

# „GDZIE CIEMNO TAM PRZYJEMNO?” SKAŻENIE ŚWIATŁEM A SUKCES REPRODUKCYJNY ROŚLIN

DOI 10.34658/9788366741461.1

**Marcin Zych**

Ogród Botaniczny, Wydział Biologii, Uniwersytet Warszawski  
*marcin.zych@uw.edu.pl*

**Streszczenie:** Rośliny są uzależnione od sygnałów środowiskowych sterujących ich rozwojem. Na przykład światło warunkuje efektywną fotosyntezę oraz rejestrowanie informacji o porze dnia i roku. Sztuczne światło nocą (ALAN) wyraźnie zmienia naturalne cykle światła/ciemności, co wpływa na kondycję fizjologiczną roślin i ich relacje ekologiczne. ALAN może działać bezpośrednio, poprzez modyfikację procesów fizjologicznych, takich jak fotosynteza czy naprawa uszkodzeń powodowanych przez czynniki stresowe, oraz poprzez modyfikowanie przebiegu procesów fenologicznych, takich jak kwitnienie bądź dojrzewanie owoców. Możliwy jest także wpływ pośredni związany ze zmienną reakcją zwierząt wchodzących z roślinami w różne powiązania ekologiczne, zarówno o charakterze antagonistycznym, jak i mutualistycznym. Wszystkie te procesy wpływają na sukces reprodukcyjny roślin, co ma znaczenie biologiczne (stabilność populacji roślinnych, trwałość ekosystemów) oraz ekonomiczne (produkcja żywności).

**Słowa kluczowe:** ALAN, mutualizm, relacje międzygatunkowe, roślinożerność, zapylanie

## 1. Wstęp

Jako organizmy osiadłe, rośliny są uzależnione od sygnałów środowiskowych sterujących ich rozwojem. Jednym z najważniejszych z nich jest światło, które jest konieczne do efektywnego prowadzenia procesu fotosyntezy oraz do rejestrowania informacji o środowisku, np. porze dnia czy roku. Ewolucja odpowiedzi fizjologicznej roślin zachodziła zasadniczo w dość stałym dwudziestoczerogodzinnym cyklu światła i ciemności oraz, z wyjątkiem obszarów tropikalnych, w warunkach zmieniającej się sezonowo długości dnia [1]. W trakcie ewolucji rośliny wykształciły więc szereg fotoreceptorów, które umożliwiają rejestrację sygnałów świetlnych emitowanych w różnych częściach spektrum fal elektromagnetycznych.

Jesteśmy ciągle dalecy od pełnego poznania podłoża molekularnego tych zagadnień, ale dla modelowego gatunku *Arabidopsis thaliana* opisano i scharakteryzowano istnienie jedenastu różnych fotoreceptorów, które absorbują światło w różnych zakresach widma [2]. Na przykład kryptochromy reagują na światło fioletowo-niebiesko-zielone (zakres fal 390–530 nm) [3], fototropiny są aktywne głównie w świetle niebieskim [4], natomiast maksimum absorpcji fitochromu A, w zależności od formy, przypada w świetle czerwonym (650–670 nm) i/lub dalekiej czerwieni (705–740 nm) [5]. Niestety, ze szczególnym natężeniem od początków XX wieku, coraz powszechniejsze zastosowanie zewnętrznych sztucznych źródeł światła w okolicach osiedli ludzkich, zakładów przemysłowych i rozwijającej się sieci dróg wyraźnie zmienia naturalne okołodobowe i sezonowe cykle światła/ciemności [6].

Powszechność zastosowania sztucznego oświetlenia powoduje, że obecnie niektóre obszary globu nawet na 100% powierzchni doświadczają zanieczyszczenia światłem. Aż 23% powierzchni lądów pomiędzy 75°N a 60°S, 88% powierzchni Europy i prawie 50% powierzchni USA doświadczą jasnych nocy [7]. Ponieważ antropogeniczne źródła emitują światło, które pokrywa się w dużej części z maksimami absorpcji fotoreceptorów roślinnych i jest rejestrowane przez organizmy zwierzęce, zanieczyszczenie światłem może indukować zmiany fizjologiczne lub behawioralne i wpływać w różnoraki sposób na wiele gatunków organizmów żywych [8, 9, 10]. Spośród nich to rośliny stanowią fundament ziemskich łańcuchów troficznych oraz stanowią podstawę diety ludzkiej, zatem badanie wpływu sztucznego światła emitowanego nocą (ALAN; od ang. *Artificial Light At Night*) na rośliny ma ogromne znaczenie poznawcze, ale także praktyczne. Należy tu jednak od razu zauważyć, że liczba badań w tej dziedzinie jest ciągle niezwykle skąpa.

O ile wpływ ALAN na fotosyntezę wydaje się, w świetle dostępnych badań, relatywnie niewielki i możliwy do zaobserwowania głównie w sytuacjach, w których organy fotosyntetyczne (liście) znajdują się w niewielkiej odległości od silnych źródeł światła (np. korony drzew pod przyulicznymi latarniami), o tyle nawet krótka ekspozycja na światło w nocy może wywołać wyraźną odpowiedź fizjologiczną roślin związaną, na przykład, z zakłóceniem fotoperiodu [1]. Efekty to, na przykład, nienaturalnie długie zachowywanie liści przez narażone na ALAN rośliny normalnie tracące liście na zimę, wcześniejsze pęknięcie pąków po okresie zimowego spoczynku, zahamowanie lub przyspieszenie kwitnienia i wzrostu [2].

Wszystkie te efekty mogą przekładać się na stan fizjologiczny roślin i wpływać na ich sukces reprodukcyjny. Przykładowo, w eksperymencie wykonanym na komonicy błotnej *Lotus pedunculatus* (rodzina bobowate, *Fabaceae*) wykazano, że obecność nocą pomarańczowego światła o fizycznych parametrach identycznych z emitowanym przez standardowe lampy sodowe, stosowane w oświetleniu przyulicznym, hamowało kwitnienie nawet o 25%. Nieco słabszy efekt, choć również zauważalny, miało zastosowanie białego światła emitowanego przez źródła LED [11]. Podobne skutki, około 50% redukcję kwitnienia, zaobserwowano w dzikiej populacji endemicznego wydmowego gatunku kanaryjskiego *Traganum moquinii* (rodzina bobowate, *Fabaceae*), rosnącej w naturalnym siedlisku narażonym na ALAN [12].

Słabo zbadaną kwestią, na którą także warto zwrócić uwagę w kontekście kondycji roślin, jest wpływ ALAN na procesy naprawy uszkodzeń powodowanych stresorami środowiskowymi. Należy do nich na przykład ozon  $O_3$ , do którego powstawania przyczynia się, między innymi, ruch uliczny [13]. Wiadomo, że stężenie ozonu może mieć wyraźnie negatywne efekty na rośliny, związane z uszkodzeniami liści [14] oraz prowadzić do obniżenia ich sukcesu reprodukcyjnego [15]. Obecnie, uszkodzenia różnych gatunków roślin spowodowane ozonem są powszechnie obserwowane na wielu kontynentach [16, 17, 18], ze szczególną intensywnością na półkuli północnej [19]. Efekt ten przypisywany jest długim letnim dniom, które nie pozwalają roślinom na przeprowadzenie skutecznych procesów naprawczych zachodzących w tkankach roślinnych w ciemności [19].

Eksperymentalne badania prowadzone na trzech gatunkach koniczyny (*Trifolium*) wykazały, że w warunkach świetlnych odpowiadających narażeniu roślin na permanentne oświetlenie uliczne poziom uszkodzeń liści spowodowanych ozonem jest znacząco wyższy [20]. Oznacza to, że wraz ze wzrostem ALAN zwiększa się prawdopodobieństwo uszkodzeń roślin powodowanych ozonem, co może znacząco wpływać na ich stan fizjologiczny i, w efekcie, sukces reprodukcyjny. Temat ten, niestety, praktycznie nie doczekał się jednak żadnych badań eksperymetalnych.

Reakcja roślin na zmieniające się nocą parametry świetlne ma wpływ także na relacje ekologiczne, które łączą te organizmy ze zwierzętami odgrywającymi w ekosystemach rolę antagonistów (gatunki roślinożerne) lub mutualistycznych partnerów – zapylaczy kwiatów czy zwierzęta rozprzestrzeniające nasiona. Na przykład, w opisywanym wcześniej eksperymencie z koniczą zastosowano także wariant z wyspecjalizowanym roślinożercą *L. pedunculatus* – mszycą *Acyrtosiphon pisum* – w którym zaobserwowano sezonowy spadek populacji tego roślinożercy. Nastąpiło to w wyniku ograniczenia wzrostu i reprodukcji przez roślinę żywicielską, co wskazuje na efekty kaskadowe w ekosystemie [11].

Powyższy przykład oraz inne doniesienia pokazują, że zmiana reżimu świetlnego może powodować wręcz przebudowę niektórych ekosystemów, w których rośliny mają znaczący udział. W niniejszej pracy skupiono się właśnie na tych relacjach oraz ich wpływie na szeroko rozumiany sukces reprodukcyjny roślin (produkcję kwiatów i owoców/nasion).

## 2. Relacje ekologiczne

W układach ekologicznych światło może wpływać na stan roślin na drodze procesów zachodzących na zasadzie regulacji *bottom-up* (kontrola przez zasoby), *top-down* (kontrola przez gatunek antagonistyczny, na przykład roślinożercę) lub relacji pozatroficznych, w których powiązania międzygatunkowe, takie jak zapylenie kwiatów, modyfikowane są przez sztuczne światło [11].

Biorąc pod uwagę opisane wyżej efekty fizjologiczne wywoływane przez ALAN u roślin, można spodziewać się, że zmiana reżimu świetlnego może ograniczać lub stymulować wzrost pewnych gatunków roślin, co w sposób bezpośredni wpłynie na

przykład na liczebność roślinożerców [11]. Efekt *bottom-up* nie musi kończyć się jednak wyłącznie na jednym poziomie interakcji, lecz może dotyczyć także innych poziomów troficznych, na przykład drapieżców. Zjawisko takie zaobserwowano, przykładowo, w badaniach prowadzonych w europejskich półnaturalnych ekosystemach łąkowych, w których eksperymentalnie manipulowano bogactwem gatunkowym oraz funkcjonalną różnorodnością roślin. Dla części roślinożernych bezkręgowców (prostoskrzydłe), wraz ze spadkiem bogactwa gatunkowego roślin zanotowano spadek liczebności ich populacji, a wzrost funkcjonalnej różnorodności roślinności korelował dodatnio z liczebnością bezskrzydłych mszyc oraz ujemnie z aktywnością części drapieżnych stawonogów [21].

W przypadku efektów *top-down*, znane są zjawiska gromadzenia się lub lokalnego wzrostu liczebności populacji drapieżców przy źródłach światła [22]. Może to prowadzić do zwiększonej presji na ofiary, na przykład gatunki roślinożerców, lub unikania przez nie obszarów obfitujących w drapieżniki, co z kolei zmniejszy presję na rośliny, umożliwiając im skuteczniejszą reprodukcję [11]. Jak dotąd brak jednak eksperymentalnych badań potwierdzających te hipotezy.

### 3. Zapylenie kwiatów

Relacje nieantagonistyczne najłatwiej przedstawić na przykładzie zapylenia kwiatów przez zwierzęta, z których część, na przykład nietoperze (*Chiroptera*, rodziny *Pteropodidae* i *Phyllostomidae*) czy motyle nocne (*Lepidoptera*), powszechnie znane są jako gatunki nocne. Grupa zapylaczy, aktywna po zmroku, jest jednak znacznie większa i obejmuje także niektóre pszczołowate (*Apidae*), chrząszcze (*Coleoptera*), muchówki (*Diptera*), przyłżeńce (*Thysanoptera*) oraz – marginalnie – niektóre inne kręgowce związane z kwiatowym pokarmem [23, 24, 25].

Grupa nocnych zapylaczy jest bardzo słabo poznana, a obecne dane wskazują, że jest ich niewiele ponad 1000 gatunków, choć liczba ta wydaje się znacznie niedoszacowana [24]. Podobnie, nieznaną jest nawet przybliżona liczba gatunków roślin, które podlegają zapyleniu przez owady aktywne po zmroku. Dostępne dane wskazują, że nocne zapylenie występuje u 30% rodzin roślin okrytozalążkowych, jednak reprezentacja zapylianych nocą roślin jest nierównomierna: należy do nich aż 97% rodzin charakteryzujących się fotosyntezą C3, 2/3 rodzin o fotosyntezie CAM i 71% rodzin dwuliściennych o fotosyntezie C4, z wyraźną nadreprezentacją gatunków kserofitycznych, czyli występujących w siedliskach ubogich w wodę. Taki obraz wskazywałby, że nocne kwitnienie i zapylenie może być przystosowaniem do ograniczania stresu wodnego [26].

Z całą pewnością jednak wśród zapylianych nocą gatunków znajdują się zarówno rośliny uprawne, jak i ważne kulturowo czy ginące i zagrożone. Do tej pierwszej grupy można zaliczyć na przykład bananowce *Musa*, agawę *Agave tequilana*, duriana *Durio zibethinus* i muszkatołowiec korzenny *Myristica fragrans* (prawdopodobnie częściowo także kawę *Coffea arabica*, bakłażana *Solanum melongena* czy awokado *Persea americana*). Wśród zapylianych przez zwierzęta nocne roślin o wartości kulturowej

wymienia się *Paullinia cupana* znaną jako guarana, będącą w Ameryce Południowej źródłem kofeiny czy jaśminowce *Jasminum sp.* służące – szczególnie w Azji – do aromatyzowania napojów oraz przedstawiciele rodzaju wiciokrzew *Lonicera sp.* [24].

Warto tu jednak zauważyć, że rośliny odwiedzane przez zapylacze nocne są często atrakcyjne także dla zwierząt aktywnych za dnia, co w części może łagodzić ewentualne ograniczenie lub zmianę aktywności tych pierwszych [27]. Z kolei dla wielu gatunków uprawnych nie prowadzono nigdy obserwacji nocnych zapylaczy, więc ich rola może być znacząco zaniżona. Pokazuje to przykład borówki wąskolistnej *Vaccinium angustifolium*, w której przypadku dopiero niedawno ustalono, że dzienne owady są około ¼ skuteczniejsze w zapylaniu kwiatów, jednak wyłącznie nocne zapylanie zapewnia ok. 30-procentowy sukces reprodukcyjny rośliny, natomiast masa owoców zapylanych przez dzienne i nocne owady nie różni się statystycznie [28].

Niestety, dane, w których uwzględniano by ekosystemową rolę nocnych zapylaczy są bardzo skąpe. Przykładowo, badania prowadzone w Szkocji ujawniły, że około 25% spośród 103 odławianych gatunków motyli nocnych przenosi pyłek kilkunastu gatunków roślin, jednak zdecydowana większość z tych owadów specjalizuje się na jednym, konkretnym gatunku [29]. Dość zbieżne wyniki uzyskano także dla nocnej sieci zapyleń na archipelagu Balearów, gdzie ok 21% odławianych dorosłych motyli nocnych z rodziny sówkowatych (*Noctuidae*) przenosiło na swoich ciałach ładunki pyłku. Owady odwiedzały 27 taksonów roślin (wiadomo jednak, że z uwagi na zastosowaną metodę – analizę mikroskopową pyłku, która nie pozwala na rozróżnienie ziaren pyłku blisko spokrewnionych roślin – faktycznie gatunków pokarmowych było więcej, patrz [30]), ale aż 46% wizyt odbywało się na kwiatach niewielkiego drzewa z rodziny wrzosowatych (*Ericaceae*) chruściny jagodnej (*Arbutus unedo*) [31].

Autorzy ostatniego opracowania konkludują o wysokiej generalizacji zarówno gatunków motyli, jak i roślin. Inny obraz nocnej sieci zapyleń opisano dla górskich ekosystemów z Himalajów (Indie Północno-Wschodnie). Spośród 140 stwierdzonych tam gatunków motyli nocnych przenoszących pyłek roślin aż 65% charakteryzowało się wysoką efektywnością zapylania roślin z 21 rodzin taksonomicznych. Dominującą grupą wśród motyli byli przedstawiciele rodziny miernikowców (*Geometridae*), najaktywniejsi na wysokości 2000–2500 m n.p.m. [32]. Z powyższych przykładów wynika, że nocne sieci zapyleń mogą charakteryzować się znaczącą zmiennością geograficzną, szczególnie, jeżeli chodzi o proporcje gatunków roślin uzależnionych od zapylaczy aktywnych nocą.

Od dłuższego czasu wiadomo już, że ALAN może znacząco modyfikować zachowanie zwierząt nocnych oraz negatywnie wpływać na ich procesy fizjologiczne [33]. Mechanizmy reakcji na światło są różne w zależności od grupy taksonomicznej i zostały już szeroko przedyskutowane w literaturze [8, 9, 24, 34, 35, 36].

Zmiany takie są istotne z punktu widzenia procesów reprodukcyjnych roślin, ponieważ globalnie szacunki wskazują, że blisko 90% gatunków roślin okrytozalążkowych wykorzystuje zwierzęta w procesie transportu pyłku pomiędzy kwiatami, co skutkuje zapylaniem, a następnie zapłodnieniem [37]. Konsekwencją efektywnego

zapylenia kwiatów jest produkcja przez rośliny nasion i owoców, co gwarantuje stabilność ich populacji. Zaburzenie tych relacji może zaś skutkować zjawiskiem określanym jako limitacja pyłkiem (ang. *pollen limitation*), czyli suboptymalną produkcją nasion spowodowaną niewystarczającą ilością pyłku lub pyłkiem złej jakości [38, 39].

Eksperymentalne badania prowadzone w Europie przez Knop *et al.* [27] wykazały, że nocne światło LED zmniejsza o 62% aktywność na kwiatkach owadów nocnych, skutkując eliminacją z zanieczyszczonej światłem sieci zapyleń blisko 1/3 gatunków zapylaczy. Dla uwzględnionego w szczegółowej analizie gatunku ostrożeńa łąkowego (*Cirsium olearaceum*, rodzina *Asteraceae*) zanotowano z kolei 13% spadek sukcesu reprodukcyjnego mierzonego stopniem zawiązywania nasion. Co ciekawe, roślina ta jest odwiedzana zarówno przez owady nocne, jak i dzienne, a uzyskane wyniki świadczą, że ograniczenie nocnych odwiedzin na kwiatkach nie jest kompensowane przez dzienne zapylacze.

W przypadku południowoamerykańskiego krzewu *Erythrostemon gilliesii* (rodzina *Fabaceae*) zaobserwowano, że osobniki narażone na największe zanieczyszczenie światłem oraz rosnące pod niskim okapem drzew otrzymywały najmniejsze ładunki pyłku na znamionach słupka [40], a efektywność zapyłania rosła wraz z oddalaniem się od źródeł światła [41].

Odmienne skutki zanieczyszczenia światłem (i hałasem) odnotowano natomiast dla europejskiej byliny lepnicy białej (*Silene latifolia*, rodzina *Caryophyllaceae*). Rośliny oświetlane przez całą noc wykazywały wyższy sukces w zapyłaniu kwiatów niż te utrzymywane w ciemności lub oświetlane przez część nocy. W zależności od zastosowanego źródła światła – lamp sodowych lub LED – różnice ujawniały się w zależności od reżimu oświetlenia. W przypadku całonocnego oświetlenia nie zanotowano różnic pomiędzy typami oświetlenia, natomiast w wariacie oświetlanym przez część nocy lepsze wyniki zanotowano dla roślin oświetlanych lampami sodowymi. W badaniach zauważono także, że efekt działania dziennych i nocnych zapylaczy był komplementarny, choć owady aktywne nocą odpowiadały za większą frakcję zapyleń (53%) niż dzienne (38%) [42].

pozytywne skutki ALAN zaobserwowano także dla neotropikalnego drzewa puchowca pięciopręcikowego (*Ceiba pentandra*, rodzina *Malvaceae*). Choć i w tym badaniu zaobserwowano spadek aktywności zapylaczy – tym razem nietoperzy – to nie przekładało się to na późniejszy spadek efektywności zapyłania. Autorzy zanotowali wręcz pozytywne efekty zanieczyszczenia światłem na sukces reprodukcyjny puchowca, co tłumaczone jest lepszą kondycją fotosyntetyczną i przedłużonym sezonem wegetacyjnym roślin pozwalającym utrzymać więcej owoców i nasion [43]. Stawiałoby to pod znakiem zapytania wcześniejsze sugestie o zanieczywalnym wpływie ALAN na aktywność fotosyntetyczną roślin w warunkach naturalnych [1, 27].

## 4. Podsumowanie

Dotychczasowe badania wskazują, że sztuczne światło nocą (ALAN) może znacząco wpływać na sukces reprodukcyjny roślin kwiatowych. Wpływ ten może zachodzić bezpośrednio, poprzez modyfikację procesów fizjologicznych, takich jak fotosynteza czy naprawa uszkodzeń powodowanych przez czynniki stresowe (np. podwyższone stężenie ozonu), oraz poprzez modyfikowanie przebiegu procesów fenologicznych, takich jak kwitnienie bądź dojrzewanie owoców. Możliwy jest także wpływ pośredni związany ze zmienną reakcją zwierząt wchodzących z roślinami w różne powiązania ekologiczne, zarówno o charakterze antagonistycznym, jak i mutualistycznym. W tym pierwszym przypadku modyfikacja zachowania może dotyczyć bezpośrednio antagonistów, np. roślinożerców. Ułatwiając im odnajdywanie roślin stanowiących pożywienie, ALAN wpływałby na obniżenie sukcesu reprodukcyjny roślin. Alternatywnie, światło może modyfikować zachowanie drapieżników, powodując na przykład ich agregację w oświetlonych miejscach, co z kolei wpływałoby na redukcję liczebności ich ofiar, a więc mniejszą presję na rośliny. Podobne efekty mogą dotyczyć relacji z zapylaczami wykazującymi różną wrażliwość na ALAN.

Dostępne dane pokazują, że finalne reakcje mogą być pozytywne lub negatywne, a kierunek zmian jest specyficzny gatunkowo. Zbyt skąpe dane eksperymentalne nie pozwalają jednak na obecnym etapie wyciągać bardziej ogólnych wniosków dotyczących, na przykład, podobnej reakcji blisko spokrewnionych taksonów. Biorąc pod uwagę ekosystemową i ekonomiczną wagę procesów reprodukcyjnych roślin, studia dotyczące wpływu ALAN na rozmnażanie tych organizmów powinny być jednym z globalnych priorytetów badawczych.

## Literatura

- [1] Bennie J., Davies T.W., Cruse D., Gaston K.J., *Ecological effects of artificial light at night on wild plants*, *Journal of Ecology*, 2016, 104(3), s. 611–620, DOI: 10.1111/1365-2745.12551.
- [2] Briggs W.R., *Physiology of plant responses to artificial lighting*, [w:] *Ecological consequences of artificial night lighting*, C. Rich, T. Longcore (eds.), Washington, DC: Island Press, 2006. s. 389–412.
- [3] Ahmad M., Grancher N., Heil M., Black R.C., Giovani B., Galland P., Lardemer D., *Action Spectrum for Cryptochrome-Dependent Hypocotyl Growth Inhibition in Arabidopsis*, *Plant Physiology*, 2002, 129(2), s. 774–785, DOI: 10.1104/ss.010969.
- [4] Christie J.M., *Phototropin Blue-Light Receptors*, *Annual Review of Plant Biology*, 2007, 58(1), s. 21–45, DOI: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103951.
- [5] Casal J.J., Candia A.N., Sellaro R., *Light perception and signalling by phytochrome A*, *Journal of Experimental Botany*, 2013, 65(11), s. 2835–2845, DOI: 10.1093/jxb/ert379.
- [6] Cinzano P., Falchi F., Elvidge C.D., *The first world atlas of the artificial night sky brightness*, *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 2001, 328, s. 689–707.

- [7] Falchi F., Cinzano P., Duriscoe D., Kyba C.C.M., Elvidge C.D., Baugh K., Portnov B.A., Rybnikova N.A., Furgoni R., *The new world atlas of artificial night sky brightness*, Science Advances, 2016, 2(6), s. 25, DOI: 10.1126/sciadv.1600377.
- [8] Longcore T., Rich C., *Ecological light pollution*, Frontiers in Ecology and the Environment, 2004, 2(4), s. 191–198, DOI: 10.1890/1540-9295(2004)002[0191:ELP] 2.0.CO;2.
- [9] Gaston K.J., Bennie J., Davies T.W., Hopkins J., *The ecological impacts of nighttime light pollution: a mechanistic appraisal*, Biological Reviews, 2013, 88(4), ss. 912–927, DOI:10.1111/brv.12036.
- [10] Davies T.W., Duffy J.P., Bennie J., Gaston K.J., *The nature, extent, and ecological implications of marine light pollution*, Frontiers in Ecology and the Environment, 2014, 12(6), s. 347–355, DOI: 10.1890/130281.
- [11] Bennie J., Davies T.W., Cruse D., Inger R., Gaston K.J., *Cascading effects of artificial light at night: resource-mediated control of herbivores in a grassland ecosystem*, Philosophical Transactions of the Royal Society B—Biological Sciences, 2015, 370(1667), s. 9, DOI: 10.1098/rstb.2014.0131.
- [12] Viera-Pérez M., Hernández-Calvento L., Hesp P.A., Santana-del Pino A., *Effects of artificial light on flowering of foredune vegetation*, Ecology, 2019, 100(5), art no. e02678, DOI: 10.1002/ecy.2678.
- [13] Munir S., Chen H., Ropkins K., *Modelling the impact of road traffic on ground level ozone concentration using a quantile regression approach*, Atmospheric Environment, 2012, 60, s. 283–291.
- [14] Pell E.J., Schlaghauser C.D., Artega R.N., *Ozone-induced oxidative stress: Mechanisms of action and reaction*, Physiologia Plantarum, 1997, 100(2), s. 264–273, DOI: 10.1034/j.1399-3054.1997.1000207.x.
- [15] Black V.J., Black C.R., Roberts J.A., Stewart C.A., *Impact of ozone on the reproductive development of plants*, New Phytologist, 2000, 147(3), s. 421–447, DOI: 10.1046/j.1469-8137.2000.00721.x
- [16] Mills G., Hayes F., Simpson D., Emberson L., Norris D., Harmens H., Buker P., *Evidence of widespread effects of ozone on crops and (semi-)natural vegetation in Europe (1990–2006) in relation to AOT40-and flux-based risk maps*, Global Change Biology, 2011, 17(1), s. 592–613, DOI: 10.1111/j.1365-2486.2010.02217.x.
- [17] Novak K., Skelly J.M., Schaub M., Krauchi N., Hug C., Landolt W., Bleuler P., *Ozone air pollution and foliar injury development on native plants of Switzerland*, Environmental Pollution, 2003, 125(1), s. 41–52, DOI: 10.1016/s0269-7491(03)00085-x.
- [18] Feng Z.Z., Sun J.S., Wan W.X., Hu E.Z., Calatayud V., *Evidence of widespread ozone-induced visible injury on plants in Beijing, China*, Environmental Pollution, 2014, 193, s. 296–301, DOI: 10.1016/j.envpol.2014.06.004.
- [19] Vollsnes A.V., Eriksen A.B., Otterholt E., Kvaal K., Oxaal U., Futsaether C.M., *Visible foliar injury and infrared imaging show that daylength affects short-term recovery after ozone stress in Trifolium subterraneum*, Journal of Experimental Botany, 2009, 60(13), s. 3677–3686, DOI: 10.1093/jxb/erp213.
- [20] Futsaether C.M., Vollsnes A.V., Kruse O.M.O., Otterholt E., Kvaal K., Eriksen A.B., *Effects of the Nordic Photoperiod on Ozone Sensitivity and Repair in Different Clover Species*



*Studied Using Infrared Imaging*, *Ambio*, 2009, 38(8), s. 437–442, DOI: 10.1579/0044–7447–38.8.437.

- [21] Koricheva J., Mulder C.P.H., Schmid B., Joshi J., Huss-Danell K., *Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands*, *Oecologia*, 2000, 125(2), s. 271–282, DOI: 10.1007/s004420000450.
- [22] Davies T.W., Bennie J., Gaston K.J., *Street lighting changes the composition of invertebrate communities*, *Biology Letters*, 2012, 8(5), s. 764–767, DOI: 10.1098/rsbl.2012.0216.
- [23] Willmer P., *Pollination and floral ecology*, Princeton and Oxford: Princeton University Press, 2011.
- [24] Macgregor C.J., Scott–Brown A.S., *Nocturnal pollination: an overlooked ecosystem service vulnerable to environmental change*, *Emerging Topics in Life Sciences*, 2020, 4(1), s. 19–32, DOI: 10.1042/etls20190134.
- [25] Cordeiro G.D., Liporoni R., Caetano C.A., Krug C., Martínez-Martínez C.A., Martins H.O.J., Cardoso R.K.O.A., Araujo F.F., Araújo P.C.S., Oliveira R., Schindwein C., Warrant E.J., Dötterl S., Alves dos Santos L., *Nocturnal Bees as Crop Pollinators*, *Agronomy*, 2021, 11(5), s. 1014.
- [26] Borges R.M., Somanathan H., Kelber A., *Patterns and Processes in Nocturnal and Crepuscular Pollination Services*, *The Quarterly Review of Biology*, 2016, 91(4), s. 389–418, DOI: 10.1086/689481.
- [27] Knop E., Zoller L., Ryser R., Gerpe C., Hörler M., Fontaine C., *Artificial light at night as a new threat to pollination*, *Nature*, 2017, 548(7666), s. 206–209, DOI: 10.1038/nature23288.
- [28] Cutler G.C., Reeh K.W., Sproule J.M., Ramanaidu K., *Berry unexpected: Nocturnal pollination of lowbush blueberry*, *Canadian Journal of Plant Science*, 2012, 92(4), s. 707–711, DOI: 10.4141/cjps2012–026.
- [29] Devoto M., Bailey S., Memmott J., *The ‘night shift’: nocturnal pollen–transport networks in a boreal pine forest*, *Ecological Entomology*, 2011, 36(1), s. 25–35, DOI: 10.1111/j.1365–2311.2010.01247.x.
- [30] Jędrzejewska-Szmek K., Zych M., *Flower–visitor and pollen transport networks in a large city: structure and properties*, *Arthropod–Plant Interactions*, 2013, 7(5), s. 503–516, DOI: 10.1007/s11829–013–9274–z.
- [31] Ribas-Marquès E., Díaz–Calafat J., Boi M., *The role of adult noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae) and their food plants in a nocturnal pollen–transport network on a Mediterranean island*, *Journal of Insect Conservation*, 2022, 26, s. 243–255, DOI: 10.1007/s10841–022–00382–7.
- [32] Singh N., Lenka R., Chatterjee P., Mitra D., *Settling moths are the vital component of pollination in Himalayan ecosystem of North–East India, pollen transfer network approach revealed*, *Scientific Reports*, 2022, 12(1), s. 2716, DOI: 10.1038/s41598–022–06635–4.
- [33] Zych M., Ryniewicz J., *Nocna zmiana: w jaki sposób zanieczyszczenie światłem wpływa na mutualistyczne relacje roślin i ich zapylaczy?*, [w:] *Zanieczyszczenie światłem. Źródła, obserwacje, skutki*, Kotarba A.Z. (red.), Warszawa: Centrum Badań Kosmicznych PAN, 2019, s. 55–68.

- [34] Grubisic M., van Grunsven R.H.A., Kyba C.C.M., Manfrin A., Hölker F., *Insect declines and agroecosystems: does light pollution matter?*, *Annals of Applied Biology*, 2018, 173(2), s. 180–189, DOI: 10.1111/aab.12440.
- [35] Falcón J., Torriglia A., Attia D., Viénot F., Gronfier C., Behar-Cohen F., Martinsons C., Hicks D., *Exposure to Artificial Light at Night and the Consequences for Flora, Fauna, and Ecosystems*, *Frontiers in Neuroscience*, 2020, 14, art no. 602796, DOI: 10.3389/fnins.2020.602796.
- [36] Briolat E.S., Gaston K.J., Bennie J., Rosenfeld E.J., Troscianko J., *Artificial nighttime lighting impacts visual ecology links between flowers, pollinators and predators*, *Nature Communications*, 2021, 12(1), s. 4163, DOI: 10.1038/s41467-021-24394-0.
- [37] Ollerton J., Winfree R., Tarrant S., *How many flowering plants are pollinated by animals?*, *Oikos*, 2011, 120(3), s. 321–326, DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x.
- [38] Knight T.M., Steets J.A., Vamosi J.C., Mazer S.J., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R., Johnston M.O., Mitchell R.J., Ashman T.-L., *Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process*, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005, 36, s. 467–497, DOI: 10.2307/30033813.
- [39] Ashman T.-L., Knight T.M., Steets J.A., Amarasekare P., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R., Johnston M.O., Mazer S.J., Mitchell R.J., Morgan M.T., Wilson W.G., *Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences*, *Ecology*, 2004, 85(9), s. 2408–2421, DOI: 10.1890/03-8024.
- [40] Bariles J.B., Cocucci A.A., Soteras F., *Pollination and fitness of a hawkmoth-pollinated plant are related to light pollution and tree cover*, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2021, 134(4), s. 815–822, DOI: 10.1093/biolinnean/blab114.
- [41] Soteras F., Camps G.A., Costas S.M., Giaquinta A., Peralta G., Cocucci A.A., *Fragility of nocturnal interactions: Pollination intensity increases with distance to light pollution sources but decreases with increasing environmental suitability*, *Environmental Pollution*, 2022, 292, art. 118350, DOI: 10.1016/j.envpol.2021.118350.
- [42] Macgregor C.J., Pocock M.J.O., Fox R., Evans D.M., *Effects of street lighting technologies on the success and quality of pollination in a nocturnally pollinated plant*, *Ecosphere*, 2019, 10(1), art. e02550, DOI:10.1002/ecs2.2550.
- [43] Dzul-Cauich H.F., Munguía-Rosas M.A., *Negative effects of light pollution on pollinator visits are outweighed by positive effects on the reproductive success of a bat-pollinated tree*, *The Science of Nature*, 2022, 109(1), s. 12, DOI: 10.1007/s00114-021-01783-5.

## SOME LIKE IT DARK? IMPACT OF LIGHT POLLUTION ON PLANT REPRODUCTIVE SUCCESS

**Abstract:** Plants depend on environmental signals that control their development. For example, light is essential for efficient photosynthesis and for capturing information about the time of day and year. Artificial light at night (ALAN) clearly changes the natural light/dark cycles, which affects the physiological condition of plants and their ecological relationships. ALAN can act directly by modifying physiological processes such as photosynthesis or repairing stress-induced damage, and by modifying phenological processes, eg. flowering or fruit ripening. An indirect influence related to the variable reaction of animals involved in various ecological relationships, both antagonistic and mutualistic, with plants is also possible. All these processes affect the reproductive success of plants, which has biological (stability of plant populations, durability of ecosystems) and economic (food production) importance.

**Keywords:** ALAN, herbivory, mutualism, plant-animal interactions, pollination