

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Tadeáš Vachek**

Schopnost rostlin se adaptovat na antropogenní znečištění

Ability of plants to adapt to anthropogenic pollution

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2024

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 29. 4. 2024

Podpis:

Tadeáš Vachek

## **Poděkování**

Rád bych poděkoval prof. RNDr. Zuzaně Münzbergové, Ph.D., vedoucí mé bakalářské práce, za pomoc a přínosné rady při výběru a zpracování tématu. Dále děkuji prof. RNDr. Jitce Klimešové, CSc. za obohacující seminář o psaní odborného textu. V neposlední řadě děkuji své rodině a všem blízkým, kteří mne po celou dobu studia podporovali.

## **Abstrakt**

V důsledku globální změny klimatu a lidských zásahů do krajiny se životní prostředí velmi rychle mění. To s sebou přináší mnoho stresových faktorů, kterým se musí organismy přizpůsobit. Jedním z adaptivních mechanismů, který je v současné době hojně diskutovaný, je rychlá evoluce, tedy dědičná změna založená na přirozeném výběru, probíhající ekologicky relevantním tempem. Tato práce se zabývá syntézou poznatků o rychlé evoluci, metodikou jejího výzkumu a její rolí v adaptivních procesech rostlin k antropogennímu znečištění. Studovanými faktory antropogenního znečištění jsou těžké kovy v půdě a noční umělé osvětlení. Ze shromážděných studií vyplývá, že zvýšené koncentrace těžkých kovů jsou silným selekčním tlakem, který může u mnoha rostlinných druhů vést k oddělení tolerantní populace od původní během několika generací. Naproti tomu význam nočního umělého osvětlení jako selekčního faktoru pro evoluci rostlin zatím zkoumán nebyl. Jednotlivé studie se sice zabývají adaptivní evolucí u fototaktického hmyzu v reakci na noční umělé osvětlení, ani zde však neproběhl rozsáhlejší výzkum. Z obecného zkoumání vlivů nočního umělého osvětlení na organismy (zejména živočichy) jsou patrné přímé i nepřímé dopady na jejich fungování, mnohé z nich však zatím nebyly podrobněji popsány. Přímé i nepřímé dopady nočního umělého osvětlení na rostliny by tak měly být předmětem dalšího výzkumu, stejně jako jeho potenciální role v rychlé evoluci.

## **Klíčová slova**

Rychlá evoluce, antropogenní znečištění, noční umělé osvětlení, těžké kovy, adaptivní evoluce rostlin

## **Abstract**

Due to global climate change and human interventions, the environment is changing rapidly. This brings many stress factors that organisms must adapt to. One of the adaptive mechanisms currently widely discussed is rapid evolution, i.e., hereditary change based on natural selection occurring at an ecologically relevant pace. This work deals with the synthesis of knowledge about rapid evolution, the methodology of its research, and its role in the adaptive processes of plants to anthropogenic pollution, focusing on heavy metals in soil and artificial light at night. The collected studies indicate that heavy metals exert strong selective pressure that can lead to the separation of a tolerant population from the original within a few generations. However, the significance of artificial light at night as a selective factor for plant evolution has not yet been studied. Although individual studies deal with adaptive evolution in phototactic insects in response to artificial light at night, extensive research has not been conducted here either. From the general examination of the effects of artificial light at night on organisms (especially animals), both direct and indirect impacts on their functioning are evident, many of which have not yet been described in detail. Thus, the direct and indirect impacts of artificial light at night on plants should be the subject of further research, as should its potential role in rapid evolution.

## **Keywords**

Rapid evolution, anthropogenic pollution, artificial light at night, heavy metals, adaptive evolution of plants

# Obsah

1 Úvod .....	1
2 Rychlá evoluce .....	2
2.1 Mechanismus evoluční záchrany .....	2
2.2 Rychlost evoluce .....	3
2.3 Mechanismy ovlivňující adaptace na náhlou změnu prostředí .....	4
2.3.1 Fenotypová plasticita .....	4
2.3.2 Mezigenerační plasticita .....	5
2.3.3 Pohlavní výběr .....	6
2.3.4 Genový tok .....	7
2.4 Metodika výzkumu .....	8
2.4.1 Sběr materiálu .....	8
2.4.2 Porovnání fitness populací ve stresových podmínkách .....	8
2.4.3 Resurrection experiments .....	9
2.4.4 Evoluční původ adaptací .....	10
2.4.5 Specifita adaptací .....	10
2.5 Vliv rychlé evoluce na současné ekosystémy .....	10
3 Evoluce rostlin v důsledku antropogenního znečištění .....	12
3.1 Adaptace k antropogennímu znečištění těžkými kovy .....	12
3.1.1 Vliv těžkých kovů na rostliny .....	12
3.1.2 Adaptivní evoluce rostlin k toleranci těžkých kovů .....	13
3.2 Adaptace k antropogennímu znečištění umělým osvětlením .....	15
3.2.1 Obecné vlivy nočního umělého osvětlení na organismy .....	16
3.2.2 Potenciál pro adaptivní evoluci rostlin k nočnímu umělému osvětlení .....	16
4 Závěr .....	20
5 Seznam použité literatury .....	22

# 1 Úvod

Životní prostředí čelí kvůli globální změně klimatu a dalším antropogenním vlivům obrovským a rychlým změnám (IPCC, 2023). Tyto změny narušují stabilitu ekosystémů a nutí organismy reagovat a přizpůsobovat se novým a proměnlivým tlakům. Jedna z oblastí dopadů lidské činnosti na životní prostředí je jeho znečišťování. V důsledku probíhající industrializace a urbanizace dochází ke kontaminaci ekosystémů stále větší měrou a to z různých zdrojů. Faktory znečištění sledované v této práci jsou těžké kovy v půdě a noční umělé osvětlení v souvislosti s jejich vlivem na rostlinné populace.

Sesilní forma života předurčuje rostliny k tomu, že musí změnám ve svém prostředí čelit přímo, jelikož nejsou schopny aktivního pohybu a tedy posunu za lepšími podmínkami během života. Životaschopnost rostlinných populací je tedy závislá na okolních podmínkách a schopnosti vytvářet odolné fenotypy. Zdá se, že právě v procesu tvorby adaptivních fenotypů na rapidní změny v prostředí hraje evoluce výrazně větší roli, než se původně předpokládalo. Dříve se totiž považovaly ekologické děje na malém měřítku za evolučně stabilní. Tento předpoklad se však dnes přehodnocuje, jelikož mikroevoluční procesy na malém měřítku jsou právě kvůli urychlení a síle změn, jež se odehrávají, daleko snáze pozorovatelné (Hendry, 2016). V posledních dekádách se proto začínají diskutovat fenomény tzv. rychlé evoluce (Hairston et al., 2005) a evoluční záchrany (Carlson et al., 2014) a jejich role v rámci adaptivních mechanismů k dynamicky se měnícímu prostředí.

Cílem této práce je shrnout poznatky o fenoménu rychlé evoluce a jeho významu v rámci dnešních dynamicky se měnících ekosystémech. Dále popsat metodiku výzkumu tohoto adaptivního mechanismu. V neposlední řadě shrnout současné poznání o roli rychlé evoluce v reakcích rostlin na dva vybrané faktory antropogenního znečištění – těžké kovy v půdě a noční umělé osvětlení.

## 2 Rychlá evoluce

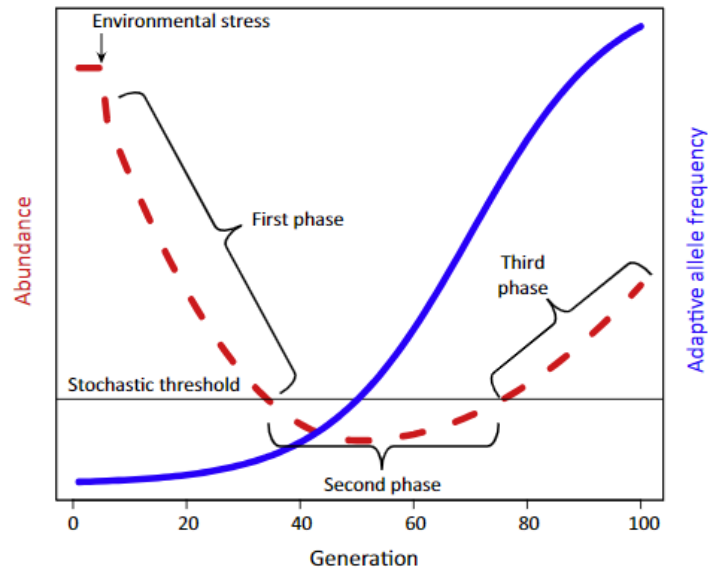
Biologická evoluce je dlouhodobý, samovolně probíhající proces vývoje a diverzifikace života. Naprosto nezastupitelnou a pro adaptivní vývoj klíčovou složkou evoluce je přirozený výběr. Ten systematicky selektuje z náhodně vznikajících dědičných změn ty, jež jsou ve svém projevu pro své nositele výhodné (Flegr, 2005).

Že ekologie a evoluce spolu úzce souvisí a vzájemně se ovlivňují, je obecně známé. Velmi dlouho se však předpokládalo, že jejich interakce probíhají na dlouhých časových škálách a do dynamiky aktuálních ekosystémů nevstupují. Tato presumpce se však v posledních dekádách mění a začíná se diskutovat o významu tzv. rychlé evoluce (Hendry, 2016, Govaert et al., 2019). Jedná se o jev, kdy evoluce druhů přímo ovlivňuje jejich ekologické vazby v rámci společenstev a to na škále desítek generací a méně. Zasahuje tak do ekologických procesů, které jsou běžně vnímány jako evolučně stabilní (Carroll et al., 2007). Dle Hairstona et al. (2005) lze evoluci považovat za rychlou, pokud je její vliv na ekologickou změnu konkrétního systému relativně vysoký v porovnání s ostatními faktory, jež se na změnách podílejí.

### 2.1 Mechanismus evoluční záchrany

S konceptem rychlé evoluce souvisí také relativně nově zkoumaný mechanismus evoluční záchrany. Tento proces může sehrát důležitou roli ve chvíli, kdy dochází k zásadnímu úbytku jedinců vedoucímu k potenciální extinkci populace. To je typicky způsobeno prudkou změnou v podmínkách prostředí, které obývá (výskyt nového patogenu/predátora, rapidní navýšení koncentrací toxických látek, změna klimatu apod.). Ukazuje se, že za určitých okolností může lokální populaci zachránit právě rychlá evoluce, díky níž si jedinci „stihnou“ vytvořit adaptaci na zhoršené podmínky, zvýšit svou fitness a vývoj populační křivky obrátit, nebo stabilizovat (viz Obr. 1). Faktorem, který dle současných výsledků výzkumů pozitivně ovlivňuje úspěšnost evoluční záchrany, je větší počáteční velikost populace, která zvyšuje pravděpodobnost objevení záchranné mutace předtím, než se počet jedinců dostane pod hodnotu, kdy podléhá riziku Alleeho efektu a demografické stochasticitě. Pravděpodobnost evoluční záchrany dále zvyšuje krátká generační doba, vysoká genetická variabilita a postupná změna prostředí (Gomulkiewicz and Holt, 1995, Carlson et al., 2014).





Obr. 1 Klasický tvar demografické křivky (červeně) připomínající písmeno "U", který ukazuje obvyklý vývoj velikosti populace při evoluční záchraně. Modrá křivka ukazuje míru výskytu vhodně adaptovaných alel v populaci. V první fázi dochází po změně v prostředí k rychlému poklesu populace. Ve druhé fázi klesá četnost jedinců v populaci pod kritickou hodnotu a je ohrožena Alleeho efektem, zároveň však dochází k rozšíření adaptovaných alel. To vede ve třetí fázi k opětovnému nárůstu populace na udržitelné hodnoty. Převzato z (Carlson et al., 2014).

## 2.2 Rychlost evoluce

Označení „rychlá“ se pro evoluci využívá v situacích, kdy je organismus schopen reagovat na nepříznivou změnu ve svém prostředí v měřítku několika málo generací. Tj. oproti klasickému pojetí evoluce daleko rychleji. Samotná rychlost rychlé evoluce v darwinech (proporční změna za milion let) či haldanech (směrodatná odchylka fenotypu za generaci) však není oproti běžným rychlostem klasické evoluce nijak výjimečná, i když by se mohlo zdát, že opak je pravdou. Vypočtené rychlostní hodnoty pro vývojové změny ve výzkumech sledujících evoluci v rámci několika generací jsou totiž skutečně několikrát vyšší než ty, které vycházejí z paleontologických studií. To je však pravděpodobně způsobeno tím, že mikroevoluční změny jsou ve fosilním záznamu neviditelné a reálný dopad na makroevoluci má jen málo z nich. Evoluční změna totiž neprobíhá lineárně z jednoho bodu do druhého, ale reaguje průběžně na různé silné selekční tlaky, může se vracet a vést přes slepé uličky. Ty jsou při zpětném pohledu vnímány jako evoluční šum, jehož rozsah a dopad v rámci tehdejších ekosystémů je zpětně špatně mapovatelný. Průměrná změna znaku mezi dvěma body na časové ose tedy nereprezentuje všechny změny, které za danou dobu proběhly. Čím je interval mezi zkoumanými podobami znaku delší, tím větší je zkreslení, k němuž dojde (Gingerich, 1983, Gingerich, 1993, Hendry and Kinnison, 1999, Kinnison and Hendry, 2001, Hairston et al., 2005).

## 2.3 Mechanismy ovlivňující adaptace na náhlou změnu prostředí

Adaptivní rychlá evoluce založená na dědičných změnách v důsledku přirozeného výběru není jediným mechanismem, který ovlivňuje reakce organismů na náhlé změny v prostředí. Do tvorby adaptací zasahují i další mechanismy, které vedou ke vzniku výhodného fenotypu, nebo ho naopak komplikují. Rozeznat je od sebe často není snadné, jelikož spolu mnohdy souvisí, interagují nebo zakrývají vliv ostatních. Mezi takové mechanismy se řadí fenotypová plasticita, mezigenerační plasticita, pohlavní výběr a genový tok (Carroll et al., 2007).

### 2.3.1 Fenotypová plasticita

Fenotypová plasticita je v přírodě velmi běžný jev, kdy jeden genotyp je schopen produkovat více různých fenotypů v závislosti na tom, jaké jsou podmínky okolního prostředí (Pigliucci et al., 2006). Taková změna vzhledu či fyziologie není dědičná a podoba dalších generací tak nezávisí výhradně na podobě rodičů, ale na konkrétních podmínkách, ve kterých se jedinec vyvíjí (West-Eberhard, 2003). Díky takovýmto adaptacím, které jsou rychlé ve smyslu, že změna se projeví hned v dané generaci, mohou druhy, které variabilní fenotypy mají, zvýšit svou fitness, a přizpůsobit se tak aspoň částečně rapidně zhoršeným podmínkám v kratším časovém úseku než ostatními způsoby.

Ghalambor et al. (2007) fenotypovou plasticitu dělí na adaptivní a neadaptivní plasticitu. První z nich dále rozlišuje na plně adaptivní a částečně adaptivní dle toho, do jaké míry je organismus schopen využít fenotypovou variabilitu k přizpůsobení se ke konkrétním podmínkám prostředí. Neadaptivní plasticitu dělí na takovou, která při změně prostředí začne tvořit fenotypy, jež ještě zhoršují fitness jedinců a výrazně snižují pravděpodobnost přežití populace. Dále pak na tu, která při změně podmínek začne produkovat celou variabilitu fenotypů, které jsou v rámci genotypu kódovány. Je také třeba mít na paměti, že adaptivita plasticity může být specifická jen na určité konkrétní změny (např. teplota, dostupnost živin...) a nemusí fungovat plošně (Pigliucci et al., 2006). Rozeznávání různých druhů fenotypové plasticity je dle Ghalambora et al. (2007) podstatnou součástí rozlišování dalších adaptačních mechanismů a určování pravděpodobnosti zachování populace.

Jakým způsobem spolu bude interagovat fenotypová plasticita a adaptivní evoluce závisí právě na míře adaptivity fenotypové plasticity. Rychlost evoluční adaptace se odvíjí od toho, jak daleko se fenotyp nachází od optimálního stavu pro podmínky nového prostředí.

Čím je fenotyp dále od optima, tím je vyšší tlak na adaptivní evoluci. V takovém případě funguje fenotypová plasticita jako „krizová reakce“, která mírní negativní dopady změny prostředí na populaci, snižuje riziko její extinkce a získává čas pro evoluci. Naopak pokud se fenotyp nachází blízko optima, může změnu v prostředí zamaskovat a evoluční tlaky potlačit. Nové mutace se tak vůbec nemusí objevit, i když zachování populace je zajištěno (Price et al., 2003, De Jong, 2005, Latta et al., 2007, Ghalambor et al., 2007).

Pokud je díky adaptivní fenotypové plasticitě ustálena v populaci vhodná podoba jedinců pro danou změnu prostředí, může dle některých studií dojít k tzv. Baldwinovu efektu, neboli genetické asimilaci. V tomto scénáři je příhodný fenotyp v populaci zafixován a po určitém čase již nebude zapotřebí pro expresi daného fenotypu stimul okolního prostředí, ale stane se dědičným (Simpson, 1953, Waddington, 1953). Tímto způsobem by adaptivní fenotypová plasticita přímo přispěla k evoluci. Některé studie potvrzují, že plasticita může vést k dědičné změně (Wood et al., 2023). V posledních letech vzniká teorie, že tato plasticitou řízená evoluce by měla být klíčová právě při velkých změnách v prostředí, které by vedly k silným selekčním tlakům. Za běžných podmínek by naopak měla převládat evoluce poháněná náhodnými mutacemi. Zatím však nebyl na toto téma proveden dostatečný počet výzkumů, které by popisovaly význam a četnost tohoto efektu v přírodě (Ehrenreich and Pfennig, 2016, Ng and Kinjo, 2024).

### **2.3.2 Mezigenerační plasticita**

Za mezigenerační plasticitu se považuje negeneticky podmíněné ovlivnění fenotypu potomka jeho rodiči (nejčastěji matkou – maternální efekt) a to v závislosti na prostředí, ve kterém se vyskytují. Mezigenerační plasticita může být, stejně jako ta fenotypová, adaptivní i neadaptivní (např. ve zhoršených environmentálních podmínkách nemůže rodič tolik investovat do vývoje potomka, čímž je snížena jeho počáteční fitness). Z hlediska studia adaptací k měnícím se podmínkám je klíčová právě adaptivní mezigenerační plasticita, která umožňuje zvýšit fitness potomka v novém prostředí v rámci jedné generace (Herman and Sultan, 2011).

Stresové podmínky v prostředí rodiče mohou ovlivnit množství a skladbu škrobu, mRNA, proteinů, hormonů a metabolitů v semenech. Tyto všechny aspekty ovlivňují fenotyp a fitness potomka a to jako zdroj živin, nebo jako signální molekuly působící při vývinu. Ukazuje se, že pokud jsou změny způsobené parentálním efektem pro potomky pozitivní, mohou přetrvat několik generací, nebo dokonce zůstat fixovány. Jestli se však jedná o fixaci

genetickou, nebo je pouze preferován v daném prostředí jistý fenotyp v rámci plasticity, zatím není dostatečně prozkoumáno (Räsänen and Kruuk, 2007, Herman and Sultan, 2011). Avšak vzhledem k tomu, že samotná mezigenerační plasticita a to, které znaky ovlivňuje více a které méně, je geneticky podmíněno, se dá předpokládat, že vliv na selekci a směr evoluce mít bude (Latzel et al., 2023).

Mezi mechanismy mezigenerační plasticity patří také epigenetické změny. Díky nim se mění systém genové exprese, aniž by se změnila samotná genová sekvence (např. metylací DNA) (Abratowska et al., 2012, Sammarco et al., 2024). Ukazuje se, že tento druh adaptace může být dědičný. Podle Sammarco et al. (2024) se epigenetická dědičnost nejlépe projevuje u klonálních rostlin a právě tento mechanismus by měl u tohoto typu rostlin vést k dlouhodobým adaptacím na změny v prostředí. To se však nedá považovat přímo za rychlou evoluci, jelikož ta je definována kromě dědičnosti také genetickou změnou, k níž v tomto případě nedochází.

### **2.3.3 Pohlavní výběr**

Pohlavní výběr je jeden z procesů, který ovlivňuje selekci alel u pohlavně se rozmnožujících organismů. Oproti přirozenému výběru, kde je hlavním ukazatelem fitness schopnost přežít, je u pohlavního výběru fitness definována úspěšností při rozmnožování. To vede k tomu, že jsou do další generace přenášeny daleko častěji ty alely, jež kódují fenotyp preferovaný při výběru partnera (Hendry, 2016). Tento druh výběru může působit nezávisle na ostatních selekčních tlacích. Na téma vlivu pohlavního výběru na adaptivní rychlou evoluci nebylo zatím provedeno příliš výzkumů, a tak je tato oblast velmi málo probádána (Svensson, 2019). Existují však hypotézy jak pro to, že pohlavní výběr adaptivní evoluci urychluje, tak pro to, že naopak vede ke zvýšení rizika extinkce dané populace.

Teorie, která argumentuje pro pozitivní vliv pohlavního výběru na adaptivní evoluci, pracuje s myšlenkou, že jedinci upřednostňovaní během rozmnožování si mohou dovolit investovat do „atraktivity“ a tím pádem je jejich fitness vysoká a do dalších generací budou předávány úspěšné geny. Naopak negativní efekt na populaci může mít, pokud úspěšná rozmnožovací strategie samců zásadním způsobem ohrožuje samici. Dalším nebezpečím může být, pokud alely pomáhající jednomu pohlaví v úspěšném rozmnožení způsobí velmi negativní fenotyp u potomků opačného pohlaví. Oběma těmito způsoby může dojít až k extinkci populace (Flegr, 2005, Hendry, 2016).

U rostlin nejsou projevy pohlavní selekce na první pohled tak snadno patrné jako u živočichů, přesto k ní však dochází. Kompetice probíhá mezi pylovými láčkami, které se snaží oplodnit samičí vaječnou buňku, a to dokonce na více úrovních. Nejprve o to, odkud se pyl k samičím orgánům dostane. V tomto aspektu hraje velkou roli vzhled a případné odměny květů, jejichž prostřednictvím se rostliny snaží nalákat opylovače a přimět je k tomu, aby do okolí šířili právě pyl daného jedince (Moller and Eriksson, 1995, Carlson, 2007). Dále probíhá soupeření o to, která pylová láčka z těch, jež se již do pestíku dostaly, bude mít možnost oplodnit vaječnou buňku, jež sama o sobě také vyvíjí selekční mechanismy pro výběr partnera. Jakým způsobem tyto procesy přesně probíhají je stále předmětem výzkumu. Ukazuje se však, že selekční tlak pohlavního výběru je závislý na míře samooplození rostlin. Čím je častější, tím slabší je pohlavní výběr (Tonnabel et al., 2021, Gutiérrez-Valencia et al., 2022).

#### **2.3.4 Genový tok**

Genový tok je označení vztahující se k výměně alel mezi populacemi. K tomu dochází pokud se jedinec z jedné populace rozmnoží se zástupcem populace druhé a jejich potomci tedy zdědí mix alel z obou populací (Hendry, 2016).

Jedním z nejvíce zkoumaných efektů genového toku na adaptivní evoluci je, že vysoký genový tok neustále obohacuje populaci o neadaptované alely, zvyšuje genetickou variabilitu a tím brání jejímu dokonalému přizpůsobení. To je na jednu stranu nevýhoda pro nedokonale oddělenou populaci, protože v ní neustále vznikají pro nové prostředí nevhodné fenotypy. Na druhou stranu však genový tok populace chrání před negativními vlivy inbrední deprese a genetického driftu, které mohou vést až k zániku izolované populace. Vysoká genetická variabilita také zvyšuje šanci na vznik adaptace pro nové prostředí. Genový tok také nemusí přinášet jen neutrální, nebo nevýhodné alely. Naopak může přispět i rozšíření adaptovaných alel mezi populacemi, které čelí podobným selekčním tlakům. Adaptace na dané podmínky tak nemusí vznikat vícekrát (Flegr, 2005, Hendry, 2016).

Z předchozího odstavce vyplývá, že zda je vliv genového toku na rychlou evoluci spíše pozitivní, či negativní, nelze jednoznačně určit. Obecně se dá říci, že velmi malá intenzita genové výměny mezi populacemi je spíše pozitivní. Závisí však na mnoha faktorech. Pozitivní dopady bude mít spíše na malé populace z podobného prostředí, než na velké populace, které čelí rozdílným tlakům. Vyšší míra genového toku může být také výhodná v situaci, kdy se podmínky prostředí mění kontinuálně a nejedná se pouze o jednu razantní událost (Hendry, 2016). V praxi se ukazuje, že dochází ke vznikům reprodukčních bariér mezi adaptovanými

a neadaptovanými populacemi, pravděpodobně právě za účelem omezení genového toku. Zaznamenáno bylo např. časové oddělení kvetení rostlin z lokality znečištěné těžkými kovy od přirozené populace (McNeilly and Antonovics, 1968).

## **2.4 Metodika výzkumu**

Výzkum rychlé evoluce probíhá mnoha způsoby. Studují se mimo jiné morfologické a fyziologické projevy adaptací, příbuzenské vztahy mezi přizpůsobenými a nepřizpůsobenými populacemi nebo míra odolnosti adaptovaných jedinců (Eränen, 2008, Manalil et al., 2011, Papadopulos et al., 2021). Níže popisují metodiku, která se dnes nejčastěji využívá během experimentů zkoumajících adaptivní rychlou evoluci na rostlinách.

### **2.4.1 Sběr materiálu**

Pro experimenty zahrnující pěstování rostlin a jejich následné porovnávání se nejčastěji sbírají semena či výhonky zkoumaného druhu z cílových lokalit. Při srovnání adaptované a neadaptované populace se vybraná místa musí mezi sebou co nejméně lišit, rozdíl by měl být pouze ve studovaném faktoru. Toho se dá nejspíše docílit tím, že se zvolené lokality sběru nacházejí co nejbližší u sebe (pokud to charakter sledovaného faktoru dovoluje). Díky vzorkům z blízkých populací lze navíc zkoumat vzájemný genový tok a evoluční vztahy (McNeilly and Bradshaw, 1968, McNeilly and Antonovics, 1968). Sběr vzorků musí probíhat z více jedinců (obvykle v řádu nižších desítek) náhodně rozložených v rámci zkoumaných lokalit. U klonálních rostlin je vhodné odebrat vzorky z více klonů, jelikož i mezi nimi může být variabilita (Gregory and Bradshaw, 1965, Bezel' et al., 2019).

Pokud je cílem výzkumu genetická analýza, sbírá se rostlinná biomasa, nejčastěji listy. Ty bývají po sběru vysušeny a uskladněny na silikagelu, aby nebyly poškozeny. Stejně jako při sběru semen, je důležité shromáždit vzorky z více rostlin, které musí být vybrány náhodně (Abratowska et al., 2012, Papadopulos et al., 2021).

### **2.4.2 Porovnání fitness populací ve stresových podmínkách**

Aby mohlo být prokázáno, že jsou populace stejného druhu z různého prostředí odlišně adaptovány na daný zdroj stresu a došlo tedy k oddělení odolné vývojové linie, musí být zástupci obou populací pěstováni v nepříznivých podmínkách a kontrolních „původních“ podmínkách. Následně jsou porovnávány v závislosti na konkrétním zkoumaném druhu různé charakteristiky rostlin popisující jejich schopnost vyrovnat se se stresem (např. přírůstek délky

kořene semenáčku, výška rostliny, délka listů, fluorescence chlorofylu, celková biomasa...) a výslednou fitness. Je důležité zajistit, aby jediný variabilní faktor mezi dvěma zkoumanými prostředími byl pouze sledovaný stresor. Ostatní vlivy, které by mohly výsledky pokusu ovlivnit musí být odstraněny. Je proto nutné pečlivě monitorovat fotoperiodu, teplotu, zavlažování, dostupnost živin a složení a chemii substrátu (pokud není některý z těchto vlivů součástí výzkumu). Zkoumanému faktoru mohou být vystaveny vzorky rovnou (pěstování semen ve stresovém prostředí), nebo mohou být předpěstovány v původních podmínkách (Walley et al., 1974) a danému faktoru vystaveny až v určitém stádiu vývoje. Rostliny mohou být pěstovány v půdě, nebo v roztoku živin. Záleží na charakteru konkrétního experimentu a zkoumané rostliny (Gregory and Bradshaw, 1965, Baker, 1978, Maron et al., 2004, Ryser and Sauder, 2006, Eränen, 2008).

### **2.4.3 Resurrection experiments**

K lepšímu zmapování rychlosti a směru evoluce se používají také tzv. resurrection experiments. Fungují na principu srovnání fitness jedinců, kteří pocházejí ze stejné populace, ale jsou od sebe vzdáleni několik generací. Toho lze dosáhnout tak, že jsou sebrána semena ze stejné lokality s několikaletým odstupem, během kterého může dojít ke změně selekčních tlaků na populaci. Následně jsou pěstována v aktuálních podmínkách zkoumané lokality a je porovnáván jejich výkon. Stará semena musí být před provedením experimentu pečlivě uskladněna. Po sběru jsou očištěna, vysušena a následně zamražena a uchována ve stabilním prostředí po potřebnou dobu. Nová i stará semena jsou pak jednu generaci pěstována v neutrálním prostředí (např. skleníku), aby byl odstíněn efekt skladování či mezigenerační plasticity. Je důležité zajistit, aby v tomto období nedošlo ke vzájemnému předání pylu a tedy zkřížení. Potomci těchto rostlin jsou pak přesunuti do prostředí, které odpovídá aktuálním podmínkám v lokalitě odkud pochází zkoumaná populace. Jsou sledovány rozdíly v projevech rostlin v daném prostředí. Zjištěné rozdíly jsou připisovány evoluční změně mezi generacemi (Franks et al., 2007, Karitter et al., 2024).

Rizikem tohoto druhu experimentů je, že může docházet k mortalitě skladovaných semen. To je problém, pokud je pravděpodobnost úmrtí geneticky podmíněná, jelikož může docházet ke zkreslení původního průměrného fenotypu. Kvůli tomu pak mohou vycházet neprůkazné výsledky rozdílů mezi ancestrálními a recentními fenotypy. Věrohodnost výsledků se však dá zvýšit, pokud je úmrtnost mezi dormantními semeny malá nebo pokud jsou rostliny

obou generací testovány jak v ancestrálních tak v recentních podmínkách a každé se daří lépe v jejích původních podmínkách (Weis, 2018).

Podobným způsobem výzkumu může být vystavení rostlin selekčnímu tlaku v kontrolovaném experimentu po několik generací a sledování, jakým způsobem se odpovídá na stres u nejmladší generace změni oproti té původní (Manalil et al., 2011).

#### **2.4.4 Evoluční původ adaptací**

V souvislosti s rychlou evolucí si řada vědců klade důležitou otázku, a to zda vznikají adaptace na dané selekční tlaky paralelně, tedy vícekrát nezávisle na sobě, nebo za jejich vznikem stojí jedna evoluční událost. Pro určení evoluční historie při porovnávání původu adaptací u druhu na základě genetické analýzy je nutné shromáždit materiál (nejčastěji listy) ze zástupců z více stejným faktorem ovlivněných lokalit a zároveň z jedinců z jim nejbližších původních, potenciálně ancestrálních populací. Určení příbuznosti a genového toku mezi různými populacemi probíhá na základě genové sekvenace a následného porovnání genetické informace. Přibližnou evoluční historii je pak možno studovat za použití pokročilých metod počítačové simulace. Pro zpřesnění odhadu evoluční trajektorie je potřebné simulaci opakovat vícekrát a následně statisticky vyhodnotit (Abratowska et al., 2012, Papadopulos et al., 2021).

#### **2.4.5 Specifita adaptací**

Předmětem výzkumu je také otázka, zda adaptace na jeden typ stresových podmínek může vést k odolnosti i v jinak nepříznivém prostředí a jaký je výkon přizpůsobených jedinců v prostředích s různou intenzitou sledovaného faktoru. Ke studiu specifity adaptace je třeba porovnat fitness jedinců z populace rostoucí na lokalitách postižených zkoumaným faktorem v prostředí jiných stresorů. Stejně jako při porovnávání reakcí na studovaný faktor u jedinců z různých lokalit, je zapotřebí dbát na odfiltrování vlivů, které nejsou součástí pozorování (Eränen, 2008).

### **2.5 Vliv rychlé evoluce na současné ekosystémy**

Dopady rychlé evoluce na ekologické vazby v ekosystémech, které dokládají její významnost, jsou patrné z mnoha recentních výzkumů. Podle Harta (2019) je nutná částečná revize ekologické teorie o rozrůžňování nik při mezidruhové kompetici během osidlování nového prostředí. Kromě faktorů ekologických jsou v těchto případech totiž velmi důležité evoluční tlaky. Z jeho výsledků vychází, že pokud se na neosídleném území s volnými nikami



nacházejí druhy kompetující spolu o esenciální zdroje, nemusí nutně dojít k evolučnímu rozrůznění na odlišné niky, jak by tomu bylo dle původní teorie. Druh, který kompetičně zaostává pravděpodobněji vývojově „investuje“ do vyrovnání ztráty, kterou má oproti svému soupeři, aby si zajistil šance na přežití do dalších generací. V praxi tedy dle Hartova výzkumu dochází místo rozrůznění spíše ke konvergenci populačních trajektorií kompetujících druhů. To podtrhuje důležitost evolučních procesů v rámci ekologie. S těmito závěry koresponduje i teorie Gomulkiewiczze a Holta (1995), kteří v rámci zkoumání mechanismu evoluční záchrany diskutují, že kolonizovat nové niky si mohou dovolit pouze „zachráněné“ druhy.

Posun v chápání významu adaptivních mechanismů včetně rychlé evoluce může vést k lepšímu rozhodování v mnoha oblastech lidského působení. Již nyní se ukazuje, že rychlá evoluce pomáhá mikrobům vyvinout rezistenci k antibiotikům, podobně získávají škůdci v zemědělství odolnost vůči pesticidům (Carlson et al., 2014). To by mělo být při nakládání s léčivy či jedy proti škůdcům v budoucnosti bráno v úvahu. Dalším důležitým odvětvím, kterého se mechanismy rychlé evoluce potažmo evoluční záchrany týkají, je ochránářská biologie. V rámci managementu ochrany přírody je třeba počítat s tím, že druhy se dynamicky mění a přizpůsobují se okolnímu prostředí (Lankau et al., 2011, Hoffmann and Sgrò, 2011).

V souvislosti s probíhajícími změnami klimatu a lidskými zásahy do krajiny se velmi rychle mění životní prostředí a podmínky pro život v mnoha ekosystémech (IPCC, 2023). Proto se výzkum několik posledních dekád věnuje reakcím organismů a celých populací na dynamické proměny jejich stanovišť (Bone and Farres, 2001). Stejně jako u výše zmíněných proměn v ekologických vazbách se zdá, že právě rychlá evoluce je významným faktorem, jenž současnou populační dynamiku ovlivňuje a pomáhá vytvářet adaptace pro život v extrémních podmínkách, které jsou často důsledkem lidského působení. Prokazují to mimo jiné studie zabývající se souvislostmi rychlé evoluce a biologických invazí, adaptací na změny klimatu, osídlování měst nebo antropogenního znečištění (Bradshaw, 1952, Maron et al., 2004, Hoffmann and Sgrò, 2011, Hopkins et al., 2018, Gong et al., 2022). Právě role rychlé evoluce v reakci rostlin na antropogenní znečištění dvěma vybranými faktory – těžkými kovy v půdě a nočním umělým osvětlením, se budu věnovat v následujících kapitolách.

### 3 Evoluce rostlin v důsledku antropogenního znečištění

Průmyslová revoluce, která proběhla na přelomu 18. a 19. století, vedla k velkým změnám v životě lidí a jejich vlivu na okolí. Rozvoj urbanizace a industrializace, který od té doby stále probíhá, s sebou přináší mnoho nových zdrojů kontaminace. Znečištění z lidské činnosti se dostává do životního prostředí, kde s ním interagují ostatní organismy (Johnson and Munshi-South, 2017). U mnohých polutantů je prokázáno, že vytvářejí na druhy selekční tlak a vznikají proti nim různé adaptace, které vyrovnávají jejich negativní dopady (Eränen, 2008, Manalil et al., 2011, Van De Schoot et al., 2024). U dalších typů kontaminace jsou dopady na život organismů předmětem výzkumu, nebo zatím nejsou známy.

#### 3.1 Adaptace k antropogennímu znečištění těžkými kovy

Těžké kovy (TK) jsou stabilní, biologicky neodbouratelnou a už při nízkých koncentracích pro živé organismy toxickou skupinou chemických prvků, mezi které se řadí arsen (As), kadmium (Cd), chrom (Cr), rtuť (Hg), olovo (Pb), měď (Cu), zinek (Zn), kobalt (Co) a nikl (Ni). V životním prostředí se vyskytují jako polutanty zejména ve vodě a v půdě a to buď v návaznosti na přírodní procesy zvětrávání hornin, nebo v důsledku lidské aktivity. Zatímco přirozené procesy vedou ke stopovým koncentracím TK, které nemají na život fatální dopady, lidská aktivita dodává do životního prostředí TK v daleko větších dávkách. Antropogenní znečištění pochází nejčastěji z průmyslu, odpadu z těžby, zplodin z dopravy a nešetrného zemědělství (Wuana and Okieimen, 2011, Zhao et al., 2022, Rashid et al., 2023).

##### 3.1.1 Vliv těžkých kovů na rostliny

TK jsou akumulovány zejména ve svrchní vrstvě půdy, odkud rostliny berou většinu živin potřebných pro růst (Hou et al., 2014). Proto jsou rostliny přímo vystaveny vlivu TK, které jim způsobují stresové podmínky, jež mají v závislosti na koncentraci a konkrétním druhu TK různě závažné dopady na jejich fungování. Např. měď, zinek a nikl jsou v nízkých koncentracích důležité stopové prvky, které fungují jako kofaktory některých enzymů, jsou důležité pro metabolismus nebo elektron-transportní řetězec (Clemens, 2019). Avšak už při relativně nízkých koncentracích Cu okolo  $100 \mu\text{g}\times\text{g}^{-1}$  a Ni okolo  $60 \mu\text{g}\times\text{g}^{-1}$  mají na neadaptované rostliny výrazně negativní dopady (Ryser and Sauder, 2006). Vysoké koncentrace TK inhibují růst podzemních i nadzemních orgánů rostlin a správné fungování fotosyntézy. Dále způsobují různé růstové defekty, senescenci, oxidativní stres apod. (Ghori et al., 2019).

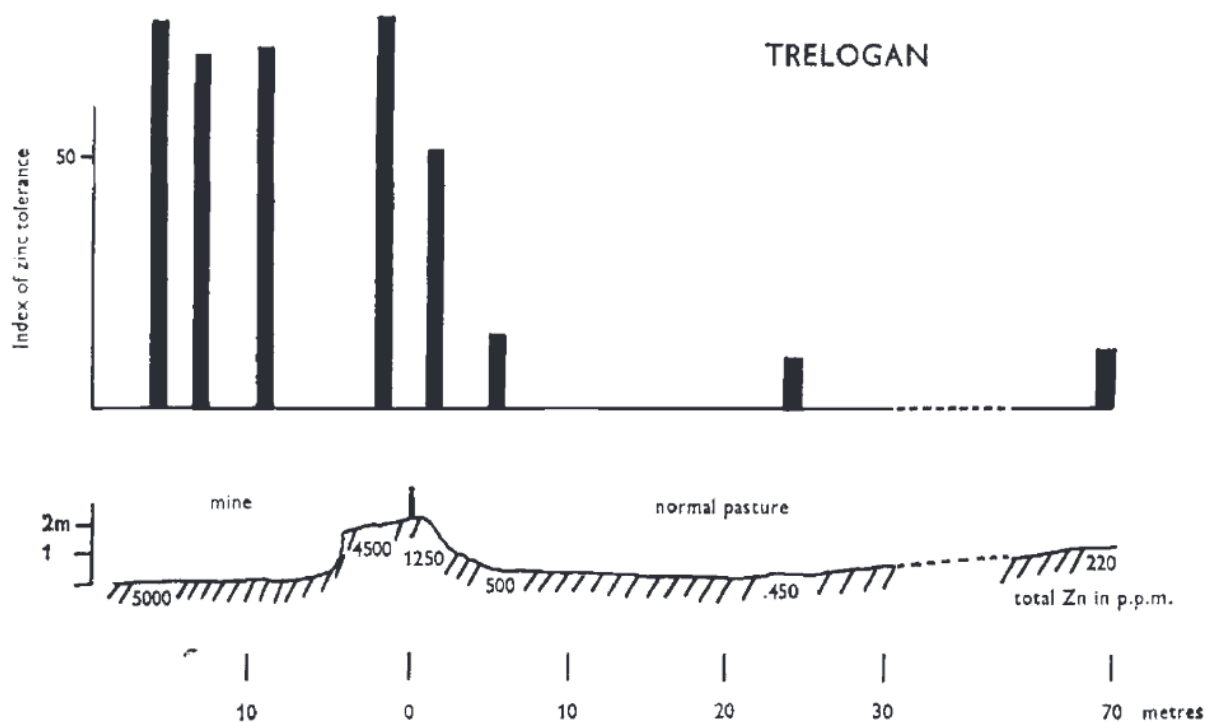
V praxi však rostliny rostou i na lokalitách, kde jsou koncentrace TK velmi vysoké (např. výsypky dolů). Některé druhy rostlin jsou dokonce využívány k rekultivaci kontaminované půdy, jelikož jsou díky zvýšené toleranci schopny akumulovat TK ve svém těle a tím je dostávat ze země pryč (Raskin et al., 1997, Pulford and Watson, 2003). Druhy, jež jsou schopny na kontaminovaných lokalitách růst jsou souhrnně označovány jako metalofyty. Z hlediska studia rychlé evoluce jsou zajímavé ty druhy, jež se běžně vyskytují na lokalitách, které znečištěné TK nejsou a jejich vyšším koncentracím nedokáží čelit, avšak byly schopné vytvořit si vůči TK odolné populace, které kolonizovaly kontaminované prostředí.

### 3.1.2 Adaptivní evoluce rostlin k toleranci těžkých kovů

Schopnost rostlin se adaptovat na růst v prostředí kontaminovaném TK je poměrně rozsáhle zmapována. Počátky výzkumu orientovaného tímto směrem jsou datovány do 50. let 20. století, kdy vyšly publikace o toleranci populací *Agrostis tenuis* (Poaceae) vůči půdám s vysokým obsahem olova a zinku (Bradshaw, 1952, Jowett, 1958). Od té doby byly adaptace vůči TK popsány u mnoha dalších zástupců ze širokého spektra čeledí např. *Betula pubescens* (Betulaceae) (Eränen, 2008), *Armeria maritima* (Plumbaginaceae) (Abratowska et al., 2012), *Pinus sylvestris* a *Pinus nigra* (Pinaceae) (Chudzińska et al., 2014), *Silene uniflora* (Caryophyllaceae) (Papadopulos et al., 2021). Výzkum se dnes zaměřuje na to, jakým způsobem jsou rostliny na růst na takových místech adaptovány, jak tyto adaptace vznikají a jaké jsou mezi přizpůsobenými a nepřizpůsobenými populacemi příbuzenské vazby. Níže uvádím charakteristické znaky adaptivní evoluce na těžké kovy v půdě, které vyplývají ze syntézy literatury na toto téma. Problémem studií na toto téma je definice samotné rychlé evoluce. Zejména starší studie nerozlišují mezi mechanismy tvorby adaptací popsanými v kapitole 2.3 a pojem rychlá evoluce používají v kontextu obecné dědičné adaptivní změny. Zajímavým rozdílem mezi výzkumy také je, že starší z nich se zabývají zejména krátkými vzdálenostmi a ostrými hranicemi mezi adaptovanými a neadaptovanými populacemi stejného druhu, zatímco nové studie se zaměřují spíše na rychlost, kterou diverzifikace proběhla.

Kontaminace TK je přímý a silný selekční faktor. Několik studií na různých druzích prokazuje, že v dostatečně velké ancestrální populaci může dojít k selekci odolných jedinců v rámci jednotek generací. Geny pro toleranci vůči některým TK totiž mohou být v rámci druhu již přítomny a selekční tlak jen zařídí jejich rozšíření v populaci. Se zvyšujícím se množstvím jedinců v původní generaci a zároveň rozsáhlejší genetickou variabilitou se zvyšuje pravděpodobnost, že budou vhodné alely přítomny. Odolní jedinci tak mohou založit novou

tolerantní populaci, zatímco na znečištění citliví zástupci nebudou schopni se rozmnožit a zastoupení jejich alel se tedy v následujících generacích výrazně sníží (Walley et al., 1974, Gartside and Mcneilly, 1974, Al-Hiyaly et al., 1993, Eränen, 2008). Sílu znečištění TK jako selekčního faktoru také demonstruje to, že mezi odolnými a neadaptovanými populacemi jednoho druhu může existovat ostrá hranice, přes kterou nedochází k úspěšnému genovému toku, a to ani tehdy, kdy jsou od sebe vzdáleny jen několik desítek metrů (viz Obr. 2) (Bradshaw, 1952, Jain and Bradshaw, 1966, McNeilly and Antonovics, 1968, Atkins et al., 1982, Al-Hiyaly et al., 1993).



Obr. 2 Míra tolerance u *Anthoxanthum odoratum* na hranici lomu Trelogan ve Walesu znečištěného těžkými kovy a neznečištěné pastviny. Převzato z (Jain and Bradshaw, 1966).

Dále se ukazuje, že adaptace rostlin na znečištění těžkými kovy jsou specifické a úzce zaměřené (Gregory and Bradshaw, 1965, Karataglis, 1980, Brown and Brinkmann, 1992). Z toho vyplývá, že tolerance k jednomu z TK nutně neznamená toleranci k ostatním. I když výjimky existují – např. korelace tolerancí zinku a niklu (Gregory and Bradshaw, 1965). To však neznamená, že jedna populace nemůže být tolerantní vůči více druhům TK. Tato situace nastává běžně ve chvíli, kdy je domovská lokalita populace kontaminována více TK zároveň (Gregory and Bradshaw, 1965, Walley et al., 1974, Papadopulos et al., 2021). Má se však za to, že tyto adaptace vznikají nezávisle na sobě. S tím korespondují i závěry Papadopulose (2021), který navíc uvádí, že tolerance může být specifická i vzhledem

ke koncentraci znečištění na domovské lokalitě zkoumaného jedince. Další výzkum se věnoval souvislostem mezi odolností vůči TK a adaptací na jiné konkrétní stresové podmínky (silný vítr a vysoká salinita). Z výsledků vyplývá, že adaptace pro zvládnání jednoho ze stresorů nesouvisí s tolerancí k ostatním (Eränen, 2008).

Výzkumy provedené na *Silene uniflora* (Papadopoulos et al., 2021) a *Armeria maritima* (Abratowska et al., 2012) dokazují, že populace ze znečištěných lokalit jsou jednoznačně příbuznější nejbližším neadaptovaným populacím, než vzdáleněji rostoucím populacím z lokalit s vysokou koncentrací TK. Z toho lze usuzovat, že vývoj ochranných mechanismů proti vlivu TK probíhá paralelně. Výzkum Abratowské et al. (2012) však také zjistil, že i když genetické rozdíly populací se navyšují se vzájemnou vzdáleností, epigenetické vzorce se výrazně více podobají mezi populacemi čelícími stejnému stresoru než mezi geograficky blízkými. To může naznačovat, že adaptace je výsledkem epigenetických procesů.

Někteří autoři se domnívají, že dlouhá generační doba brání rychlé evoluci. Dlouhověké rostliny by tak pravděpodobně měly podléhat jiným adaptačním mechanismům např. fenotypové plasticitě (Dickinson et al., 1991). Z provedených výzkumů adaptací na více taxonech s různými životními cykly však vyplývá, že rychlá evoluce potenciálně zasahuje do adaptivních procesů jak jednoletých (Wu and Kruckeberg, 1985), trvalých (Eränen, 2008, Kirkey et al., 2012, Papadopoulos et al., 2021), tak i klonálních rostlin (Bradshaw, 1952, McNeilly and Bradshaw, 1968, Al-Hiyaly et al., 1993). Mezi těmi zkoumanými byly i stromy *Acer rubrum*, *Betula papyrifera* a *Betula pubescens*, u kterých se ukazuje, že fenotypová plasticita není jediným z adaptivních mechanismů u dlouhověkových rostlin a že přizpůsobení stresu u těchto druhů může být následkem rychlé evoluce (Eränen, 2008, Kirkey et al., 2012).

### **3.2 Adaptace k antropogennímu znečištění umělým osvětlením**

Zdroje umělého osvětlení jsou s lidskými sídli spjaty již tisíce let. K masivnímu rozšíření osvětlování veřejných prostor došlo po vynálezu elektrické lampy v 19. a zejména pak ve 20. století. Od té doby osvětlených míst neustále přibývá a světelné znečištění se stalo jedním z dominantních znaků urbanizace (Brox, 2010, Swaddle et al., 2015, Miguel et al., 2022). V roce 2001 bylo 18,7 % souše (vyjma Antarktidy) nad prahem světelného znečištění (více než 10 % průměrného jasu noční oblohy), přičemž v Evropské unii to bylo 85,3 % a více než 36 % území překonalo prahovou intenzitu pro světelné znečištění více než desetinásobně (Cinzano et al., 2001). Pokračující trend stálého zvyšování světelného znečištění sledují

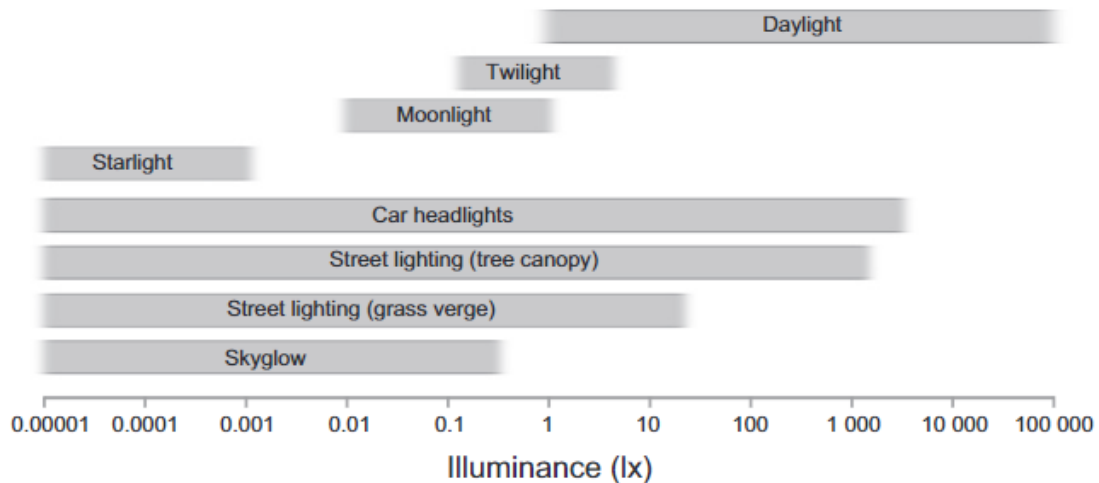
i modernější výzkumy (Hölker et al., 2010, Falchi et al., 2016). Studie z roku 2016 také upozorňuje na nebezpečí, že nové technologie LED svítidel, na které se v rozvinutých světových oblastech přechází, mohou zvýšit potenciální znečištění více než dvojnásobně, pokud nebude jejich záření ošetřeno žádnými dalšími opatřeními (např. směřování světelného proudu, odfiltrování určitých vlnových délek...). Zároveň však dodává, že právě technologie snižující světelné emise se začínají uvádět častěji do praxe (Falchi et al., 2016).

### **3.2.1 Obecné vlivy nočního umělého osvětlení na organismy**

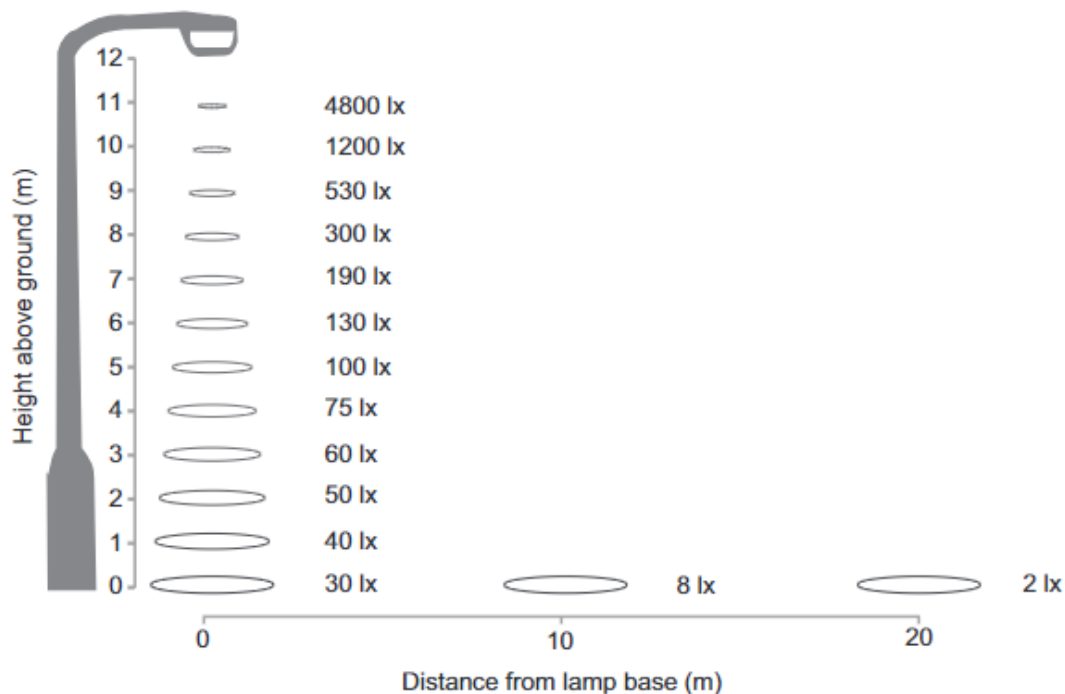
V posledních letech se čím dál více studií věnuje zkoumání reakcí organismů na prvky urbanizace (Johnson and Munshi-South, 2017). Z nich vychází, že znečištění umělým osvětlením výrazně ovlivňuje život v okolí jeho zdrojů a to jak přímo, tak nepřímo. Mezi přímé dopady světelného znečištění patří změny v produkci fotosenzitivního hormonu melatoninu, který hraje důležitou roli při regulaci biorytmů a působí jako antioxidant v těle mnoha skupin eukaryotických organismů. Dále pak noční umělé osvětlení vede k narušení přirozené fotoperiody, která funguje jako signalizace pro mnoho fenologických procesů v rostlinách. Dalším vlivům osvětlení na rostliny se podrobněji věnuji níže. Mnoho problémů znamená noční umělé osvětlení také pro fototaktické druhy živočichů. Pro mnoho z nich se stává pohyb za světlem fatálním a v některých případech takovýto úbytek jedinců ohrožuje i stabilitu celých populací (např. úbytek hmyzu (Owens et al., 2020), nebo ohrožení mořských želv (Silva et al., 2017)). Pozitivní fototaxe (pohyb za zdrojem světla) může být nebezpečná přímo (fatální kolize se zdrojem), nebo nepřímo (v osvětleném prostředí větší riziko srážky s autem, výskytu predátora...). Dále noční osvětlení ovlivňuje přirozené chování mnoha živočichů, což narušuje běžné fungování ekosystémů a napomáhá fragmentaci stanovišť (Gaston and Bennie, 2014, Gaston et al., 2017, Hopkins et al., 2018, Sanders et al., 2020, Miguel et al., 2022).

### **3.2.2 Potenciál pro adaptivní evoluci rostlin k nočnímu umělému osvětlení**

Přirozená fotoperioda střídající světlý den s temnou nocí je jeden z mála konstantních jevů, který doprovázel evoluci všech dnes žijících druhů. Noční umělé osvětlení však tuto konstantu narušilo a jeho vyšší intenzity, které se vyskytují blízko u zdroje (viz Obr. 3 a 4), mohou stimulovat jak fyziologické procesy rostlin, tak aktivitu živočichů. Nabízí se tak otázka, zda náhlé změny v těchto přirozených rytmech, nemohou vést k evolučním změnám populací, jež jsou jim vystaveny (Bennie et al., 2016, Hopkins et al., 2018).



Obr. 3 Srovnání intenzit světelného záření z různých zdrojů. Převzato z (Bennie et al., 2016).



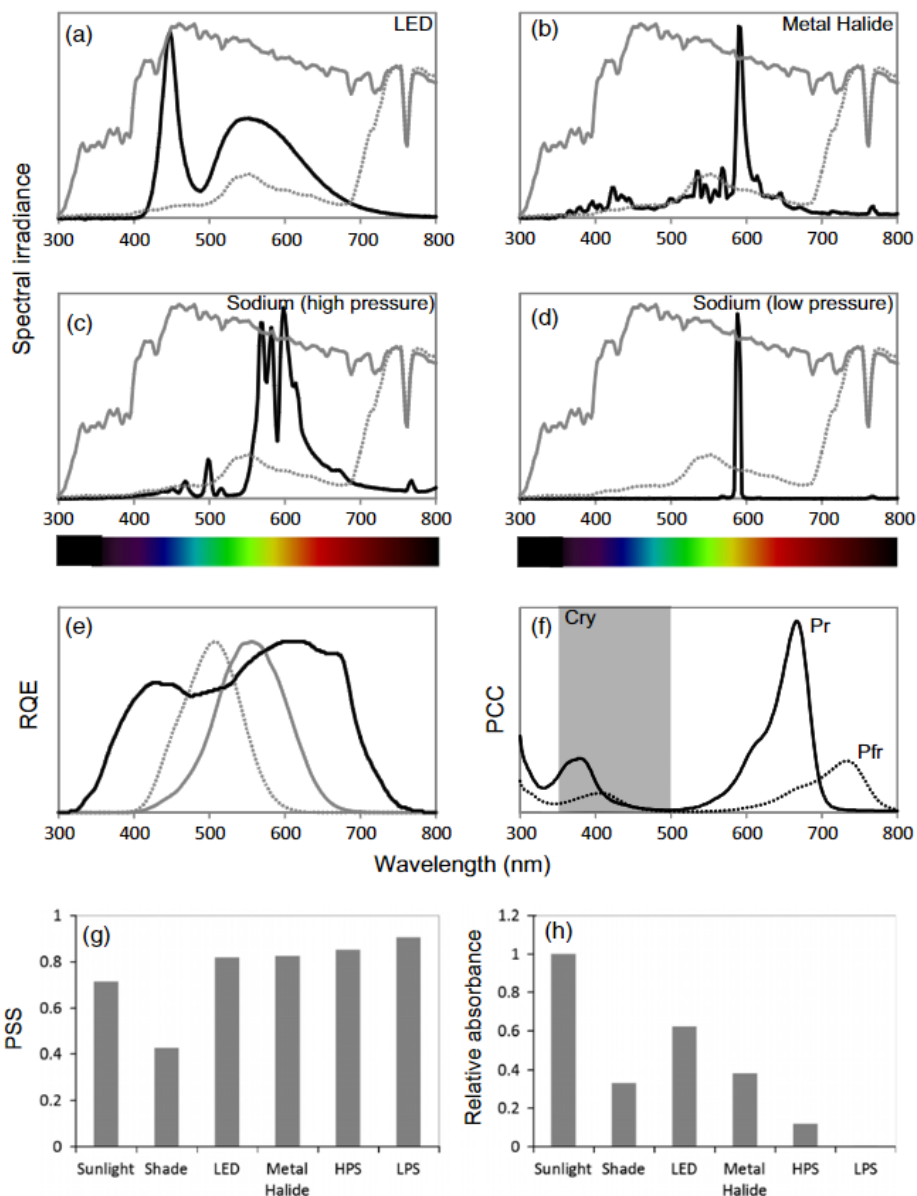
Obr. 4 Intenzita záření v luxech v různých výškách a vzdálenostech od zdroje světla. Hodnoty odpovídají běžným halogenidovým výbojkám, které jsou používány v pouličním osvětlení. Převzato z (Bennie et al., 2016).

Studii, které by se zabývaly reakcemi rostlin na umělé osvětlení v noci, nebylo provedeno mnoho. Nejvíce pozornosti se zatím věnovalo zkoumání změn ekologických procesů v blízkosti zdrojů nočního světla. Ukazuje se, že noční světlo stimuluje aktivitu herbivorů, kteří pak vyvíjejí na rostliny silnější predáčnický tlak (McMunn et al., 2019, Anic et al., 2022, Cieraad et al., 2023). Dále mění noční světlo chování opylovačů (Knop et al., 2017, Giavi et al., 2021). Výzkumy zatím ukázaly na to, že fenologie městských stromů rostoucích pod zdroji umělého osvětlení se mění (např. pozdější opad listů) (Matzke, 1936, Skvareninová et al., 2017, Massetti, 2018). Další se věnovaly rozdílům v biomase a poměrech uhlíku s dusíkem v listech rostlin

dlouhodobě pěstovaných pod nočním umělým osvětlením. Speißer et al. (2021) zjistili, že zatímco za běžných podmínek jsou přírůstky biomasy běžných zdomácnělých nepůvodních rostlin výrazně vyšší než hůře naturalizovaných nepůvodních druhů, pod nočním umělým osvětlením se rozdíl stírá a obecně je přírůstek vyšší u obou skupin. Různě silné vlivy na biomasu, druhové složení a fenologii běžných lučních druhů rostlin v podmínkách simulujících noční umělé osvětlení ve městě zaznamenala také dlouhodobá studie (Bennie et al., 2018). Anic et al. (2022) při výzkumu běžných travníkových rostlin pod dlouhodobým vlivem nočního světla zjistili, že odpověď na noční umělé osvětlení je druhově individuální a většinou nesignifikantní, ať už co se týče přírůstku biomasy, tak poměru C ku N vázaného v listech. Ta samá studie pak ukazuje, že výraznější dopady na rostliny má oproti jiným technologie osvětlení LED (více stimuluje herbivory, zvyšuje poměr N ku C v *Lotus corniculatus*).

Různé technologie osvětlení je třeba brát při studiu potenciálního vlivu nočního umělého světla na evoluci rostlin v úvahu. Fyziologické mechanismy v rostlinách jsou totiž úzce spjaty s konkrétními vlnovými délkami, na které jejich fotoreceptory reagují, a právě ty se v rámci různých technologií liší (viz Obr. 5) (Bennie et al., 2016). Ukazuje se, že technologie LED osvětlení, která nahrazuje kvůli energetické úspornosti starší světelné technologie a vyzařuje oproti nim jiné spektrum vlnových délek (Obr. 5), ovlivňuje daleko více biologické procesy a ekologické vazby ve svém bezprostředním okolí (Pawson and Bader, 2014, Davies et al., 2017).





Obr. 5 Grafy a) – d) ukazují na černé křivce vlnové délky vyzařované jednotlivými běžnými technologiemi umělého osvětlení. Šedou nepřerušovanou křivkou je pak pro srovnání naznačeno běžné záření za zataženého dne a přerušovaná linka ukazuje vlnové délky pronikající pod husté stromové patro. Graf e) znázorňuje relativní kvantovou úspěšnost fotosyntézy při různých vlnových délkách. Šedě jsou vyznačeny standardní luminiscenční funkce fotopického (plná linka) a skotopického (přerušovaná linka) vidění člověka. Graf f) ukazuje rozdíly mezi fotochemickou aktivitou fytochromů Pr (plná čára) a Pfr (přerušovaná čára) a šedě vyznačená oblast označuje spektrum vlnových délek, na které je schopný reagovat kryptochrom. Grafy g) a h) porovnávají, jak čtyři různé technologie umělého osvětlení ovlivňují tyto rostlinné fotoreceptory a srovnají je s vlivem přímého a částečně zastíněného denního světla. Graf g) zobrazuje poměr mezi dvěma formami fytochromu v rostlinách pod stálým osvětlením danými zdroji. Graf h) srovnává relativní kvantové množství světla ve spektrální oblasti, na kterou je kryptochrom citlivý, na jednotku záření, která je zvolena tak, že sluneční záření je rovno jedné. Převzato z (Bennie et al., 2016).

Pro rostliny podléhající nočnímu umělému osvětlení je důležitou oblastí výzkumu také změna chování opylovačů. Řada nočních opylovačů je totiž fototaktická a umělé osvětlení jejich aktivitu narušuje. Ukazuje se však, že vztahy mezi rostlinami a nočními a denními opylovači jsou zatím ne příliš známým způsobem velmi úzce provázané a pozměněná aktivita nočních opylovačů vede i ke změnám chování denních opylovačů. Opylení navíc může komplikovat i případná reakce rostlin na umělé osvětlení. To vše dohromady způsobuje výrazný

druhově specifický pokles v návštěvách květů a komplikuje rozmnožování některých druhů rostlin (Knop et al., 2017, Giavi et al., 2021).

Evoluční odpovědi organismů na umělé osvětlení zatím příliš studovány nebyly. V posledních letech proběhl výzkum, který ukazuje na evoluci k menší odpovědi na světlo u fototaktických motýlů (Van De Schoot et al., 2024). Vliv umělého osvětlení na rychlou evoluci rostlin zatím zkoumán nebyl. Noční umělé osvětlení bez pochyby není tak silným selekčním tlakem na rostliny, jako toxické kovy v půdě a jeho přímé vlivy na adaptace rostlin proto nejsou tak jednoduše patrné. Ve městském prostředí je navíc zapotřebí uvažovat se zkreslením výsledků jinými stresovými faktory, jež urbanizace přináší (Johnson and Munshi-South, 2017). Je však jasné, že noční umělé osvětlení na rostliny působí a stejně tak i na ekosystémy, které zasahuje. Bennie et al. (2018) také přichází s myšlenkou, že globální změna klimatu, která potenciálně omezí rozdíly mezi zimními a jarními teplotami, společně s umělým osvětlením může naprosto proměnit signalizační mechanismy fenologických projevů rostlin, které jsou založeny zejména na změnách poměru délky dne a noci a teplot v průběhu ročních období. Ve výzkumu vlivů umělého osvětlení na ekosystémy a rostliny je zatím mnoho otázek a málo odpovědí. Přímé a nepřímé dopady umělého osvětlení na rostliny by tak měly být předmětem dalšího zkoumání a stejně tak i mechanismy, kterými na ně rostliny reagují.

## 4 Závěr

Lidská činnost dnes výrazně ovlivňuje životní prostředí i organismy v něm žijící. Vede k destabilizaci mnoha přírodních systémů a vnáší do nich nové prvky. To má pochopitelně dopad i na rostliny, jež nemohou proměněné prostředí opustit, ale musí novým podmínkám přímo čelit. Z prostudované literatury je patrné, že existuje mnoho situací, kdy si byly rostliny schopny vytvořit adaptace k nepříznivým podmínkám velmi rychle. V mnoha případech bylo také prokázáno, že tyto změny mohou být dědičné. Jeden z mechanismů vzniku takovýchto adaptivních změn je rychlá evoluce, tedy evoluce probíhající na ekologických časových škálách. Nejedná se o výjimečný jev, který by se objevil až v posledních letech jako reakce na rapidní proměnlivost prostředí. Rychlá evoluce pravděpodobně pomáhala organismům s najitím vhodného fenotypu pro aktuální podmínky po celou dobu jejich vývoje. Její stopa v makroevoluci je však matná, jelikož už z povahy často mění směr a nevede tak ve většině případů k dlouhodobým změnám. V proměnlivých podmínkách dnešního světa hraje pravděpodobně důležitou roli, je proto snáze patrná a stává se předmětem výzkumu. Není však

jediným mechanismem, který vede k dědičným změnám, což se ukazuje s rozvojem studia epigenetiky, jež je také fenoménem posledních let. Zejména ve starších studiích, které s tímto jevem nepočítaly, nejsou od sebe tyto mechanismy rozlišeny. Míra významu epigenetiky i rychlé evoluce ve vzniku rostlinných adaptací je tak stále předmětem výzkumu. Syntéza poznatků o vlivu rychlé evoluce na rostliny byla provedena na dvou příkladech antropogenního znečištění – těžkých kovech v půdě a nočním umělém osvětlení.

Je patrné, že těžké kovy v půdě jsou velmi silným selekčním faktorem, jelikož jsou pro neadaptované jedince toxické. Pravděpodobně díky tomu je možné v mnoha případech nalézt velmi ostrou hranici mezi adaptovanými a neadaptovanými populacemi a k selekci odolných fenotypů dochází v měřítku jednotek generací. Adaptace je specifická a probíhá v nepříbuzných liniích paralelně. Vývoj tolerance k těžkým kovům byl zaznamenán u mnoha taxonů s rozdílnými životními cykly. Je jisté, že v adaptivním procesu hraje roli i epigenetika, a tak je skutečný význam rychlé evoluce složitě určit. Zde je prostor pro další výzkum.

Naopak vliv nočního umělého osvětlení na rostliny zatím není vůbec prozkoumán. Jediné doklady rychlé evoluce v souvislosti s nočním světlem lze nalézt u fototaktického hmyzu. Je jasné, že tak silným selekčním faktorem jako těžké kovy, jež jsou pro nepřizpůsobené jedince toxické, nebude. To však neznamená, že na směr vývoje rostlin nemá žádný vliv. Z výzkumů vyplývá, že noční umělé osvětlení ovlivňuje fenologii rostlin, jejich interakce s opylovači, stimuluje aktivitu herbivorů a také mění chování dalších živočichů, které může mít potenciální dopady i na rostliny. Zároveň je zřejmé, že míra stresu způsobená umělým osvětlením závisí na typu zdroje a kromě jeho intenzity také na spektru vlnových délek, jež vyzařuje. V této souvislosti je často zmiňována technologie LED osvětlení, která postupně nahrazuje starší svítidla a má mít na ekosystémy výraznější dopady. Obecně je zatím studií na téma umělého osvětlení ve vztahu k organismům omezený počet a většina z těch, co proběhly, se soustředí na živočichy. Je zde proto prostor pro další výzkum přímých i nepřímých vlivů nočního umělého osvětlení na rostliny a jeho potenciálního významu jakožto selekčního faktoru pro rychlou evoluci, případně jiné adaptivní mechanismy. Díky rozvoji poznání v této oblasti bychom lépe pochopili vliv urbanizace na ekosystémy, což se dá uplatnit při navrhování nových technologií, nebo ochranářských postupů.

## 5 Seznam použité literatury

- ABRATOWSKA, A., WASOWICZ, P., BEDNAREK, P. T., TELKA, J. & WIERZBICKA, M. 2012. Morphological and genetic distinctiveness of metallicolous and non-metallicolous populations of *Armeria maritima* s.l. (Plumbaginaceae) in Poland. *Plant Biology*, 14, 586-595.
- AL-HIYALY, S. A. K., MCNEILLY, T., BRADSHAW, A. D. & MORTIMER, A. M. 1993. The effect of zinc contamination from electricity pylons. Genetic constraints on selection for zinc tolerance. *Heredity*, 70, 22-32.
- ANIC, V., GASTON, K. J., DAVIES, T. W. & BENNIE, J. 2022. Long-term effects of artificial nighttime lighting and trophic complexity on plant biomass and foliar carbon and nitrogen in a grassland community. *Ecology and Evolution*, 12, 11.
- ATKINS, D. P., TRUEMAN, I. C., CLARKE, C. B. & BRADSHAW, A. D. 1982. THE EVOLUTION OF LEAD TOLERANCE BY *FESTUCA-RUBRA* ON A MOTORWAY VERGE. *Environmental Pollution Series a-Ecological and Biological*, 27, 233-241.
- BAKER, A. J. M. 1978. ECOPHYSIOLOGICAL ASPECTS OF ZINC TOLERANCE IN *SILENE MARITIMA* WITH. *New Phytologist*, 80, 635-642.
- BENNIE, J., DAVIES, T. W., CRUSE, D., BELL, F. & GASTON, K. J. 2018. Artificial light at night alters grassland vegetation species composition and phenology. *Journal of Applied Ecology*, 55, 442-450.
- BENNIE, J., DAVIES, T. W., CRUSE, D. & GASTON, K. J. 2016. Ecological effects of artificial light at night on wild plants. *Journal of Ecology*, 104, 611-620.
- BEZEL', V. S., ZHUIKOVA, T. V., DULYA, O. V. & BALLYBERDINA, N. S. 2019. Intraspecific Variability of Metal Tolerance in *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. Seed Progeny: Analysis Based on Dose–Response Relationship. *Russian Journal of Ecology*, 50, 331-336.
- BONE, E. & FARRÉS, A. 2001. Trends and rates of microevolution in plants. *Genetica*, 112, 165-182.
- BRADSHAW, A. D. 1952. Populations of *Agrostis tenuis* Resistant to Lead and Zinc Poisoning. *Nature*, 169, 1098-1098.
- BROWN, G. & BRINKMANN, K. 1992. HEAVY-METAL TOLERANCE IN *FESTUCA-OVINA* L FROM CONTAMINATED SITES IN THE EIFEL MOUNTAINS, GERMANY. *Plant and Soil*, 143, 239-247.
- BROX, J. 2010. *Brilliant: the evolution of artificial light*, Houghton Mifflin Harcourt.
- CARLSON, J. E. 2007. Male-biased nectar production in a protandrous herb matches predictions of sexual selection theory in plants. *American Journal of Botany*, 94, 674-682.

- CARLSON, S. M., CUNNINGHAM, C. J. & WESTLEY, P. A. H. 2014. Evolutionary rescue in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 521-530.
- CARROLL, S. P., HENDRY, A. P., REZNICK, D. N. & FOX, C. W. 2007. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21, 387-393.
- CHUDZIŃSKA, E., DIATTA, J. B. & WOJNICKA-PÓŁTORAK, A. 2014. Adaptation strategies and referencing trial of Scots and black pine populations subjected to heavy metal pollution. *Environmental Science and Pollution Research*, 21, 2165-2177.
- CIERAAD, E., STRANGE, E., FLINK, M., SCHRAMA, M. & SPOELSTRA, K. 2023. Artificial light at night affects plant-herbivore interactions. *Journal of Applied Ecology*, 60, 400-410.
- CINZANO, P., FALCHI, F. & ELVIDGE, C. D. 2001. The first World Atlas of the artificial night sky brightness. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 328, 689-707.
- CLEMENS, S. 2019. Metal ligands in micronutrient acquisition and homeostasis. *Plant, Cell & Environment*, 42, 2902-2912.
- DAVIES, T. W., BENNIE, J., CRUSE, D., BLUMGART, D., INGER, R. & GASTON, K. J. 2017. Multiple night-time light-emitting diode lighting strategies impact grassland invertebrate assemblages. *Global Change Biology*, 23, 2641-2648.
- DE JONG, G. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, 166, 101-118.
- DICKINSON, N. M., TURNER, A. P. & LEPP, N. W. 1991. HOW DO TREES AND OTHER LONG-LIVED PLANTS SURVIVE IN POLLUTED ENVIRONMENTS. *Functional Ecology*, 5, 5-11.
- EHRENREICH, I. M. & PFENNIG, D. W. 2016. Genetic assimilation: a review of its potential proximate causes and evolutionary consequences. *Annals of Botany*, 117, 769-779.
- ERÄNEN, J. K. 2008. Rapid evolution towards heavy metal resistance by mountain birch around two subarctic copper-nickel smelters. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 492-501.
- FALCHI, F., CINZANO, P., DURISCOE, D., KYBA, C. C. M., ELVIDGE, C. D., BAUGH, K., PORTNOV, B. A., RYBNIKOVA, N. A. & FURGONI, R. 2016. The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science Advances*, 2.
- FLEGR, J. 2005. *Evoluční biologie*. Praha: Academia.
- FRANKS, S. J., SIM, S. & WEIS, A. E. 2007. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 1278-1282.
- GARTSIDE, D. W. & MCNEILLY, T. 1974. Genetic studies in heavy metal tolerant plants. *Heredity*, 32, 287-297.

- GASTON, K. J. & BENNIE, J. 2014. Demographic effects of artificial nighttime lighting on animal populations. *Environmental Reviews*, 22, 323-330.
- GASTON, K. J., DAVIES, T. W., NEDELEC, S. L. & HOLT, L. A. 2017. Impacts of Artificial Light at Night on Biological Timings. In: FUTUYMA, D. J. (ed.) *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 48. Palo Alto: Annual Reviews.
- GHALAMBOR, C. K., MCKAY, J. K., CARROLL, S. P. & REZNICK, D. N. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21, 394-407.
- GHORI, N.-H., GHORI, T., HAYAT, M. Q., IMADI, S. R., GUL, A., ALTAY, V. & OZTURK, M. 2019. Heavy metal stress and responses in plants. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 16, 1807-1828.
- GIAVI, S., FONTAINE, C. & KNOP, E. 2021. Impact of artificial light at night on diurnal plant-pollinator interactions. *Nature Communications*, 12.
- GINGERICH, P. D. 1983. RATES OF EVOLUTION - EFFECTS OF TIME AND TEMPORAL SCALING. *Science*, 222, 159-161.
- GINGERICH, P. D. 1993. QUANTIFICATION AND COMPARISON OF EVOLUTIONARY RATES. *American Journal of Science*, 293A, 453-478.
- GOMULKIEWICZ, R. & HOLT, R. D. 1995. WHEN DOES EVOLUTION BY NATURAL-SELECTION PREVENT EXTINCTION. *Evolution*, 49, 201-207.
- GONG, W. H., WANG, Y., CHEN, C., XIONG, Y. T., ZHOU, Y., XIAO, F. & LI, B. 2022. The rapid evolution of an invasive plant due to increased selection pressures throughout its invasive history. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 233, 8.
- GOVAERT, L., FRONHOFER, E. A., LION, S., EIZAGUIRRE, C., BONTE, D., EGAS, M., HENDRY, A. P., DE BRITO MARTINS, A., MELIÁN, C. J., RAEYMAEKERS, J. A. M., RATIKAINEN, I. I., SAETHER, B. E., SCHWEITZER, J. A. & MATTHEWS, B. 2019. Eco-evolutionary feedbacks—Theoretical models and perspectives. *Functional Ecology*, 33, 13-30.
- GREGORY, R. P. G. & BRADSHAW, A. D. 1965. HEAVY METAL TOLERANCE IN POPULATIONS OF *AGROSTIS TENUIS* SIBTH. AND OTHER GRASSES. *New Phytologist*, 64, 131-143.
- GUTIÉRREZ-VALENCIA, J., FRACASSETTI, M., HORVATH, R., LAENEN, B., DÉSAMORE, A., DROUZAS, A. D., FRIBERG, M., KOLÁŘ, F. & SLOTTE, T. 2022. Genomic Signatures of Sexual Selection on Pollen-Expressed Genes in *Arabis alpina*. *Molecular Biology and Evolution*, 39.
- HAIRSTON, N. G., ELLNER, S. P., GEBER, M. A., YOSHIDA, T. & FOX, J. A. 2005. Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecology Letters*, 8, 1114-1127.

- HART, S. P., TURCOTTE, M. M. & LEVINE, J. M. 2019. Effects of rapid evolution on species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116, 2112-2117.
- HENDRY, A. P. 2016. *Eco-evolutionary Dynamics*, Princeton, NJ: Princeton University Press.
- HENDRY, A. P. & KINNISON, M. T. 1999. PERSPECTIVE: THE PACE OF MODERN LIFE: MEASURING RATES OF CONTEMPORARY MICROEVOLUTION. *Evolution*, 53, 1637-1653.
- HERMAN, J. J. & SULTAN, S. E. 2011. Adaptive Transgenerational Plasticity in Plants: Case Studies, Mechanisms, and Implications for Natural Populations. *Frontiers in Plant Science*, 2.
- HOFFMANN, A. A. & SGRÒ, C. M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479-485.
- HOPKINS, G. R., GASTON, K. J., VISSER, M. E., ELGAR, M. A. & JONES, T. M. 2018. Artificial light at night as a driver of evolution across urban-rural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16, 472-479.
- HOU, Q. Y., YANG, Z. F., JI, J. F., YU, T., CHEN, G. G., LI, J., XIA, X. Q., ZHANG, M. & YUAN, X. Y. 2014. Annual net input fluxes of heavy metals of the agro-ecosystem in the Yangtze River delta, China. *Journal of Geochemical Exploration*, 139, 68-84.
- HÖLKER, F., MOSS, T., GRIEFAHN, B., KLOAS, W., VOIGT, C. C., HENCKEL, D., HÄNEL, A., KAPPELER, P. M., VÖLKER, S., SCHWOPE, A., FRANKE, S., UHRLANDT, D., FISCHER, J., KLENKE, R., WOLTER, C. & TOCKNER, K. 2010. The Dark Side of Light: A Transdisciplinary Research Agenda for Light Pollution Policy. *Ecology and Society*, 15.
- IPCC 2023. *Climate Change 2023: Synthesis Report. In: CONTRIBUTION OF WORKING GROUPS I, I. A. I. T. T. S. A. R. O. T. I. P. O. C. C. C. W. T., H. LEE AND J. ROMERO (EDS.)*] (ed.). Geneva, Switzerland.
- JAIN, S. K. & BRADSHAW, A. D. 1966. Evolutionary divergence among adjacent plant populations I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity*, 21, 407-441.
- JOHNSON, M. T. J. & MUNSHI-SOUTH, J. 2017. Evolution of life in urban environments. *Science*, 358.
- JOWETT, D. 1958. POPULATIONS OF AGROSTIS SPP TOLERANT OF HEAVY METALS. *Nature*, 182, 816-817.
- KARATAGLIS, S. S. 1980. ZINC AND COPPER EFFECTS ON METAL-TOLERANT AND NON-TOLERANT CLONES OF AGROSTIS-TENUIS (POACEAE). *Plant Systematics and Evolution*, 134, 173-182.
- KARITTER, P., MARCH-SALAS, M., ENSSLIN, A., RAUSCHKOLB, R., GODEFROID, S. & SCHEEPENS, J. F. 2024. Combining the resurrection approach with transplant experiments to investigate adaptation of plant populations to environmental change. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 62.

- KINNISON, M. T. & HENDRY, A. P. 2001. The pace of modern life II: from rates of contemporary microevolution to pattern and process. *Genetica*, 112, 145-164.
- KIRKEY, F. M., MATTHEWS, J. & RYSER, P. 2012. Metal resistance in populations of red maple (<i>Acer rubrum</i> L.) and white birch (<i>Betula papyrifera</i> Marsh.) from a metal-contaminated region and neighbouring non-contaminated regions. *Environmental Pollution*, 164, 53-58.
- KNOP, E., ZOLLER, L., RYSER, R., GERPE, C., HÖRLER, M. & FONTAINE, C. 2017. Artificial light at night as a new threat to pollination. *Nature*, 548, 206-209.
- LANKAU, R., JØRGENSEN, P. S., HARRIS, D. J. & SIH, A. 2011. Incorporating evolutionary principles into environmental management and policy. *Evolutionary Applications*, 4, 315-325.
- LATTA, L. C., BAKELAR, J. W., KNAPP, R. A. & PFRENDER, M. E. 2007. Rapid evolution in response to introduced predators II: the contribution of adaptive plasticity. *BMC Evolutionary Biology*, 7.
- LATZEL, V., FISCHER, M., GROOT, M., GUTZAT, R., LAMPEL, C., OUBORG, J., PAREPA, M., SCHMID, K., VERGEER, P., ZHANG, Y. & BOSSDORF, O. 2023. Parental environmental effects are common and strong, but unpredictable, in <i>Arabidopsis thaliana</i>. *New Phytologist*, 237, 1014-1023.
- MANALIL, S., BUSI, R., RENTON, M. & POWLES, S. B. 2011. Rapid Evolution of Herbicide Resistance by Low Herbicide Dosages. *Weed Science*, 59, 210-217.
- MARON, J. L., VILÀ, M., BOMMARCO, R., ELMENDORF, S. & BEARDSLEY, P. 2004. RAPID EVOLUTION OF AN INVASIVE PLANT. *Ecological Monographs*, 74, 261-280.
- MASSETTI, L. 2018. Assessing the impact of street lighting on <i>Platanus x acerifolia</i> phenology. *Urban Forestry & Urban Greening*, 34, 71-77.
- MATZKE, E. B. 1936. The Effect of Street Lights in Delaying Leaf-Fall in Certain Trees. *American Journal of Botany*, 23, 446-452.
- MCMUNN, M. S., YANG, L. H., ANSALMO, A., BUCKNAM, K., CLARET, M., CLAY, C., COX, K., DUNGEY, D. R., JONES, A., KIM, A. Y., KUBACKI, R., LE, R., MARTINEZ, D., REYNOLDS, B., SCHRODER, J. & WOOD, E. 2019. Artificial Light Increases Local Predator Abundance, Predation Rates, and Herbivory. *Environmental Entomology*, 48, 1331-1339.
- MCNEILLY, T. & ANTONOVICS, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations IV. Barriers to gene flow. *Heredity*, 23, 205-218.
- MCNEILLY, T. & BRADSHAW, A. D. 1968. EVOLUTIONARY PROCESSES IN POPULATIONS OF COPPER TOLERANT AGROSTIS TENUIS SIBTH. *Evolution*, 22, 108-+.



- MIGUEL, A. S. D., BENNIE, J., ROSENFELD, E., DZURJAK, S. & GASTON, K. J. 2022. Environmental risks from artificial nighttime lighting widespread and increasing across Europe. *Science Advances*, 8.
- MOLLER, A. P. & ERIKSSON, M. 1995. POLLINATOR PREFERENCE FOR SYMMETRICAL FLOWERS AND SEXUAL SELECTION IN PLANTS. *Oikos*, 73, 15-22.
- NG, E. T. H. & KINJO, A. R. 2024. Plasticity-led and mutation-led evolutions are different modes of the same developmental gene regulatory network. *Peerj*, 12.
- OWENS, A. C. S., COCHARD, P., DURRANT, J., FARNWORTH, B., PERKIN, E. K. & SEYMOURE, B. 2020. Light pollution is a driver of insect declines. *Biological Conservation*, 241.
- PAPADOPULOS, A. S. T., HELMSTETTER, A. J., OSBORNE, O. G., COMEAULT, A. A., WOOD, D. P., STRAW, E. A., MASON, L., FAY, M. F., PARKER, J., DUNNING, L. T., FOOTE, A. D., SMITH, R. J. & LIGHTEN, J. 2021. Rapid Parallel Adaptation to Anthropogenic Heavy Metal Pollution. *Molecular Biology and Evolution*, 38, 3724-3736.
- PAWSON, S. M. & BADER, M. K.-F. 2014. LED lighting increases the ecological impact of light pollution irrespective of color temperature. *Ecological Applications*, 24, 1561-1568.
- PIGLIUCCI, M., MURREN, C. J. & SCHLICHTING, C. D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209, 2362-2367.
- PRICE, T. D., QVARNSTRÖM, A. & IRWIN, D. E. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 1433-1440.
- PULFORD, I. D. & WATSON, C. 2003. Phytoremediation of heavy metal-contaminated land by trees - a review. *Environment International*, 29, 529-540.
- RASHID, A., SCHUTTE, B. J., ULERY, A., DEYHOLOS, M. K., SANOGO, S., LEHNHOFF, E. A. & BECK, L. 2023. Heavy Metal Contamination in Agricultural Soil: Environmental Pollutants Affecting Crop Health. *Agronomy*, 13, 1521.
- RASKIN, I., SMITH, R. D. & SALT, D. E. 1997. Phytoremediation of metals: Using plants to remove pollutants from the environment. *Current Opinion in Biotechnology*, 8, 221-226.
- RYSER, P. & SAUDER, W. R. 2006. Effects of heavy-metal-contaminated soil on growth, phenology and biomass turnover of *Hieracium piloselloides*. *Environmental Pollution*, 140, 52-61.
- RÄSÄNEN, K. & KRUK, L. E. B. 2007. Maternal effects and evolution at ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21, 408-421.
- SAMMARCO, I., DÍEZ RODRÍGUEZ, B., GALANTI, D., NUNN, A., BECKER, C., BOSSDORF, O., MÜNZBERGOVÁ, Z. & LATZEL, V. 2024. *scp*>DNA</i>

- methylation in the wild: epigenetic transgenerational inheritance can mediate adaptation in clones of wild strawberry (*Fragaria vesca*). *New Phytologist*, 241, 1621-1635.
- SANDERS, D., FRAGO, E., KEHOE, R., PATTERSON, C. & GASTON, K. J. 2020. A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 74-81.
- SILVA, E., MARCO, A., DA GRAÇA, J., PÉREZ, H., ABELLA, E., PATINO-MARTINEZ, J., MARTINS, S. & ALMEIDA, C. 2017. Light pollution affects nesting behavior of loggerhead turtles and predation risk of nests and hatchlings. *Journal of Photochemistry and Photobiology B-Biology*, 173, 240-249.
- SIMPSON, G. G. 1953. THE BALDWIN EFFECT. *Evolution*, 7, 110-117.
- SKVARENINOVÁ, J., TUHÁRSKA, M., SKVARENINA, J., BABÁLOVÁ, D., SLOBODNÍKOVÁ, L., SLOBODNÍK, B., STREDOVÁ, H. & MINDAS, J. 2017. Effects of light pollution on tree phenology in the urban environment. *Moravian Geographical Reports*, 25, 282-290.
- SPEIßER, B., LIU, Y. & VAN KLEUNEN, M. 2021. Biomass responses of widely and less-widely naturalized alien plants to artificial light at night. *Journal of Ecology*, 109, 1819-1827.
- SVENSSON, E. I. 2019. Eco-evolutionary dynamics of sexual selection and sexual conflict. *Functional Ecology*, 33, 60-72.
- SWADDLE, J. P., FRANCIS, C. D., BARBER, J. R., COOPER, C. B., KYBA, C. C. M., DOMINONI, D. M., SHANNON, G., ASCHEHOUG, E., GOODWIN, S. E., KAWAHARA, A. Y., LUTHER, D., SPOELSTRA, K., VOSS, M. & LONGCORE, T. 2015. A framework to assess evolutionary responses to anthropogenic light and sound. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 550-560.
- TONNABEL, J., DAVID, P., JANICKE, T., LEHNER, A., MOLLET, J. C., PANNELL, J. R. & DUFAY, M. 2021. The Scope for Postmating Sexual Selection in Plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 556-567.
- VAN DE SCHOOT, E., MERCKX, T., EBERT, D., WESSELINGH, R. A., ALTERMATT, F. & VANDYCK, H. 2024. Evolutionary change in flight-to-light response in urban moths comes with changes in wing morphology. *Biology Letters*, 20.
- WADDINGTON, C. H. 1953. GENETIC ASSIMILATION OF AN ACQUIRED CHARACTER. *Evolution*, 7, 118-126.
- WALLEY, K. A., KHAN, M. S. I. & BRADSHAW, A. D. 1974. The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. *Heredity*, 32, 309-319.
- WEIS, A. E. 2018. Detecting the “invisible fraction” bias in resurrection experiments. *Evolutionary Applications*, 11, 88-95.
- WEST-EBERHARD, M. J. 2003. Plasticity. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press.

- WOOD, D. P., HOLMBERG, J. A., OSBORNE, O. G., HELMSTETTER, A. J., DUNNING, L. T., ELLISON, A. R., SMITH, R. J., LIGHTEN, J. & PAPADOPULOS, A. S. T. 2023. Genetic assimilation of ancestral plasticity during parallel adaptation to zinc contamination in *Silene uniflora*. *Nature Ecology & Evolution*, 7, 414-423.
- WU, L. & KRUCKEBERG, A. L. 1985. COPPER TOLERANCE IN TWO LEGUME SPECIES FROM A COPPER MINE HABITAT. *New Phytologist*, 99, 565-570.
- WUANA, R. A. & OKIEIMEN, F. E. 2011. Heavy Metals in Contaminated Soils: A Review of Sources, Chemistry, Risks and Best Available Strategies for Remediation. *ISRN Ecology*, 2011, 1-20.
- ZHAO, H., WU, Y., LAN, X., YANG, Y., WU, X. & DU, L. 2022. Comprehensive assessment of harmful heavy metals in contaminated soil in order to score pollution level. *Scientific Reports*, 12.