007; Ianovici et al, 2013). Plasticitatea fenotipică a speciilor native și invazive în pădurile de foioase atestă răspunsul speciilor la variațiile de lumină. *Q. robur* (o specie nativă) și *R. pseudoacacia* (o specie invazivă) au o plasticitate fiziologică similară. Cu toate acestea, plasticitatea morfologică și anatomică mai mare la *R. pseudoacacia* față de *Q. robur* confirmă capacitatea de a coloniza pădurile și de a crește cu succes atât în straturile dominante cât și în celelalte.

Speciile introduse prezintă frecvent mici variații genetice în mediul nou din cauza strangulării genetice (Barrett & Richardson, 1986). Chiar și cu variații genetice, adaptarea locală poate să nu apară în cazul în care selecția este slabă sau imprevizibilă, sau dacă fluxul genetic considerabil apare între populații (Antonovics, 1976). În ciuda acestor limitări, adaptarea locală contribuie de multe ori la succesul plantelor introduse în noile medii (Durand & Goldstein, 2001). În acord cu această ipoteză, Niinemets et al. (2003) prezintă

plasticitatea mai mare a plantei invazive *Rhododendron ponticum* față de specia nativă *Ilex aquifolium* în medii iluminate puternic, mecanismul fotosintezei permițând producția unei suprafețe mai mari a frunzei cu caracteristici fotosintetice și de folosire egală a luminii.

Plasticitatea fenotipică înaltă în strategiile fotoprotective și performanța speciei invazive *Taraxacum officinale* îmbunătățește capacitatea competitivă în medii alpine, având în vedere că intensitatea luminii este una dintre condițiile cele mai importante de-a lungul gradientelor altitudinali. Plantele de *T. officinale* de la altitudini mai mari, în cazul în care condițiile de lumină sunt mai variabile, posedă o plasticitate mai mare decât plantele de la altitudini mai mici, ceea ce sugerează că plasticitatea trăsăturilor ecofiziologice va fi una dintre principalele strategii pentru colonizarea mediilor cu condiții de iluminare variabile (Ianovici, 2016; Datcu et al, 2018).

Adaptabilitatea înaltă se poate datora fie strategiei de adaptare la fluctuațiile de resurse în regiunea nativă sau la o evoluție rapidă în medii noi, după colonizare (Yeh & Price, 2004). Davidson et al. (2011) arată că speciile invazive sunt mai plastice în răspunsul lor la o disponibilitate mai mare a resurselor decât cele native, dar această plasticitate este doar uneori asociată cu un beneficiu și speciile native mențin o homeostazie mai mare atunci când se compară creșterea între disponibilitatea mică și medie de resurse. Funk (2008) a investigat răspunsurile plastice a cinci perechi de specii native în medii cu resurse reduse ale insulelor hawaiene și a constatat că rata maximă de fotosinteză și concentrația organică de azot din frunze au fost pozitiv legate de aptitudinea speciilor invazive, ca răspuns la disponibilitatea de azot.

Din moment ce plasticitatea adaptivă poate permite anumitor specii să colonizeze diverse zone ecologice fără timp necesar pentru adaptare locală, aceasta poate spori invazivitatea lor și răspândirea geografică rapidă. Cu toate acestea, în ciuda eforturilor de-a lungul ultimelor decenii, mecanismele evolutive care duc la invazivitate rămân neclare (Ianovici, 2011b). Molina-Montenegro et al. (2012) arată că speciile invazive au o plasticitate semnificativ mai mare decât speciile native. În mod contrar, Drenovsky et al. (2012) sugerează că speciile indigene și invazive pot avea trăsături funcționale similare care să demonstreze capacitatea comparativă pentru a răspunde la schimbări în disponibilitatea resurselor. În plus, Godoy et al. (2011) arată că, în ciuda argumentelor rezonabile în favoarea conectării plasticității fenotipice la invazia plantelor, nici un model general între plasticitatea fenotipică și invazivitate nu a apărut. DeWalt et al. (2004) au testat ipoteza că arbustul tropical *Clidemia hirta* este mai abundent în Insulele Hawaii decât în zona native (Costa Rica), din cauza diferențelor genetice în achiziționarea

resurselor, alocarea și plasticitatea fenotipică între genotipurile native și introduse. Cu toate acestea, rezultatele subliniază faptul că schimbările genetice în utilizarea resurselor, alocare sau plasticitate nu contribuie la diferențele în abundența și distribuția în habitat.

O plasticitate mărită nu poate crește plasticitatea nonadaptivă sau poate chiar să o reducă, precum și corelarea între diferitele trăsături ale plantelor poate să confere invazivitate prin reducerea costurilor de maladaptativitate și/sau trăsături plastic nonadaptive (Poot & Lambers, 2008; Datcu et al, 2017). Bastlová și Květ (2002) au evidențiat variabilitatea fenotipică în populațiile native de *Lythrum salicaria*, o specie eurasiatică care a invadat cu succes zonele umede din America de Nord, concurând cu specii de plante native. Autorii au arătat că plante care provin din zonele eurasiatice mai sudice sunt mai asemănătoare cu plantele invazive din America de Nord decât cu plantele din zonele eurasiatice nordice. Variabilitatea caracteristicilor de creștere în întregul gradient nord-sud, în interiorul zonei native poate rezulta din adaptarea pe termen lung la condițiile predominante de mediu, în special lungimea zilei. Mai mult decât atât, variabilitatea unor caracteristici de creștere (de exemplu, greutatea uscată și numărul de ramificații laterale, greutatea rădăcinii uscate), atât între, cât și în cadrul populațiilor eurasiatice, indică o creștere a răspunsului plastic la condițiile locale de mediu.

#### BIBLIOGRAFIE

- Antonovics J. 1976. The nature of limits to natural selection, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 63: 224–247.
- Araujo W. L., Dias P. C., Moraes G. A. B. K. et al. 2008. Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions, *Plant Physiology and Biochemistry*, 46 (10): 884–890.
- Arntz M. A., Delph L. F. 2001. Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations, *Oecologia*, 127 (4): 455–467.
- Balaguer L., Martinez-Ferri E., Valladares F. et al. 2001. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment, *Functional Ecology*, 15 (1): 124–135.
- Barrett S. C. H., Richardson B. J. 1986. Genetic attributes of invading species, in *Ecology of Biological Invasions*, R. H. Groves and J. J. Burdon, Eds., pp. 21–33.
- Bastlová D., Květ J. 2002. Differences in dry weight partitioning and flowering phenology between native and non-native plants of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.), *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 197 (5): 332-340
- Bradshaw D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants, *Advances in Genetics*, 13: 115–155.
- Cook S. A., Johnson M. P. 1968. Adaptation to heterogeneous environments. I. Variation in heterophylly in *Ranunculus flammula*, *Evolution*, 22: 496–516.
- Dale M. P., Causton D. R. 1992. The ecophysiology of *Veronica chamaedrys*, *V. montana* and *V. officinalis*. I. Light quality and light quantity, *Journal of Ecology*, 80 (3): 483–492.

**BORȘEIU:** Aspects regarding the phenotypic plasticity of plants

- Datcu A.D., Ianovici N., Alexa E., Sala F. 2019. Nitrogen fertilization effects on some gravimetric parameters for wheat. *AgroLife Scientific Journal*. 8 (1): 87-92
- Datcu A.D., Tanase R.M., Ianovici N. 2018. Biomass Allocation Parameters in *Taraxacum officinale*. *Proceedings OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE ON LIFE SCIENCES*, 411-417.  
[https://www.researchgate.net/profile/Nicoleta\\_Ianovici/publication/328890363\\_Biomass\\_Allocation\\_Parameters\\_in\\_Taraxacum\\_officinale/links/5be9d3d9299bf1124fce1786/Biomass-Allocation-Parameters-in-Taraxacum-officinale.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Nicoleta_Ianovici/publication/328890363_Biomass_Allocation_Parameters_in_Taraxacum_officinale/links/5be9d3d9299bf1124fce1786/Biomass-Allocation-Parameters-in-Taraxacum-officinale.pdf)
- Datcu A.-D., Sala F., Ianovici N. 2017. Studies regarding some morphometric and biomass allocation parameters in the urban habitat on *Plantago major*. *Research Journal of Agricultural Science*. 49 (4): 96-102
- Davidson M., Jennions M., Nicotra A. B. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis, *Ecology Letters*, 14 (4): 419–431.
- DeWalt S. J., Denslow J. S., Hamrick J. L. 2004. Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*, *Oecologia*, 138 (4): 521–531.
- Dorn L. A., Pyle E. H., Schmitt J. 2000. Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs, *Evolution*, 54 (6): 1982–1994.
- Doughty P. 1995. Testing the ecological correlates of phenotypically plastic traits within a phylogenetic framework, *Acta Oecologica*, 16 (4): 519–524.
- Drenovsky R. E., Grewell B. J., D'Antonio C. M. et al. 2012. A functional trait perspective on plant invasions, *Annals of Botany*, 110: 141–153.
- Dukes J. S. 2007. Tomorrow's plant communities: different, but how? *New Phytologist*, 176 (2): 235–237.
- Durand L. Z., Goldstein G. 2001. Photo-synthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii, *Oecologia*, 126 (3): 345–354.
- Emery R. J. N., Reid D. M., Chinnappa C. C. 1994. Phenotypic plasticity of stem elongation in two ecotypes of *Stellaria longipes*: the role of ethylene and response to wind, *Plant, Cell and Environment*, 17 (6): 691–700.
- Engler R., Randin C. F., Thuiller W. et al. 2011. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe, *Global Change Biology*, 17 (7): 2330–2341.
- Evans J. R. 1999. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO<sub>2</sub> between chloroplasts, *New Phytologist*, 143 (1): 93–104.
- Funk J. L. 2008. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment, *Journal of Ecology*, 96 (6): 1162–1173.
- Ghalambor C. K., Martin T. E. 2002. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses, *Behavioral Ecology*, 13 (1): 101–108.
- Godoy O., Saldana A., Fuentes N., Valladares F., Gianoli E. 2011. Forests are not immune to plant invasions: phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest, *Biological Invasions*, 13 (7): 1615–1625.
- Gotthard K., Nylin S. 1995. Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history, *Oikos*, 74 (1): 3–17.
- Gratani L. 1997. Canopy structure, vertical radiation profile and photosynthetic function in a *Quercus ilex* evergreen forest, *Photosynthetica*, 33 (1): 139–149.
- Gratani L. 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors, *Advances in Botany*, <http://dx.doi.org/10.1155/2014/208747>

- Gratani L., Catoni R., Pirone G., Frattaroli A. R., Varone L. 2012. Physiological and morphological leaf trait variations in two Apennine plant species in response to different altitudes, *Photosynthetica*, 50 (1): 15–23.
- Gratani L., Catoni R., Varone L. 2013. Morphological, anatomical and physiological leaf traits of *Q. ilex*, *P. latifolia*, *P. lentiscus*, and *M. communis* and their response to Mediterranean climate stress factors, *Botanical Studies*, 54: 1–12.
- Gratani L., Foti I. 1998. Estimating forest structure and shade tolerance of the species in a mixed deciduous broad-leaved forest in Abruzzo, Italy, *Annales Botanici Fennici*, 35 (2): 75–83.
- Gratani L., Meneghini M., Pesoli P., Crescente M. F. 2003. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy, *Trees—Structure and Function*, 17 (6): 515–521.
- Hayashi K. 1985. Growth characteristics and silviculture in *Quercus mongolica* var. *crispula* Blume, in *Handbook for Hardwood*, K. Sakaguchi, Ed., pp. 122–128, Association For Promotion of Forest Science, Tokyo, Japan.
- Hirose T., Werger M. J. A. 1987. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy,” *Oecologia*, 72 (4): 520–526.
- Hufford K. M., Mazer S. J. 2003. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration, *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (3): 147–155.
- Ianovici N, 2011a. Histoanatomical and ecophysiological studies on some halophytes from Romania - *Plantago maritima*, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 14: 1-14
- Ianovici N, 2012. Researches on anatomical adaptations of the alpine plants - *Plantago atrata*, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, XV (1): 1-18
- Ianovici N, Birsan M.V., Tudorică D., Balița A. 2013. Fagales pollen in the atmosphere of Timișoara, Romania (2000-2007), *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, XVI (2), 115-134
- Ianovici N, Birsan M.V., Tudorică D., Balița A. 2013. Fagales pollen in the atmosphere of Timișoara, Romania (2000-2007), *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, XVI (2), 115-134
- Ianovici N, Latis A., Rădac A. 2017. Foliar traits of *Juglans regia*, *Aesculus hippocastanum* and *Tilia platyphyllos* in urban habitat. *Romanian Biotechnological Letters*. 22 (2): 12400-12408
- Ianovici N, Novac I.D., Vlădoiu D., Bijan A., Ionașcu A., Sălășan B., Rămuș I. 2009. Biomonitoring of urban habitat quality by anatomical leaf parameters in Timișoara, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 12:73-86
- Ianovici N, Sinitean A., Faur A. 2011. Anatomical properties of *Plantago arenaria*, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 14: 23-34
- Ianovici N, Țărău G., Todosi A.L., Iriza E., Danciu A., Țolea L., Tudosie D., Munteanu F., Bogdan D., Ciobănică V. 2010. Contributions to the characterization of *Plantago* species from Romania. Review, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 13: 37-76
- Ianovici N, Vereș M., Catrina R.G., Pîrvulescu A.M., Tănase R.M., Datcu D.A 2015. Methods of biomonitoring in urban environment: leaf area and fractal dimension. *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 18 (2):169-178.
- Ianovici N. 2011b. Approaches on the invasive alien taxa in Romania - *Ambrosia artemisiifolia* (ragweed) II, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 14: 93-112
- Ianovici N. 2016. *Taraxacum officinale* (Asteraceae) in the urban environment: seasonal fluctuations of plants traits and their relationship with meteorological factors. *Acta Agrobotanica*. DOI: 10.5586/aa.1677.

**BORŞEIU:** Aspects regarding the phenotypic plasticity of plants

- Ishii H., Asano S. 2010. The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests, *Ecological Research*, 25 (4): 715–722.
- Janse-Ten Klooster S. H., Thomas E. J. P., Sterck F. J. 2007. Explaining interspecific differences in sapling growth and shade tolerance in temperate forests, *Journal of Ecology*, 95 (6): 1250–1260.
- Kawecki T. J., Ebert D. 2004. Conceptual issues in local adaptation, *Ecology Letters*, 7 (12): 1225–1241.
- Ke G., Werger M. J. A. 1999. Different responses to shade of evergreen and deciduous oak seedlings and the effect of acorn size, *Acta Oecologica*, 20 (6): 579–586.
- Kitao M., Lei T. T., Koike T., Tobita H., Maruyama Y. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes, *Plant, Cell and Environment*, 23 (1): 81–89.
- Koike T., Kitao M., Maruyama Y., Mori S., Lei T. T. 2001. Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile, *Tree Physiology*, 21 (12-13): 951–958.
- Kooke R, Johannes F, Wardenaar R, Becker F, Etcheverry M, Colot V, Vreugdenhil D, Keurentjes JJ. 2015. Epigenetic basis of morphological variation and phenotypic plasticity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*. 27(2):337-48. doi: 10.1105/tpc.114.133025
- Lande R. 2009. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation, *Journal of Evolutionary Biology*, 22 (7): 1435–1446.
- Larcher W. 2003. *Physiological Plant Ecology*, Springer, Berlin, Germany, 4th edition.
- Larcher W., Kainmuller C., Wagner J. 2010. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures, *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205 (1): 3–18.
- Longuetaud F., Piboule A., Wernsdorfer H., Collet C. 2013. Crown plasticity reduces inter-tree competition in a mixed broadleaved forest, *European Journal of Forest Research*, 132: 621–634.
- Matesanz S., Gianoli E., Valladares F. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants, *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206: 35–55.
- Matos F. S., Wolfgramm R., Goncalves F. V., Cavatte P. C., Ventrella M. C., DaMatta F.M. 2009. Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree, *Environmental and Experimental Botany*, 67 (2): 421–427.
- McClendon J. H. 1962. The relationship between the thickness of deciduous leaves and their maximum photosynthetic rate, *American Journal of Botany*, 49: 320–322.
- Mendes M. M., Gazarini L. C., Rodrigues M. L. 2001. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments—effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations, *Environmental and Experimental Botany*, 45 (2): 165–178.
- Michaud H., Lumaret R., Romane F. 1992. Variation in the genetic structure and reproductive biology of holm oak populations, *Vegetatio*, 99-100 (1): 107–113.
- Molina-Montenegro M. A., Penuelas J., Munne-Bosch S., Sardans J. 2012. Higher plasticity in ecophysiological traits enhances the performance and invasion success of *Taraxacum officinale* (dandelion) in alpine environments, *Biological Invasions*, 14 (1): 21–33.
- Nahum S., Inbar M., Neeman G., Ben-Shlomo R. 2008. Phenotypic plasticity and gene diversity in *Pistacia lentiscus* L. along environmental gradients in Israel, *Tree Genetics and Genomes*, 4 (4): 777–785.



- Niinemets U. 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance, *Ecological Research*, 25 (4): 693–714.
- Niinemets U., Kull O., Tenhunen J. D. 1998. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance, *Tree Physiology*, 18 (10): 681–696.
- Niinemets U., Valladares F., Ceulemans R. 2003. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites, *Plant, Cell and Environment*, 26 (6): 941–956.
- Osmond C. B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparison of shade and sun plants, in *Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field*, N. R. Baker and J. R. Bowyer, Eds., pp. 1–24, BIOS Scientific Publishers, Lancaster, UK.
- Pauli H., Gottfried M., Grabherr G. 2003. Effect of climate change on the alpine and nival vegetation of the Alps, *Journal of Mountain Ecology*, 7: 9–12.
- Pigliucci M., Murren C. J., Schlichting C. D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation, *Journal of Experimental Biology*, 209 (12): 2362–2367.
- Poorter H., Niinemets U., Walter A., Fiorani F., Schurr U. 2010. A method to construct dose-response curves for a wide range of environmental factors and plant traits by means of a metaanalysis of phenotypic data, *Journal of Experimental Botany*, 61 (8): 2043–2055.
- Poorter L., Lianes E., Moreno-de las Heras M., Zavala M. A. 2012. Architecture of Iberian canopy tree species in relation to wood density, shade tolerance and climate, *Plant Ecology*, 213 (5): 707–722.
- Poot P., Lambers H. 2008. Shallow-soil endemics: adaptive advantages and constraints of a specialized root-system morphology, *New Phytologist*, 178 (2): 371–381.
- Price T. D., Qvarnstrom A., Irwin D. E. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: 1433–1440.
- Sack L., Grubb P. J., Maranon T. 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain, *Plant Ecology*, 168 (1): 139–163.
- Sack L., Melcher P. J., Liu W. H., Middleton E., Pardee T. 2006. How strong is intracanalopy leaf plasticity in temperate deciduous trees? *American Journal of Botany*, 93 (6): 829–839.
- Savolainen O., Bokma F., Garcia-Gil R., Komulainen P., Repo T. 2004. Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus Sylvestris* to climatic changes, *Forest Ecology and Management*, 197 (1–3): 79–89.
- Scheepens J. F., Frei E. S., Stocklin J. 2010. Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes, *Oecologia*, 164 (1): 141–150.
- Scheiner S. M., Goodnight C. J. 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*, *Evolution*, 38: 845–855.
- Turnbull M. H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species, *Oecologia*, 87 (1): 110–117.
- Valladares F., Chico J., Aranda I. et al. 2002. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity, *Trees—Structure and Function*, 16 (6): 395–403.
- Valladares F., Gianoli E., Gomez J. M. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity, *New Phytologist*, 176 (4): 749–763.

**BORŞEIU:** Aspects regarding the phenotypic plasticity of plants

- Valladares F., Niinemets U. 2008. Feature of complex nature and consequences, Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 39: 237–257.
- Valladares F., Sanchez-Gomez D., Zavala M. A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications, Journal of Ecology, 94 (6): 1103–1116.
- van Hees F. M. 1997. Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought, Annales des Sciences Forestieres, 54 (1): 9–18.
- van Kleunen M., Fischer M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants, New Phytologist, 166 (1): 49–60.
- Vance N. C., Zaerr J. B. 1991. Influence of drought stress and low irradiance on plant water relations and structural constituents in needles of *Pinus ponderosa* seedlings, Tree Physiology, 8: 175–184.
- Waitt D. E., Levin D. A. 1998. Genetic and phenotypic correlations in plants: a botanical test of Cheverud's conjecture, Heredity, 80 (3): 310–319.
- Walters M. B., Reich P.B. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade, Ecology, 81 (7): 1887–1901.
- Wen Z., Ding Y., Zhao T., Gai J. 2009. Genetic diversity and peculiarity of annual wild soybean (*G. soja* Sieb. et Zucc.) from various eco-regions in China, Theoretical and Applied Genetics, 119 (2): 371–381.
- Wyka T. P., Oleksyn J., Zytkowski R., Karolewski P., Jagodzinski A. M., Reich P. B. 2012. Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species, Oecologia, 170: 11–24.
- Wyka T., Robakowski P., Zytkowski R. 2007. Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance, Tree Physiology, 27 (9): 1293–1306.
- Wylie R. B. 1951. Principles of foliar organization shown by sunshade leaves from ten species of deciduous dicotyledonous trees, American Journal of Botany, 36: 355–361.
- Yadav R. K. P., Bosabalidis A. M., Vokou D. 2004. Leaf structural features of Mediterranean perennial species: plasticity and life formspecificity, Journal of Biological Research, 2: 21–34.
- Yeh P. J., Price T. D. 2004. Adaptive phenotypic plasticity and the successful colonization of a novel environment, American Naturalist, 164: 531–542.
- Yoshimura K. 2010. Irradiance heterogeneity within crown affects photosynthetic capacity and nitrogen distribution of leaves in *Cedrela sinensis*, Plant, Cell and Environment, 33 (5): 750–758.
- Zavala M. A., Espelta J. M., Caspersen J., Retana J. 2011. Interspecific differences in sapling performance with respect to light and aridity gradients in mediterranean pine-oak forests: implications for species coexistence, Canadian Journal of Forest Research, 41 (7): 1432–1444.
- Zunzunegui M., Barradas M. C. D., Ain-Lhout F., Alvarez-Cansino L., Esquivias M. P., Novo F. G. 2011. Seasonal physiological plasticity and recovery capacity after summer stress in Mediterranean scrub communities, Plant Ecology, 212 (1): 127–142.