

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologická a evoluční biologie



Martin Kivader

Biologie a ekologická dynamika baltských fukusových beltů
Biology and ecological dynamics of Baltic Fucus belts

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Jiří Neustupa, 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

Martin Kivader

Poděkování:

Chtěl bych poděkovat Jiřímu Neustupovi za ochotu a pohotovost při vedení této práce, za důvěru a upřímnost během mého psaní a za jeho nakažlivou lásku k fukálním řasám a algologii obecně.

Dále bych chtěl poděkovat své rodině, kolegům Dominice Dbalé a Danielovi Mezníkovi, Μυρτώ Γιαρένη, bratrom a sestrám rádu sv. Kataríny a nápoji Red Bull za podporu při psaní této práce a v průběhu studia.

V neposlední řadě bych chtěl poděkovat kolegovi Jiřímu Hermannovi za sdílené Mumínky.

Abstrakt

Chaluhy rodu *Fucus* jsou klíčovými druhy jinak druhově chudého Baltského moře, v němž vytváří porosty zvané belty. Rozšíření druhů rodu *Fucus* je limitováno sníženou salinitou brakické vody, na niž se baltské populace dokázaly adaptovat. Rod *Fucus* je znám svou vysokou fenotypovou plasticitou a absencí pevných reprodukčních bariér, což komplikuje studium jeho recentní radiace. K recentní speciaci baltského endemického *F. radicans* došlo z lokálně adaptovaných populací *F. vesiculosus* zřejmě dvakrát nezávisle na sobě před 2 500–400 lety.

Baltské moře je největší brakický ekosystém. Je charakterizováno výrazným gradientem salinity v rozmezí od 1,2 do 30,2 ‰. Vlévá se do něj přes 200 řek a k výměně vody s oceánem dochází pouze přes systém mělkých Dánských úžin. Od 70. let 20. století byl pozorován ústup i lokální extinkce fukusových beltů v důsledku eutrofizace Baltského moře. Kvůli dlouhé době zdržení vody se živiny se v baltské vodě kumulují.

V reakci na zhoršující se situaci byla roku 1974 spolu s ustanovením Helsinské komise podepsána mezinárodní úmluva o ochraně oblasti Baltského moře. Ústup fukusových beltů však nadále pokračuje a schopnost přirozené obnovy je limitovaná. Zvýšenou sedimentací způsobenou eutrofizací na mnoha lokalitách došlo ke ztrátě substrátu a kolonizaci oportunistickými vláknitými řasami, čímž je možnost rekolonizace populací rodu *Fucus* dále omezena.

Klíčová slova: Baltské moře, eutrofizace, salinita, fylogeneze, belt, *Fucus*, *Fucus radicans*

Abstract

The belt-forming algae of the genus *Fucus* are key species of the otherwise species-poor Baltic Sea. The distribution of the *Fucus* species is limited by the reduced salinity of brackish water to which the Baltic populations have adapted. The genus *Fucus* is known for high phenotypic plasticity and the absence of reproductive barriers, complicating the study of its recent radiation. The recent speciation of the Baltic endemic *F. radicans* from locally adapted *F. vesiculosus* populations probably happened twice independently 2 500–400 years ago.

Baltic Sea is the largest brackish ecosystem characterised by a pronounced salinity gradient ranging from 1.2 to 30.2 ‰. It is influenced by the discharge of over 200 rivers and water exchange with the ocean is limited by the shallow Danish Straits. Since 1970s, *Fucus* decline and local extinction due to eutrophication of the Baltic Sea have been reported. Baltic water has high residence time which leads to accumulation of nutrients.

In 1974, Helsinki Commission was established and the Helsinki Convention on the protection of the Baltic Sea Area was signed in response to its worsening state. *Fucus* belts, however, continue to decline and their ability for recovery is limited. Increased sedimentation due to eutrophication has in many locations resulted in the loss of viable substrate and colonization by opportunistic filamentous algae, further limiting the possibility of *Fucus* recolonization.

Key words: Baltic Sea, eutrophication, salinity, phylogeny, belt, *Fucus*, *Fucus radicans*

Obsah

1	Úvod	1
2	Baltské moře	2
2.1	Vymezení a členění Baltského moře	2
2.2	Oceánografická charakteristika Baltského moře	3
2.3	Brakický charakter Baltského moře	5
2.4	Historie Baltského moře	6
3	Fylogenetická a biogeografická charakteristika fukálních chaluh	7
3.1	Historie rodu <i>Fucus</i> a přehled druhů	8
3.2	Reprodukční strategie a hybridizace v rodu <i>Fucus</i>	9
4	Fukusové belty v Baltském moři	11
4.1	Ekologická charakteristika baltských fukusových beltů	11
4.2	Rozšíření rodu <i>Fucus</i> v Baltském moři	11
4.3	Eutrofizace a její vlivy na makroskopickou vegetaci Baltského moře	16
4.4	Recentní ekologická dynamika fukusových beltů a její možný vývoj	19
5	Závěr	21
6	Seznam literatury	24

1 Úvod

Ekosystém Baltského moře je velice specifický. Jen za pouhých 8 000 let svého stáří prošel několika zásadními změnami – přechodem ze sladkovodní do mořské a následně současné brakické fáze – které významně ovlivnily veškerý život v něm (Gabrielsen et al., 2002; Ignatius et al., 1981; Sjöberg et al., 1984; Svensson, 1991). Na současné podobě, charakterizované výrazným gradientem salinity od vody β -oligoahalinní (1,2 ‰) po vodu mixoeuhalinní (30,2 ‰), praktickou absencí slapových jevů a dlouhou dobou zdržení vody, spjatými s úzkým a mělkým kontaktem s oceánem, se ustálil 3000 let BP (Andersen et al., 2015; Döös et al., 2004; Sjöberg et al., 1984; Svensson, 1991). Veškeré současné druhy obývající Baltské moře se musely během těchto 8 000 let na jeho extrémní prostředí neustále adaptovat (Gabrielsen et al., 2002; Russell, 1985; Snoeijs, 1999).

K zásadním změnám Baltského moře na ekosystémové úrovni však dochází i v jeho recentní historii. V jeho úmoří žije asi 85 mil. lidí a antropogenní vlivy spjaté s činností v moři i na pevnině se na Baltském moři podepisují. Zemědělská činnost, rybolov či doprava jsou významnými zdroji znečištění a eutrofizace Baltského moře (HELCOM, 2023c). Od druhé poloviny 20. století je pozorována snížená průhlednost vody, nárůst případů výskytu a frekvence vodního květu nebo také rozšiřování oblasti anoxií postiženého dna (Carstensen et al., 2014; Finni et al., 2001; Pedersén & Snoeijs, 2001; Sandén & Håkansson, 1996). Negativní dopady eutrofizace Baltského moře mohou vést ke snížení biodiverzity a stability baltského ekosystému (HELCOM, 2023c; Kautsky et al., 1992).

Dominantními rostlinnými druhy Baltského moře jsou hnědé řasy rodu *Fucus*. Rod *Fucus* zahrnuje celkem 10 druhů, z nichž 5 svým rozšířením v současnosti zasahuje do oblasti Baltského moře, přestože 2 z nich pouze v jejích nejzápadnějších částech (Almeida et al., 2022; HELCOM, 2020; Nielsen et al., 1995). V Baltském moři, jinak druhově chudém, jsou řasy rodu *Fucus*, zejména *F. vesiculosus*, klíčovými druhy. Na skalnatém dně Baltského moře jsou jedinými druhy makroskopických řas, které dokáží vytvářet rozsáhlé porosty v sublitorálu, tzv. belty, s nimiž je úzce provázaný život řady rostlinných i živočišných druhů, z nichž pro mnohé mohou být také potravou (Kautsky & Kautsky, 2000; Pedersén & Snoeijs, 2001). Řasy rodu *Fucus* mají tedy v Baltském moři stěžejní postavení a významná část současné baltské biodiverzity je na jejich přítomnosti závislá (Kautsky et al., 1992).

Cílem této práce je shrnout a přiblížit současné znalosti o složení a rozšíření chaluhoých beltů jednotlivých druhů rodu *Fucus* v Baltském moři a jejich proměnách od první poloviny 20. století do současnosti, se zaměřením na eutrofizaci a její dopady na celý baltský ekosystém jakožto vůdčí faktor. Zvláštní pozornost je věnována recentnímu baltskému endemickému druhu *F. radicans*, jehož ekologii bych se chtěl následně věnovat v rámci navazujícího magisterského studia.

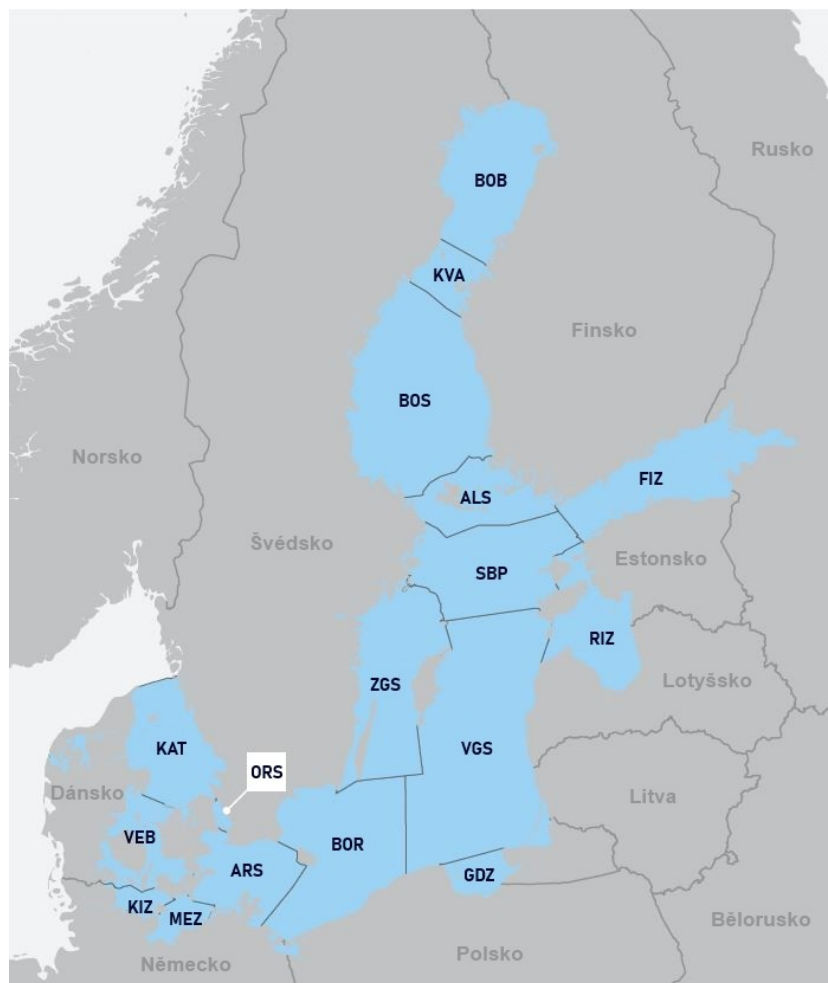
2 Baltské moře

2.1 Vymezení a členění Baltského moře

Studium Baltského moře má bohatou historii a pro přesnou orientaci se v různých oborech ustálily názvy dílčích oblastí, které ovšem nejsou geograficky ustáleny, a nemají tak v mnoha případech české ekvivalenty. Z tohoto důvodu jsou v této práci užívány tradiční názvy ustálené v anglofonní literatuře a české názvy jsou preferenčně využívány pouze, jsou-li anglickým ekvivalentní.

Hranice území, které je označováno jako Baltské moře, se mohou lišit v závislosti na kontextu. V úzkém slova smyslu, vlastní Baltské moře (Baltic Sea proper) je ohraničeno oblastí Belt Sea ze západu, Aland Sea ze severu a nezahrnuje Rižský a Finský záliv. V širokém slova smyslu začíná Baltské moře průlivem Kattegat a pokračuje až do Rižského, Finského a Botnického zálivu. Přestože geograficky je Belt Sea součástí širší definice Baltského moře, kvůli tomu, že se zde nachází hranice výskytu mnoha mořských organismů, byla historicky některými autory z biologického hlediska brána za součást Baltského moře pouze jeho jižní část, zatímco na jeho severní část bylo nahlíženo jako na Severní moře (Remane, 1934). Pro sjednocení terminologie stanovil HELCOM (1992) hranici „oblasti Baltského moře“ (Baltic Sea Area) ve Skagerraku na 57°44,43' severní šířky. Od oceánského prostředí je tato oblast oddělena zejména sníženou salinitou (Kattegat 12,2–30,2 ‰, Öresund 10–15 ‰), malou hloubkou a slabými slapovými jevy, které společně vytvářejí přirozenou bariéru pro rozšíření obligátně mořských organismů (Snoeijs, 1999).

Wattenberg (1949) v Baltském moři vymezuje na základě členění dna 11 oblastí – přechodovou zónu (Kattegat, Belt Sea), Baltské moře v úzkém slova smyslu (Arkona Sea, Bornholm Sea, východní a západní část Gotland Sea), zálivy na východě (Rižský záliv, Finský záliv) a oblast Botnického zálivu (Aland Sea, Bothnian Sea, Bothnian Bay). Toto rozdělení se jen s drobnými odchylkami udrželo do současnosti (Obr. 1). Vedle Botnického zálivu (Bothnian Sea a Bothnian Bay), Rižského zálivu a Finského zálivu je v současné anglofonní literatuře pro oblast mezi Kielským zálivem a ostrovem Åland ustálený pojem „Baltic Sea proper“ (Arkona Sea, Bornholm Sea, Gdaňský záliv a Gotland Sea).



Obr. 1 Mapa dílčích povodí oblasti Baltského moře. **ALS**: Aland Sea, **ARS**: Arkona Sea, **BOB**: Bothnian Bay, **BOR**: Bornholm Sea, **BOS**: Bothnian Sea, **FIZ**: Finský záliv, **GDZ**: Gdaňský záliv, **KAT**: Kattegatt, **KIZ**: Kielský záliv, **KVA**: Kvarken, **MEZ**: Meklenburský záliv, **ORS**: Öresund, **RIZ**: Rižský záliv, **SBP**: severní část Baltic Sea proper, **VEB**: Velký Belt, **VGS**: východní část Gotland Sea, **ZGS**: západní část Gotland Sea. Upraveno dle HELCOM (2020)

2.2 Oceánografická charakteristika Baltského moře

Baltské moře je specifický mixohalinní ekosystém typický svou stálostí – kvůli úzkému mělkému napojení na oceán v něm nedochází k velkému míchání a má dlouhou dobu zdržení vody. Brakická voda působí silným selekčním tlakem, a Baltské moře je tak druhově chudé (Kautsky & Kautsky, 2000; Snoeijs, 1999). Prakticky se zde neprojevují slapové jevy a výška hladiny se pohybuje pouze sezonně mezi jarním maximem a podzimním minimem, případně nepravidelně vlivem barometrického tlaku (Matthäus & Schinke, 1999; Snoeijs, 1999). Kvůli této přirozené stabilitě je však tento ekosystém velmi citlivý na změny.

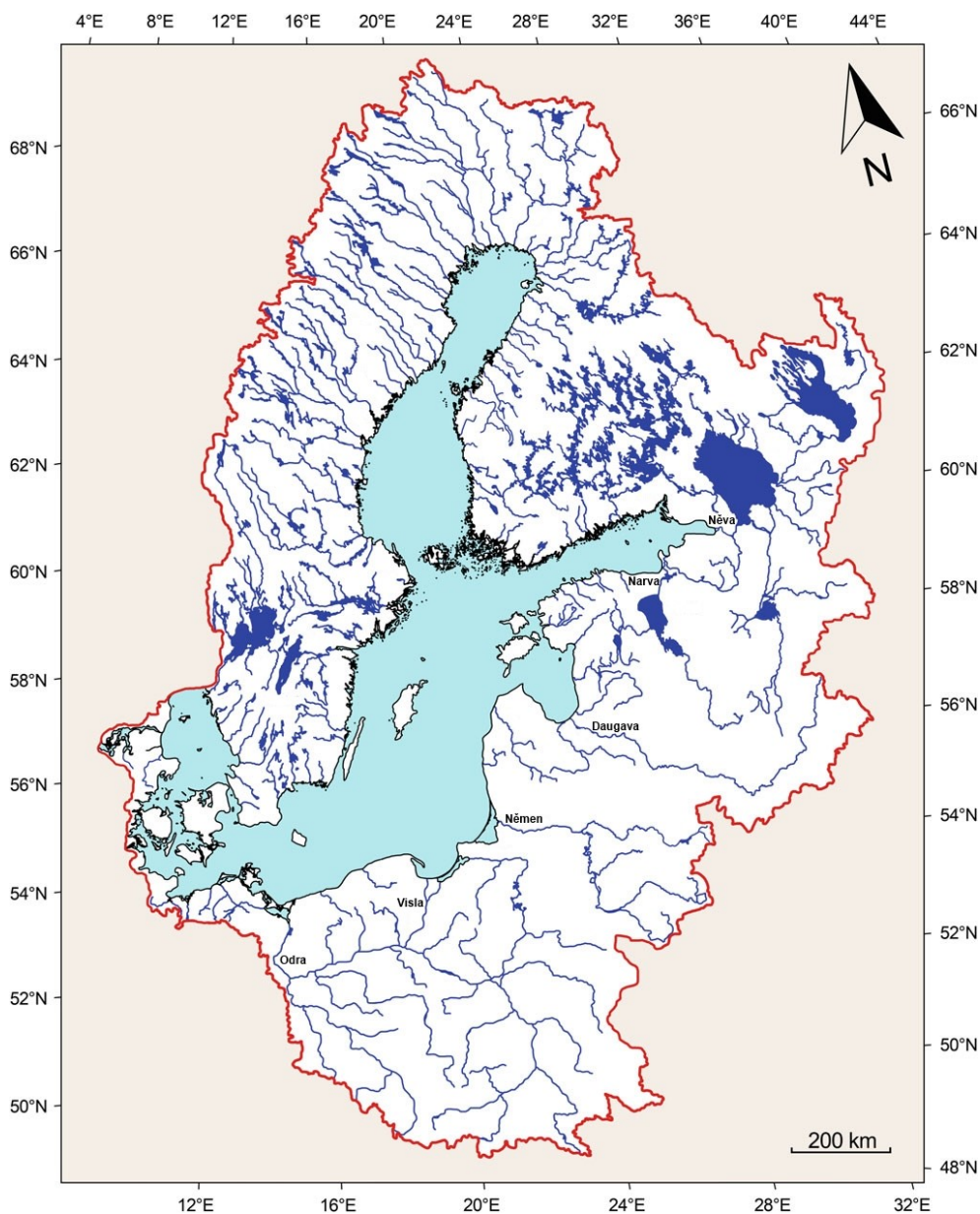
Baltské moře za Kattegatem je poměrně mělké, dosahuje hloubek 50–100 m. Ve své střední části, okolo Gotlandu (Gotland Sea), se prohlubuje a nachází se zde jeho nejhlubší bod, 459 m hluboká Landsort deep. Ve své severní části, v moři západně od Aland dosahuje hloubek přes 200 m

s maximem ve 300 m (Aland deep). Většina Botnického zálivu dosahuje hloubky přes 100 m s maximem ve 293 m (Ulvö deep) (Cameron & Askew, 2011; Waern, 1952).

K výměně vody s Atlantským oceánem dochází přes Severní moře výhradně skrze Dánské úžiny (oblast Belt Sea), kterými také voda Baltské moře opouští. Nejkratší, ale zároveň nejmělkčí cestou mezi Baltským mořem a Kattegatem je průliv Öresund. Většina slané vody do Baltského moře přichází přímo přes Öresund, méně pak delší cestou přes Velký a Malý Belt a následně Kielský a Meklenburský záliv (Döös et al., 2004; Wattenberg, 1949). Úzký a mělký systém Dánských úžin společně s mělkými oblastmi v rámci Baltského moře zapříčiňuje, že voda v Baltském moři má dlouhou dobu zdržení, která činí průměrně 25–40 let (Döös et al., 2004; Matthäus & Schinke, 1999; Snoeijs, 1999), což dále posiluje její brakický charakter.

Veškerá slaná voda a spolu s ní veškerý O_2 , který se vyskytuje u dna Baltského moře, jsou přinášeny prouděním vody ze Severního moře Dánskými úžinami. Přísuny mořské vody přes Kattegat jsou zpravidla menšího rozsahu (10–20 km³). Na přísunu O_2 ke dnu Baltského moře mají podstatný vliv převážně epizodické přísuny okysličené mořské vody většího rozsahu (100–250 km³) (Matthäus & Franck, 1992). Frekvence těchto epizodických přísunů, nazývaných „Major Baltic inflows“ (MBI), je ovšem závislá na povětrnostních podmínkách a celkové kapacitě Baltského moře. Protože jsou Dánské úžiny jediným místem, kudy voda do Baltského moře vstupuje a kudy ho opouští, je frekvence MBI negativně ovlivněna množstvím vody vtékající do Baltského moři z pevniny (Matthäus & Schinke, 1999).

Ročně v Baltském moři skončí téměř stejný objem sladké vody jako slané vody. Tento objem sladké vody činí zhruba 481 km³, což odpovídá asi 2 % celkového objemu Baltského moře. Naprostá většina z něj pochází z více než 200 řek (Obr. 2), z nichž 28 největších pokrývá 80 % úmoří. Největšími řekami ústícími do Baltského moře jsou sestupně Něva, Visla, Odra, Němen, Daugava a Narva (HELCOM, 1986; Matthäus & Schinke, 1999). S Baltským mořem sousedí devět států – Dánsko, Estonsko, Finsko, Litva, Lotyšsko, Německo, Polsko, Rusko a Švédsko – avšak do jeho úmoří spadají také části území Běloruska, České republiky, Norska, Ukrajiny a Slovenska.



Obr. 2 Mapa významných řek a jezer úmoří Baltského moře. Oblast úmoří je ohraničena v souladu s HELCOM (2010). Upraveno dle Snoeijs-Leijonmalm & Andrén (2017)

2.3 Brakický charakter Baltského moře

Pojem brakická voda není pevně vymezen a jeho definice se rozcházejí v kontextu různých oborů i lokalit. Z ekologického hlediska jde o škálu mezi sladkou a mořskou vodou, která má salinitu zhruba v rozmezí 0,5–30 ‰ a která je dále v různých systémech rozdělována do několika stupňů na základě biologických pozorování, zejména výskytu fauny a flory (Association for the Sciences of Limnology and Oceanography, 1958). Počet stupňů a jejich rozmezí se může různit podle užívaného systému i podle odvětví, které se systémem pracuje. I v rámci ekologického rozšíření organismů se míra aplikovatelnosti systému zužuje, čím je rozdělení jemnější (Hartog, 1974). Pro jednotnost je doporučeným a zavedeným systémem upravená klasifikace ze symposia v Benátkách (1958),

tzv. Benátský systém, která stanovuje hrubá rozmezí salinity. Zvláště pro Baltské moře je v něm obsažena jemnější škála rozdělující mesohalinní a oligohalinní zóny. Dle Benátského systému (1958) je brakická (zde mixohalinní) voda Baltského moře dále rozdělena vzestupně na zónu β -oligohalinní ($\pm 0,5$ – ± 3 ‰), α -oligohalinní (± 3 – ± 5 ‰), β -mesohalinní (± 5 – ± 10 ‰), α -mesohalinní (± 10 – ± 18 ‰), polyhalinní (± 18 – ± 30 ‰) a mixoeuhalinní (více než ± 30 ‰, ale méně než sousedící euhalinní moře).

Salinita Baltského moře ve Finském a Botnickém zálivu, jeho nejzazších oblastech, dosahuje 1,2 ‰ a 1,8 ‰ respektive, a spadá tak do kategorie vody β -oligohalinní. V jeho střední části se salinita pohybuje v rozmezí 5–7,5 ‰ (Andersen et al., 2015; Snoeijs, 1999). V Öresundu, kterým dochází k výměně většiny baltské vody, je salinita vody 10–15 ‰. Jeho svrchní hranice salinity na jihozápadě v oblasti Arkona Sea činí 11,3 ‰, tedy voda α -mesohalinní. V případě oblasti Baltského moře dosahuje svojí svrchní hranice až v Kattegatu se salinitou nejvýše 25–30,2 ‰, tedy vodou polyhalinní až mixoeuhalinní (Andersen et al., 2015; Association for the Sciences of Limnology and Oceanography, 1958; Snoeijs, 1999). Ve Skagerraku je voda slaná, přestože salinita svrchní vody je vlivem zředěné vody opouštějící Baltské moře snížena na 20–30 ‰, což odpovídá vodě polyhalinní (Snoeijs, 1999).

2.4 Historie Baltského moře

Z pohledu geologické historie je Baltské moře, jež je staré pouze 8 000 let, velmi mladým systémem. Jeho historie sahá do pozdního viselského glaciálu, kdy bylo celé dnešní území Baltského moře pokryté ledovcem. Od 15 000 let BP docházelo od jižní části tohoto území k postupné deglaciaci, která dosáhla severní části Botnického zálivu (Bothnian Bay) přibližně 9 000 let BP (Ignatius et al., 1981). Ve své postglaciální historii od staršího holocénu prošlo Baltské moře několika sladkovodními fázemi bez kontaktu s Atlantickým oceánem a několika brakickými fázemi (Svensson, 1991).

Baltské moře se začalo formovat v období zhruba 12 300–10 300 let BP. V této jezerní fázi, kterou nazýváme „Baltic Ice-Lake“, bylo Baltské moře zcela sladkovodní (Svensson, 1991). Vlivem ustupujícího pevninského ledovce docházelo k tektonickému zdvihu, který spolu se sníženou hladinou světového oceánu vytvářel přirozenou bariéru mezi oblastí Baltského moře a slanou vodou z oceánu. Sladká voda z tajícího ledovce, která oblast jezera v této fázi dotovala, se vlévala do oceánu v oblasti dnešních Dánských úžin. Ústupem ledovce došlo k otevření nížin středního Švédska a navázání kontaktu Baltského moře se Severním mořem (Ignatius et al., 1981; Svensson, 1991).

Otevřením kontaktu s oceánem zhruba 10 300 let BP hladina Baltského moře rapidně poklesla o 26–29 m, které přešlo do fáze „Yoldia Sea“ (Ignatius et al., 1981). V této fázi, 10 300–9 600 let BP, bylo Baltské moře ještě asi dalších 200–300 let sladkovodní a postupně se proměnilo v moře brakické až slané zhruba 10 000 let BP (Svensson, 1991). K postglaciálnímu vzestupu docházelo rychleji než k transgresi, což zhruba 9 600 let BP způsobilo, že se hladina Baltského moře dostala znovu nad hladinu světového oceánu (Svensson, 1991).

Přerušením kontaktu „Yoldia Sea“ s oceánem přešlo Baltské moře do fáze sladkovodního jezera „Ancylus Lake“. V průběhu 9 600–8 000 let BP nadále docházelo k ústupu kontinentálního ledovce. Tektonický zdvih probíhal v severní části Baltského moře rychleji než v jeho jižní části, následkem čehož byl navázán nový kontakt s oceánem skrze Dánské úžiny zhruba 8 000 let BP (Sohlenius et al., 1996; Svensson, 1991).

Navázáním kontaktu s oceánem skrze Dánské úžiny 8 000 let BP přešlo Baltské moře do fáze „Litoria Sea“, která trvala do 3 000 let BP (Sohlenius et al., 1996). V této fázi byla zpočátku salinita vody téměř dvojnásobná ve srovnání se současnou a postupně docházelo k jejímu snižování (Sjöberg et al., 1984). Na hodnotách současného gradientu se postupně ustálilo zhruba 3 000 let BP (Ignatius et al., 1981).

3 Fylogenetická a biogeografická charakteristika fukálních chaluž

Ke vzniku hnědých řas (Phaeophyceae) došlo asi před 200 mil. let. Ke vzniku a radiaci řádu Fucales a následně čeledi Fucaceae ovšem došlo pravděpodobně až relativně recentně v mesozoiku na území dnešní jihovýchodní Austrálie (Cho et al., 2006; Clayton, 1984). K divergenci *Ascophyllum nodosum* a *Fucus* došlo pravděpodobně před 16 až 10 mil. let (Hoarau et al., 2007; Serrão et al., 1999a). Recentní radiaci rodu *Fucus* částečně dokládá velmi nízká míra variance v rámci rodu *Fucus* (Leclerc et al., 1998). V rodu *Fucus* jsou na základě teplotní afinity rozlišovány dvě vývojové větve oddělené cca před 9,5 až 1,6 mil. let (Cánovas et al., 2011), které obě zahrnují kromě dioecických i hermafroditické sesterské druhy (Cánovas et al., 2011; Coyer et al., 2006). K radiaci větve s větší teplotní afinitou došlo v jihovýchodním Atlantiku, zatímco k divergenci ve druhé vývojové větvi došlo pravděpodobně v Pacifiku (Almeida et al., 2022; Cánovas et al., 2011; Coyer et al., 2011b; Hoarau et al., 2007).

Čeď Fucaceae je monofyletická a zahrnuje šest rodů – *Ascophyllum*, *Fucus*, *Hesperophycus*, *Pelvetia*, *Pelvetiopsis* a *Silvetia* (Serrão et al., 1999a). Fucaceae mají široké rozšíření na severní polokouli, zejména v Atlantském a Tichém oceánu. Jejich sesterský je rod *Xiphophora* se vyskytuje na jižní polokouli na pobřeží Austrálie. Rod *Xiphophora* je ve srovnání s Fucaceae se severním rozšířením výrazně divergentní. Tato vysoká míra divergence v nrDNA-ITS rodu *Xiphophora* potenciálně dokládá jeho dávnou separaci. K této události došlo pravděpodobně v chladnějším období pleistocénu, kdy došlo k migraci předků dnešních Fucaceae přes rovník, který je jinak pro tyto chladnomilné řasy přirozenou bariérou, a jejich následné radiaci (Serrão et al., 1999a). Podobná událost by nebyla ve fylogenezi hnědých řas ojedinělou. Podobná historie evolučního původu na jižní polokouli a přechodu rovníku následovaného radiací na severní polokouli byla zaznamenána u čeledi Desmarestiaceae (Peters et al., 1997).

3.1 Historie rodu *Fucus* a přehled druhů

Fucus (Fucophyceae, Phaeophyceae) je rod makroskopických mořských hnědých řas. Jejich víceleté stélky vytvářejí v intertidálu temperátních pobřeží severního Atlantiku a Pacifiku specifické biotopy nazývané belty. Tyto rozsáhlé porosty mají vysoký ekologický význam, poskytují totiž potravu a úkryt značnému množství živočichů, zejména drobným mořským bezobratlým, a slouží samy jako substrát pro růst mnoha epifytických druhů (Haage & Jansson, 1970; Kersen et al., 2011). V současnosti existuje 10 taxonomicky uznávaných druhů v rodu *Fucus* – *F. ceranoides* L., *F. chalonii* Feldmann, *F. cottonii* M.J.Wynne & Magne, *F. distichus* L., *F. macroquiryi* Almeida, E.A.Serrão & G.A.Pearson, *F. radicans* Bergström & Kautsky, *F. serratus* L., *F. spiralis* L., *F. vesiculosus* L. a *F. virsoides* J.Agardh (Agardh, 1868; Almeida et al., 2022; Bergström et al., 2005; Feldmann, 1941; Linné, 1764, 1767; Powell, 1957; Wynne & Magne, 1991).

Studium fylogeneze samého rodu *Fucus* je komplikované, neboť je to rod poměrně recentní a jednotlivé druhy *Fucus* od sebe často nejsou absolutně reprodukčně izolované, a tak může docházet k hybridizaci (Bolwell et al., 1977; Forslund & Kautsky, 2013). Na základě nrDNA-ITS bylo zjištěno, že rod *Fucus* je v rámci čeledi Fucaceae odvozený a monofyletický (Serrão et al., 1999a). Speciálními jednotlivých druhů *Fucus* pravděpodobně ovlivňuje usměrňující selekce ve specifickém habitatu, která dává vzniknout četným morfotypům a ekotypům (Doebeli & Dieckmann, 2003; Pereyra et al., 2009), a velmi úzce souvisí s přechodem mezi různými reprodukčními strategiemi (Cánovas et al., 2011).

Cánovas et al. (2011) předpokládají původ Fucaceae v severním Pacifiku v pozdním miocénu cca před 19,5 až 7 mil. let a nejméně čtyři migrace arktickou oblastí přes Beringův průliv. Při třetí z nich cca před 12,2 až 2,7 mil. let se měla oddělit linie, z níž se vyvinula vývojová větev *Fucus*, která radiovala v Atlantském oceánu („Lineage 2“). Čtvrtá migrace měla dát vzniknout vývojové linii předka *F. distichus* („Lineage 1“) s původem v Atlantském či Severním ledovém oceánu, která posléze migrovala přes Beringův průliv do Pacifiku (Cánovas et al., 2011). Naproti tomu Coyer et al. (2006, 2011b) na základě mtDNA-IGS předpokládají i vznik druhu *F. distichus* v Pacifiku (Coyer et al., 2006) a následné dvě atlantské invaze od otevření Beringova průlivu – ze severozápadního Pacifiku z oblasti Japonského souostroví či východních Aleut a ze severovýchodního Pacifiku z Gulf of Alaska (Coyer et al., 2011b). Laughinghouse et al. (2015) na základě mtDNA-IGS předpokládají ancestrální *F. distichus* v arktickém či subarktickém pásu Severního ledového oceánu jako zdroj atlantických a pacifických haplotypů. Přestože fragmentace *F. distichus* během glaciálů udržela populace tohoto druhu výrazně divergované, vysoká odolnost populací vůči zalednění spolu s potenciálními glaciálními refugii (např. Ostrovy královny Alžběty 18 000–12 000 BP; Dyke & Prest, 1987) pravděpodobně zajistily udržení genového toku mezi arktickými, atlantskými a pacifickými populacemi během období zvýšené hladiny světového oceánu v interglaciálech (Laughinghouse et al., 2015).

K radiaci druhů rodu *Fucus* došlo velice recentně, a to cca před 5,5 až 2,3 mil. let (Cánovas et al., 2011; Coyer et al., 2006; Hoarau et al., 2007) paralelně se zprůchodněním Beringova průlivu koncem pozdního miocénu, cca před 5,5 až 5,4 mil. let (Gladenkov et al., 2002). Použití markerů mtDNA v kombinaci s předchozími daty nrDNA-ITS markerů (Serrão et al., 1999a) umožnilo podrobnější vhléd na fylogenezi rodu *Fucus* (Coyer et al., 2006). Tato data dokládají časnou divergenci rodu *Fucus* na dvě vývojové větve (Coyer et al., 2006).

První vývojová větev („Lineage 1“) s afinitou k nižším teplotám zahrnuje druhy *F. distichus* a *F. serratus* (Coyer et al., 2006; Serrão et al., 1999a). Oddělila se pravděpodobně v Severním ledovém oceánu a následně migrovala do Pacifiku, kde dál divergovala (Cánovas et al., 2011). K divergenci *F. distichus* a *F. serratus* došlo během poslední doby ledové, a to cca 2,5 až 0,9 mil. let (Hoarau et al., 2007).

Druhá vývojová větev („Lineage 2“) disponující afinitou k vyšším teplotám zahrnuje rody *F. ceranoides*, *F. cottonii*, *F. radicans*, *F. spiralis*, *F. vesiculosus*, *F. virsoides* (Coyer et al., 2006; Serrão et al., 1999a), *F. chalonii* (= *F. spiralis* var. *limitaneus*; Feldmann, 1941) a *F. macroquiryi* (= *F. spiralis* var. *platycarpus*; Almeida et al., 2022). K její radiaci došlo pravděpodobně před 3,35 až 2,10 mil. let v jihovýchodním Atlantiku, kde na pobřeží Pyrenejského poloostrova divergoval předek dnešního *F. vesiculosus* ve *F. ceranoides* a *F. vesiculosus* (Almeida et al., 2022; Assis et al., 2014). U dioecického *F. vesiculosus* na jihozápadním pobřeží Pyrenejského ostrova došlo před cca 1,12 až 0,64 mil. let k parapatrické speciaci v suboptimálních podmínkách prostředí lagun a estuárů za vzniku hermafroditické vývojové linie a následné divergenci ve *F. virsoides*, *F. macroquiryi* a *F. spiralis* var. *limitaneus*, který následně cca před 0,47 až 0,21 mil. let expandoval severněji a divergoval ve *F. spiralis* (Almeida et al., 2022; Coyer et al., 2011a). Druh *F. radicans* divergoval z baltských kmenů *F. vesiculosus* adaptovaných na brakické prostředí před 2 500–400 lety (Bergström et al., 2005; Pereyra et al., 2013). Ke speciaci tohoto druhu došlo zřejmě dvakrát nezávisle na sobě v severní části Botnického zálivu a na estonském ostrově Saaremaa (Pereyra et al., 2013). Je vysoce nepravděpodobné, že by se jednalo o jedinou speciační událost. Rod *Fucus* má sice schopnost šíření na dlouhé vzdálenosti, avšak tato schopnost je velice omezená a oceanografické podmínky Baltského moře neumožňují tok genů mezi Rižským a Botnickým zálivem (Ardehed et al., 2016; Pereyra et al., 2013). U sympatrických druhů *F. radicans* a *F. vesiculosus* na pobřeží Estonska a Botnického zálivu navíc byla měřena bližší příbuznost než u jednotlivých druhů napříč těmito lokalitami (Ardehed et al., 2016; Pereyra et al., 2013).

3.2 Reprodukční strategie a hybridizace v rodu *Fucus*

V rámci rodu *Fucus* jsou přítomny různé reprodukční strategie (Cánovas et al., 2011). Vedle ancestrální dioecie (*F. vesiculosus*, *F. serratus*, *F. ceranoides*) se u některých druhů vyvinula také monoecie (*F. spiralis*, *F. virsoides*, *F. distichus*), někdy vedoucí k hermafroditismu včetně autogamie

(*F. spiralis*, *F. distichus*) (Billard et al., 2010; Coyer et al., 2007; Serrão et al., 1999a). Ke změně reprodukčních strategií došlo několikrát napříč jeho vývojovými větvemi i v rámci čeledi Fucaceae (Serrão et al., 1999a). V řádu Fucales je ancestrálním znakem hermafroditismus, z nějž se později vyvinula dioecie (Cánovas et al., 2011). Nejedná se tedy o synapomorfie, na jejichž základě by bylo možné v rodu *Fucus* rozlišovat monoecickou a dioecickou větev (Serrão et al., 1999a). Přejít mezi reprodukčními strategiemi u blízce příbuzných druhů je však jedním z faktorů podporujících jejich divergenci (Billard et al., 2010; Serrão et al., 1999a). Následný návrat k hermafroditismu u některých druhů koreluje s jejich kolonizací lokalit s extrémními podmínkami, které tak mohly být příčinou jejich speciace (Billard et al., 2010; Cánovas et al., 2011).

Morfologie také není vhodným rozlišovacím znakem jednotlivých druhů. Rod *Fucus* se vyznačuje vysokou mírou fenotypové plasticity a jeho druhy se vyskytují v populacích v mnoha morfotypech či ekotypech (Kalvas & Kautsky, 1993; Knight & Parke, 1950; Niell et al., 1980). Fenotypová plasticita je v rámci rodu *Fucus* tak vysoká, že divergence populací téhož druhu z různých lokalit Baltského moře může dosahovat stejné míry jako divergence sympatrických populací různých druhů z téže lokality (Serrão et al., 1999a). Z těchto pozorování lze usuzovat, že fenotypová plasticita je způsobená do značné míry vnějšími ekologickými tlaky, jimiž jsou například příboj, zalednění, dostupnost světla a zejména herbivorie a salinita. Zvláště diskutovaným druhem je *F. distichus*, jehož fenotypová plasticita daná vnějšími podmínkami dosahuje takové míry, že z něj byly historicky opakovaně chybně vyčleňovány „druhy“ *F. evanescens* a *F. gardneri*, přestože molekulární data mezi *F. distichus*, *F. evanescens* a *F. gardneri* nijak nerozlišují (Coyer et al., 2006; Laughinghouse et al., 2015). Situaci dále komplikuje fakt, že jednotlivé druhy mezi sebou často nemají fyziologické reprodukční bariéry (Forslund & Kautsky, 2013) nebo tyto bariéry se stářím jedinců mizí (Bolwell et al., 1977), a tak může docházet k jejich hybridizaci, která byla pozorována laboratorně (Bolwell et al., 1977; Burrows & Lodge, 1953; Williams, 1899) i v přírodě (Burrows & Lodge, 1951; Coyer et al., 2007; Kniep, 1925; Scott & Hardy, 1994).

K hybridizaci dochází výhradně mezi sesterskými hermafroditními a dioecickými druhy (Coyer et al., 2007). V přírodě byla hybridizace pozorována jen v omezené míře (Billard et al., 2010). Iničiální stádia vegetativních stélek rodu *Fucus* se zpravidla uchycují ve vzdálenosti pouze několika metrů od rodičovských rostlin, protože samčí a samičí gamety žijí pouze krátce a jsou vypouštěny synchronizovaně za klidných meteorologických podmínek (Serrão et al., 1996). Přestože šíření volně plovoucích stélek na dlouhé vzdálenosti bylo pozorováno v rámci Baltského moře (Rothäusler et al., 2015), mezi populacemi rodu *Fucus*, a dokonce ani porosty vzdálenými řádově desítky metrů, téměř nedochází ke genetickému toku a projevuje se mezi nimi vysoká míra fenotypové plasticity (Tatarenkov et al., 2007). V sympatrických populacích navíc často dochází ke vzniku ekologických reprodukčních bariér. Sympatrické druhy rodu *Fucus* hybridizaci většinou předcházejí buď opožděným nástupem reprodukčního období jednoho z druhů, nebo redukcí mírou sexuální

reprodukce na sympatrických lokalitách (Berger et al., 2001; Forslund & Kautsky, 2013). Reprodukční izolace je tak do vysoké míry stále udržována (Billard et al., 2010). Vyšší míra hybridizace byla ovšem pozorována při kontaktu alopatrických populací (Moalic et al., 2011) nebo na lokalitách, kde byl kontakt druhů ustanoven recentně (Hoarau et al., 2015).

4 Fukusové belty v Baltském moři

4.1 Ekologická charakteristika baltských fukusových beltů

Chaluhy rodu *Fucus* jsou pro Baltské moře zcela zásadní. Jedná se o jediný rod víceletých makroskopických řas, který zde vytváří rozsáhlé porosty nazývané belty, (Kautsky & Kautsky, 2000). V Severním moři jsou porosty rodu *Fucus* omezeny pouze na intertidál a ve větších hloubkách jsou nahrazovány jinými kompetičně silnějšími mořskými druhy (Pedersén & Snoeijs, 2001).

Současný strmý gradient salinity Baltského moře, na kterém se ustálilo zhruba 3 000 let BP, působí silným evolučním tlakem a vede vedle selekce k adaptacím až speciacím (Ignatius et al., 1981; Snoeijs, 1999). Kvůli svojí brakické povaze je Baltské moře druhově velmi chudým ekosystémem. Jen mezi Kattegatem (salinita 30,2 ‰) a Baltic Sea proper (salinita 6–7 ‰) se s klesající salinitou výrazně snižuje počet makroskopických druhů fauny z 840 na 80 (Kautsky & Kautsky, 2000) a počet makroskopických druhů mořských řas z 220 na 60 (Snoeijs, 1999).

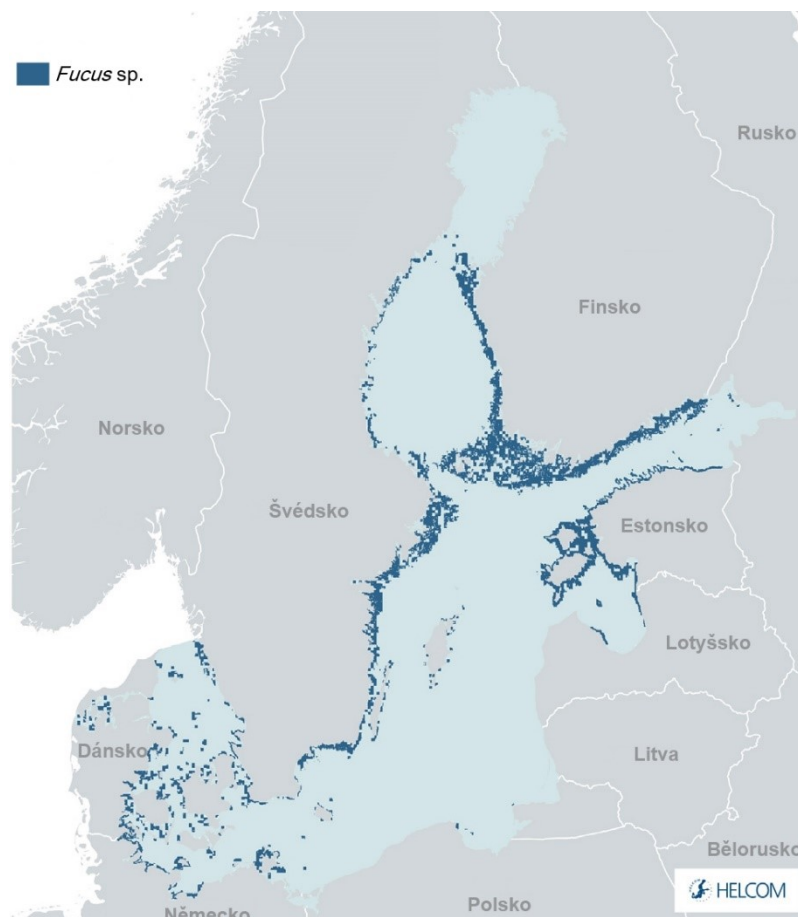
V Baltském moři, na jehož unikátní brakické prostředí se nedokázal žádný jiný belty vytvářející druh adaptovat, čelí *Fucus* malé kompetici, díky čemuž může pronikat do výrazně větších hloubek sublitorálu (Pedersén & Snoeijs, 2001). Chaluhoivé belty, zejména druhů *F. vesiculosus* a *F. serratus*, jsou druhově nejbohatšími biotopy v Baltském moři s vysokým ekologickým významem. Jsou nejen zdrojem potravy pro herbivory, ale poskytují také úkryt velkému množství bezobratlých mořských živočichů a spolu s měkkýši rodu *Mytillus* (Westerbom & Koivisto, 2022) tvoří substrát pro růst epifytů. Na biotop baltských fukusových beltů je vázán život zhruba 30 druhů rostlin, například *Cladophora glomerata*, *Ceramium tenuicorne*, *Elachista fucicola*, či *Pylaiella littoralis* (Kersen et al., 2011), a živočichů, například korýšů *Idotea chelipes* a *Gammarus* spp., předožábrých plžů rodu *Hydrobia*, mlžů rodu *Cardium* či ploštěnců *Dendrocoelum lacteum* a *Planaria* spp. (Haage & Jansson, 1970; Kersen et al., 2011). Jelikož druhy *F. vesiculosus* a *F. serratus* ve specifickém brakickém prostředí čelí minimální kompetici, a Baltskému moři tak zcela dominují, ohrožením či dokonce vymizením jejich populací by došlo k zásadní proměně baltského pobřeží a celého ekosystému moře (Kautsky et al., 1986, 1992).

4.2 Rozšíření rodu *Fucus* v Baltském moři

Rozšíření jednotlivých druhů rodu *Fucus* v Baltském moři je ovlivňováno kombinací mnoha abiotických faktorů, zejména dostupností pevného substrátu nutného pro jejich růst a salinitou, které je limitují především na západní pobřeží až po oblast Kvarken (HELCOM, 2023a), dále eutrofizací,

vysycháním, mírou zalednění a mechanickými disturbancemi ledu a příboje (Kautsky et al., 1986; Malm et al., 2001; Pedersén & Snoeijs, 2001). Složení pigmentů hnědých řas jim umožňuje využívat světlo většiny vlnových délek. Spodní hranice výskytu chaluh rodu *Fucus* v Baltském moři leží v menších hloubkách, než jejich limitace světlem (Snoeijs, 1999). Významným dílem se však na jejich rozšíření podílejí i faktory biotické, zejména kompetice a herbivorie (Forslund et al., 2012; Gunnarsson & Berglund, 2012; Korpinen & Jormalainen, 2008; Nilsson et al., 2004).

Jednou z největších výzev, kterým mořské řasy ve snížené salinitě brakické vody čelí, je schopnost sexuální reprodukce (Andersson et al., 1992). Nízká salinita totiž snižuje úspěšnost oplození a zvyšuje riziko vzniku polyspermie (Serrão et al., 1999b). S klesající salinitou je v Baltském moři pozorována rostoucí tendence k asexuálnímu rozmnožování u makrofytů, které se za normálních podmínek rozmnožují výhradně sexuálně (Gabrielsen et al., 2002). Za nízké salinity dochází u některých druhů *Fucus* k adventivnímu větvení stélek, které umožňuje asexuální šíření fragmentací, díky čemuž mohou být jejich populace udržovány a šířeny i v extrémních podmínkách (Kinnby et al., 2019; Rothäusler et al., 2015; Tatarenkov et al., 2005).



Obr. 3 Hrubé rozšíření rodu *Fucus* v Baltském moři na základě dat vycházejících z pozorování a modelů rozšíření za období 2011–2021 dodaných smluvními stranami HELCOM. Upraveno dle HELCOM (2023b)

V Baltském moři se vyskytuje pět zástupců rodu *Fucus* – *F. distichus* subsp. *evanescens*, *F. radicans*, *F. serratus*, *F. spiralis* a *F. vesiculosus* (Nielsen et al., 1995), přičemž *F. distichus* subsp. *evanescens* a *F. spiralis* do Baltského moře zasahují pouze okrajově, nejdále do oblasti Öresundu či Arkona Sea (HELCOM, 2012, 2020). Chalupy rodu *Fucus* rostou výhradně na pevném substrátu a přirozeně se vyskytují v mořském prostředí. Téměř veškeré mořské druhy vyskytující se v současnosti v Baltském moři jsou pozůstatky imigrace, k níž došlo po zprůchodnění Dánských úžin po poslední době ledové ve fázi „Litornia Sea“ 8 000–3 000 let BP (Gabrielsen et al., 2002; Russell, 1985; Snoeijs, 1999; Sohlenius et al., 1996). Aby mohly mořské organismy kolonizovat brakické vody Baltského moře, muselo u jejich kmenů dojít k výrazným adaptacím na postupné snižování salinity, které vyvrcholilo současnou podobou Baltského moře 3 000 let BP (Ignatius et al., 1981; Sohlenius et al., 1996). Přestože vysoká míra těchto adaptací dříve často vedla k popisování baltských řas jakožto nových druhů odlišných od jejich variant v Atlantském oceánu, v současnosti je na ně nahlíženo jako na ekotypy (Snoeijs, 1999). Jedinou výjimkou je endemický druh Baltského moře *F. radicans* (Bergström et al., 2005).

Jednotlivé druhy chaluh se dokázaly nestejnou mírou adaptovat na brakické prostředí Baltského moře. S přechodem z mořského do brakického prostředí, od průlivů Skagerraku a Kattegatu, se postupně rozšiřuje jejich nika, jejich spodní hranice růstu se posouvá hlouběji s klesající salinitou a sedimentací (Pedersén & Snoeijs, 2001). S klesající salinitou totiž ubývá kompetičně silnějších ryze mořských druhů a uvolněná nika je tak obsazována druhy, které na pobřeží Atlantiku obývají pouze svrchní litorál, ale zato jsou schopny snášet vodu brakickou (Pedersén & Snoeijs, 2001). Na rozdíl od Atlantiku, kde jsou vystavovány stresu z vysychání, jsou chalupy rodu *Fucus* v baltském sublitorálu vlivem absence slapových jevů permanentně ponořené (Pearson et al., 2000; Snoeijs, 1999).

F. distichus subsp. *evanescens* má nejmenší toleranci vůči snížení salinity s limitem 11–12 ‰ (Snoeijs, 1999). Je to monoecický druh se schopností autogamie, díky níž byl schopný invadovat Baltské moře, přestože je jeho schopnost sexuální reprodukce limitovaná salinitou zhruba 10 ‰, (Wikström et al., 2002). Je to baltský neofyt pozorovaný od druhé poloviny 20. století, potenciálně obsazující uvolněné niky po ustupujícím *F. vesiculosus* a *F. serratus* (Schueller & Peters, 1994; Vogt & Schramm, 1991). Invaze *F. distichus* subsp. *evanescens* však od 70. let slábne (Wikström et al., 2002). Vyskytuje se pouze v nejzápadnějších částech oblasti Baltského moře. Byl pozorován nejdále v oblastech Kielského zálivu a Öresundu (HELCOM, 2012, 2020; Schueller & Peters, 1994).

F. spiralis se v Baltském moři vyskytuje také pouze okrajově. V roce 1995 byl pozorován nejdále, v průlivech Kattegatu a na severu Öresundu. Před rokem 1970 a v letech 2012 a 2020 byl pozorován dále v Baltu, až v oblasti Arkona Sea (HELCOM, 2012, 2020; Nielsen et al., 1995). V Baltském moři

má tak jen velice omezené rozšíření, proniká pouze do jeho nejzápadnějších částí s hranicí salinity zhruba 15 ‰.

V jižním až středním Baltu, kde salinita nebrání růstu obou druhů, se často projevuje vertikální zonalita druhů *F. serratus* a *F. vesiculosus*. Druh *F. vesiculosus* disponuje oproti *F. serratus* vyšší rezistencí vůči salinitě i disturbancím jako je vysychání, příboj a zejména zamrzání a abraze ledem (Kalvas & Kautsky, 1993; Malm & Kautsky, 2003). Zamrzání a výskyt ledu způsobuje mechanické poškozování stélek řas ve svrchním sublitorálu. V sympatrických lokalitách těchto druhů dominuje v menších hloubkách odolnější *F. vesiculosus*, zatímco v hloubce zhruba 2–3 m je nahrazen *F. serratus* (Malm et al., 2001). Zonalita je umocněna schopností porostů *F. serratus* vytvářet prostředí, v němž se nemohou uchytit iniciální stádia vegetativních stélek *F. vesiculosus*, které jsou jinak mimo sympatrické lokality schopné obsazovat dno až do 5–7 m.

F. serratus se vyskytuje v jižní až střední části Baltského moře až po salinitu 6–7 ‰ (Malm et al., 2001; Snoeijs, 1999) v hloubkách zhruba 2–10 m (Malm & Kautsky, 2003; Sjöstedt, 1920). Oproti *F. vesiculosus* má nižší toleranci vůči fyzikálnímu stresu jako je desikace, zalednění a abraze ledem, po níž zřejmě není regenerace stélky (Malm et al., 2001; Malm & Kautsky, 2003), což udává jeho svrchní hloubkový limit (Kalvas & Kautsky, 1993). Na jižním pobřeží Švédska roste zhruba do 2 m ve smíšených populacích s *F. vesiculosus* a dominuje do 6–8 m. V jižní polovině oblasti západního a východního Gotland Sea vytváří jeho porosty belty, ale severněji se vyskytují už jen samostatné stélky v beltu *F. vesiculosus* (HELCOM, 2012, 2020; Malm et al., 2001). S klesající salinitou na jihovýchodním pobřeží Švédska se *F. serratus* vyskytuje zhruba v hloubce 2–6 m a severněji je postupně nahrazen *F. vesiculosus* (Malm et al., 2001).

F. vesiculosus je dominujícím druhem makroskopických řas a nejrozšířenějším druhem rodu *Fucus* v Baltském moři. *F. vesiculosus* kolonizoval Baltské moře zhruba 8 000–3 000 let BP, kdy mělo díky většímu kontaktu s Atlantským oceánem větší salinitu (Snoeijs, 1999; Sohlenius et al., 1996), a nejlépe se dokázal na změny salinity až na úroveň současného gradientu adaptovat. Toleruje snížení salinity až na 3,5–4 ‰, a zasahuje tak až do Botnického a Finského zálivu (Bergström & Bergström, 1999; Snoeijs, 1999). V jeho nejsevernějších baltských populacích byla navíc až u 15,3–50 % jedinců pozorována klonalita – jev, který nebyl u rodu *F. vesiculosus* do té doby vůbec znám (Pereyra et al., 2013; Tatarenkov et al., 2005). Severní rozšíření druhu *F. vesiculosus* může být ve starší literatuře uměle rozšiřováno začleněním dat o výskytu *F. radicans*. Ten byl až do svého objevení roku 2005 považován za „trpasličí morfotyp“ rozšířeného druhu *F. vesiculosus*, z něhož specioval (Bergström et al., 2005).

Na západním pobřeží Švédska nemůže vlivem kompetičně silnějších mořských druhů obsazovat spodní litorál a je omezen na intertidál (Pedersén & Snoeijs, 2001). Ve Skagerraku roste do 0,4 m na exponovaných lokalitách, na lokalitách bez příboje vytváří belty do hloubky 0,5 m (Snoeijs, 1999).

Jeho svrchní hloubkový limit je dán stresem z desikace, zaledněním a abrazí ledem, vůči nimž je v rámci rodu *Fucus* nejrezistentnější (Kalvas & Kautsky, 1993). Spodní hranice výskytu stélek *F. vesiculosus* v Baltském moři činí v průměru 1,5–5,5 m a odráží gradient salinity, s jejímž klesáním se posouvá hlouběji. Spodní limit *F. vesiculosus* u vstupu do Baltského moře v Kattegatu, Dánských úžinách a v Öresundu (salinita 10–15 ‰) je v průměru 1,5 m (Torn et al., 2006). V Öresundu vytváří belty do hloubky 5 m, kde ho nahrazuje *F. serratus*, který hůře snáší abrazi ledem (Snoeijs, 1999). Druh *F. serratus* kompetuje druhu *F. vesiculosus*, a udává tak jeho spodní limit, až do jižní poloviny Baltic Sea proper (Malm et al., 2001). V uzavřenějších oblastech se zvýšeným množstvím živin je vlivem zvýšené sedimentace omezen na hloubku 2–4 m (Kautsky et al., 2019; Torn et al., 2006). Na rozdíl od toho hloubku maxima výskytu ovlivňuje zejména množství dostupného světla, a je tak v rámci většiny Baltského moře 1–2 m (Torn et al., 2006). V jiné části Baltic Sea proper v Hanö Bay (salinita 5–7,5 ‰) tvoří belty průměrně v 1,5 m. Na exponovaných lokalitách středního a severního Baltského moře od Kielského zálivu až po svou severní hranici výskytu v oblasti Kvarken mezi Bothnian Sea a Bothnian Bay *F. vesiculosus* dominuje a pokrývá velké plochy do hloubky 8–10 m, průměrně 4–5,5 m (Pedersén & Snoeijs, 2001; Snoeijs, 1999; Torn et al., 2006). V Rižském zálivu (salinita 4,1–6,2 ‰) tvoří belty ve 3 m. V severních oblastech, kde se *F. vesiculosus* blíží své limitaci nízkou salinitou 3–3,5 ‰, postupně klesá i jeho horní limit (Kautsky et al., 1986). Stejně tak belty s klesající salinitou pronikají hlouběji, v Bothnian Sea (salinita 3,5 ‰) do 5,5 m (Andersen et al., 2015; Serrão et al., 1999b; Torn et al., 2006).

4.2.1 *Fucus radicans* – příklad recentní postglaciální speciace v brakickém prostředí

Zcela výjimečným případem je baltský endemický druh *F. radicans*. Na rozdíl od ostatních řas rodu *Fucus* totiž nemá mořský původ, ale vyvinul se výhradně v brakickém prostředí Baltského moře. Ke speciaci *F. radicans* došlo zřejmě dvakrát nezávisle na sobě nejdále v jižní části Botnického zálivu a na pobřeží estonského ostrova Saaremaa (Pereyra et al., 2013). V Botnickém zálivu *F. radicans* divergoval zhruba před 2 500–400 lety, tedy dlouho po ustálení gradientu salinity před zhruba 3 000 lety (Pereyra et al., 2009; Sohlenius et al., 1996). Divergoval z lokálně adaptovaných kmenů *F. vesiculosus* v oblastech s velmi nízkou salinitou (3–4 ‰), které jsou mu fylogeneticky blíže příbuzné než mořské kmeny Severního, Norského a Bílého moře (Bergström et al., 2005; Pereyra et al., 2009). Důvodem, proč v Baltském moři mohlo recentně dojít k takto rychlé speciaci, je pravděpodobně evoluční tlak jeho extrémních brakických podmínek (Pereyra et al., 2009).

Druh *F. radicans* je monoecický a zároveň disponuje schopností adventivního větvení a s ním spojené schopnosti asexuální reprodukce, k níž dochází oddělením a následným uchycením části stélky k substrátu (Bergström et al., 2005; Johannesson et al., 2011; Tatarenkov et al., 2005). Vysoká míra asexuální reprodukce u rodu *F. radicans* zvyšuje jeho schopnost šíření na dlouhé vzdálenosti pomocí fragmentů stélky a zároveň zajišťuje udržení jeho populací v extrémním brakickém prostředí (Pereyra et al., 2013).

V nejsevernějších populacích rodu *F. radicans* na švédském a finském pobřeží severní části Botnického zálivu (salinita 3,8–5 ‰) byla pozorována vysoká míra klonality (75–90 %) jakožto důsledek asexuální reprodukce a spolu s tím zásadní převaha samičích rostlin, které tvoří až 86 % populace (Bergström et al., 2005; Johannesson et al., 2012; Pereyra et al., 2013). Většina klonálních populací *F. radicans* pokrývá jen omezené území. Ramety jedné samičí a jedné samčí klonální populace na severním švédském a finském pobřeží Botnického zálivu jsou však rozšířeny po více než 550 a 100 km pobřeží respektive, což může být dokladem dávného původu těchto klonů (Ardehed et al., 2015; Johannesson et al., 2011). Sexuální reprodukce je fyziologicky limitována salinitou 4–6 ‰ (Serrão et al., 1996), takže zatímco je v severních populacích téměř zcela nahrazena klonalitou, s rostoucí salinitou se její výskyt zvyšuje a v jižních populacích převažuje (Ardehed et al., 2015; Bergström et al., 2005; Serrão et al., 1999b). Překvapivě vysoká míra sexuální reprodukce v populacích Finského zálivu (salinita 2–3 ‰) je vysvětlována vzestupným prouděním slané vody (Ardehed et al., 2016).

Zároveň může být asexuální reprodukce *F. radicans* na švédském pobřeží mechanismem zabraňujícím hybridizaci se sympatrickým *F. vesiculosus*, s nímž sdílí reprodukční období (Forslund & Kautsky, 2013; Johannesson et al., 2012). Oproti tomu na pobřeží Estonska v Baltic Sea proper (salinita 5,2–5,6 ‰), kde se sympatrické druhy *F. radicans* a *F. vesiculosus* rozmnožují asynchronně (Forslund & Kautsky, 2013), představuje asexuální reprodukce *F. radicans* pouhých 10–30 % (Pereyra et al., 2013).

F. radicans disponuje nejvyšší tolerancí vůči nízké salinitě (3–4 ‰), a zasahuje tak až do střední části Botnického zálivu, kde dominuje. Vyskytuje se v Botnickém zálivu (salinita 3,8–5 ‰) a jižněji u pobřeží Estonska na ostrově Saaremaa v Baltic Sea proper (salinita 5,2–5,6 ‰) (Bergström et al., 2005; Pereyra et al., 2013). V Botnickém zálivu je rozšířen na severním pobřeží Švédska od ostrova Öregrund po střední část Botnického zálivu nazývanou Kvarken (Bergström & Bergström, 1999) a na pobřeží Finska, kde proudění z jihu umožňuje severnější rozšíření, až poblíž města Raahe (Albertsson & Bergström, 2008).

4.3 Eutrofizace a její vlivy na makroskopickou vegetaci Baltského moře

Problematika eutrofizace Baltského moře je velice komplexní. Postihuje nejen lokálně znečištěné pobřežní lokality, ale má ekosystémový význam (Pedersén & Snoeijs, 2001; Snoeijs & Prentice, 1989). Kvůli pomalé výměně vody mezi Baltským mořem a oceánem (až 40 let) zapříčiněné topologií moře, zejména úzkým a mělkým napojením na oceán, a brakickým charakterem vody má eutrofizace a jiné antropogenní vlivy kumulativní charakter, a jejich vliv na Baltské moře je tak významně umocněn (Döös et al., 2004; Matthäus & Schinke, 1999). Ve vodě se tak akumulují nejen živiny, které se zde mohou držet až 50 let (Gustafsson et al., 2017), ale také sediment nebo polutanty, jako jsou PCBs, DDT a jeho deriváty, pesticidy, ropné uhlovodíky a těžké kovy (HELCOM, 1992). Zdroji živin pro Baltské moře jsou mořská proudění ze Severního moře, přímá depozice z atmosféry a říční voda,

u níž však došlo v průběhu 20. století k významné proměně spojené s lidskou činností. Četná pozorování zpravidla od druhé poloviny 20. století jasně dokládají negativní vliv eutrofizace na původní mořskou vegetaci co do abundance druhů (Snoeijs, 1999). Velké množství živin v eutrofní vodě způsobuje zvýšení primární produkce a nárůst biomasy fytoplanktonu (Richardson & Heilmann, 1995; Wasmund et al., 2008), což vede ke snížení průhlednosti vody (Sandén & Håkansson, 1996; Trozsińska, 1992), zvýšené míře sedimentace (Pedersén & Snoeijs, 2001; Wassmann, 1990), anoxii dna (Carstensen et al., 2014; Stoicescu et al., 2024) i produkci toxinů v případě vodních květů (Finni et al., 2001). Dále dochází ke zmnožení epifytů a fyto Bentosu, které podporuje zmnožení herbivorů (Nilsson et al., 2004). Všechny tyto faktory mají negativní vliv na ekosystém Baltského moře včetně růstu a šíření makrofyto Bentosu, mezi něž patří také chaluhy z čeledi Fucaceae.

Přirozeným zdrojem živin pro Baltského moře je proudění slané vody ze Skagerraku. Rozdíl hustot slané oceánské vody přicházející ze Severního moře a baltské brakické vody způsobuje, že zatímco brakická voda Baltského moře opouští po povrchu, oceánská voda proudí po dně, a přináší tak s sebou větší množství živin, než je baltskou vodou odnášeno (Snoeijs, 1999). Dalším přirozeným, avšak antropogenním vlivy zásadně ovlivněným zdrojem je sladká voda z řek, která s sebou přináší živiny splachem z pevniny, a to včetně zemědělské půdy. Zdrojem asi 40 % veškerého znečištění živinami Baltského moře je sedm velkých řek – Göta, Kemijoki, Daugava, Němen, Odra, Visla a Něva. Větší dopad na znečištění mají jižní oblasti, kde je nejhustší zalidnění a s tím spojené intenzivnější zemědělství. Zemědělská půda pokrývá zhruba polovinu povodí Němenu, Visly a Odry (HELCOM, 2021b). V průběhu 20. století došlo k zásadní revoluci v užívání hnojiv v zemědělství, následkem čehož se od 60. let výrazně zvýšilo množství živin ve formě dusičnanů a fosforečnanů vstupujících do Baltského moře (Richardson & Heilmann, 1995; Snoeijs, 1999). Množství rozpuštěného anorganického dusíku se během tohoto období zvýšilo až čtyřnásobně, množství fosforu až osminásobně (Larsson et al., 1985). Vlivem extenzivní eutrofizace se změnil charakter vody v Baltském moři z oligotrofního na mesotrofní, v některých oblastech až eutrofní (Leppäkoski & Mihnea, 1996).

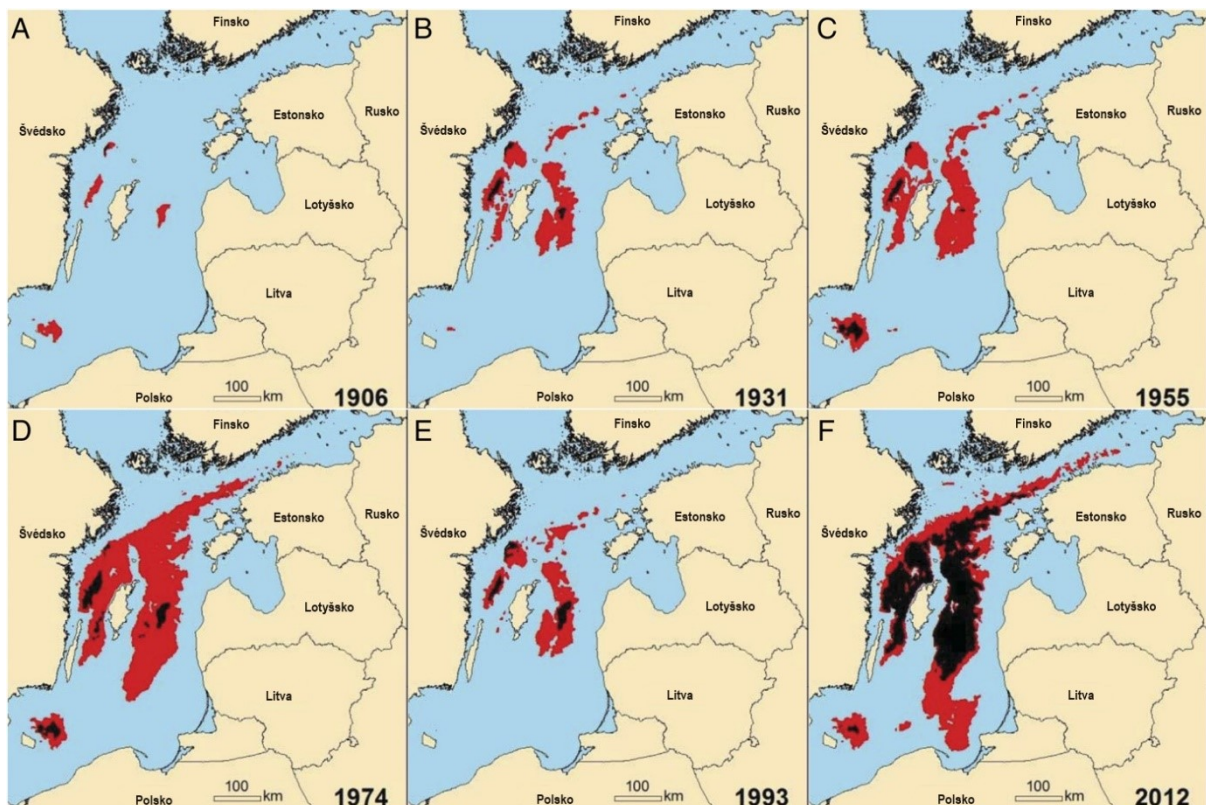
Následným nárůstem primární produkce a biomasy fytoplanktonu v eutrofní vodě dochází ke značnému snížení průhlednosti vody, tedy i zúžení fotické zóny, což zásadním způsobem ovlivňuje veškeré fotosyntetizující organismy. V průběhu 20. století byl pozorován pokles průhlednosti vody rychlostí přibližně 5–8 cm/rok (Sandén & Håkansson, 1996; Trozsińska, 1992). Přemnožení sinic a vznik vodního květu, jakožto přímý následek eutrofizace, je přirozeným jevem, k němuž dochází zpravidla u pobřeží Baltského moře (Richardson & Heilmann, 1995). Jeho frekvence a intenzita se však ve 20. století zvýšila a od 70. let 20. století je běžným jevem nejen u pobřeží, ale také v pelagiálu Baltic Sea proper i Finského zálivu (Carstensen et al., 2014; Finni et al., 2001). Dominantními druhy sinic v Baltském moři jsou vláknité N-fixující *Nodularia spumigena*, *Aphanizomenon flos-aquae* a *Dolichospermum* sp., vytvářející rozsáhlé vodní květy v pelagiálu

(Munkes et al., 2021; Sivonen et al., 1990; Vahtera et al., 2007). Fixace vzdušného dusíku těmito řasami se dále významně negativně podílí na eutrofizaci. Také toxiny produkované fytoplanktonem způsobují poškození a úbytek biomasy víceletých makroskopických řas. Po odeznění vodního květu ovšem bylo pozorováno rychlé obnovení porostu v řádu několika měsíců. Přesto však vodní květ, tak jako jím značně zvýšená míra sedimentace a následný rozklad sedimentů, spotřebovává velké množství O_2 na úkor jiných organismů. Může tedy vést k hypoxii až anoxii, a tím mimo jiné k posunu spodní hranice výskytu makroskopických řas (Carstensen et al., 2014; Pedersén & Snoeijs, 2001; Stoicescu et al., 2024).

Vlivem zmnožení fytoplanktonu následně dochází ke zvýšené míře sedimentace. V některých oblastech bylo pozorováno zvýšení sedimentace vlivem eutrofizace až o 140–250 % (Wassmann, 1990). Sedimenty zakrývají jak stélky řas, čímž snižují efektivitu fotosyntézy, tak dno, kde dochází k úbytku pevného substrátu, který je zásadní pro uchycení iniciálních stádií vegetativních stélek *Fucus* (Pedersén & Snoeijs, 2001). Nově vznikající měkký substrát je kolonizován jinými druhy řas, zpravidla jednoletými vláknitými řasami (Berger et al., 2003). Může tak dojít až k nevratné ztrátě prostředí, kde by se iniciální stadia vegetativních stélek *Fucus* mohla uchytit.

Sedimentace je zvláště zvýšená v pobřežních lokalitách, zejména u ústí velkých řek na jihovýchodním pobřeží, kterými do Baltského moře vstupuje velké množství živin. S přibývajícím vzdáleností od pobřeží klesá splach z pevniny a zároveň jsou vlivem mořského proudění částice sedimentů odnášeny. Na těchto lokalitách se limitujícím faktorem stává míra procházejícího světla. Ve velkých hloubkách však může být snižena pokrývnost, protože proudění komplikuje šíření spor (Pedersén & Snoeijs, 2001).

Sedimenty odumírajícího fytoplanktonu se akumulují a jsou rozkládány za spotřeby O_2 . V benthické oblasti Baltského moře je množství O_2 značně limitováno, protože zde nedochází kvůli nedostatku světla k fotosyntéze a pod haloklinou nedochází k míhání vody se svrchnějšími oksyločenými vrstvami. Jediným zdrojem O_2 pod permanentní haloklinou jsou epizodické MBI ze Severního moře (Matthäus & Schinke, 1999). Během rozkladných procesů je tak kvůli zvýšené míře sedimentace spotřebováváno stále větší množství O_2 , což vede až k anoxii benthické oblasti v Baltském moři, jejíž rozloha se zejména od 70. let 20. století stále zvětšuje (Obr. 4) (Carstensen et al., 2014; Johannessen & Dahl, 1996; Stoicescu et al., 2024). Za hypoxických či anoxických podmínek u dna dochází k denitrifikaci a současnému uvolňování anorganického fosforu ze sedimentů. Fosfáty jsou následně za pomoci vzestupného proudění vynášeny do svrchních vrstev. Snižuje se tak poměr rozpuštěného anorganického dusíku a fosforu v Baltském moři, což pozitivně ovlivňuje vznik vodního květu N-fixujících řas. Eutrofizace tak způsobuje pozitivní zpětnovazební smyčku (Vahtera et al., 2007).



Obr. 4 Oblast dna zasažená hypoxií a anoxií. Odhadované koncentrace kyslíku u dna $<2 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ jsou znázorněny červeně, koncentrace $<0 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ jsou znázorněny černě v letech 1906 (A), 1931 (B), 1955 (C), 1974 (D), 1993 (E) a 2012 (F). Vyznačené oblasti představují průměrné roční hodnoty. Upraveno dle Carstensen et al. (2014)

Dalším důsledkem eutrofizace vody je porůstání chaluh epifyty, zejména vláknitými řasami. Mezi dominantní druhy epifytů patří např. *Elachista fucicola*, *Ceramium tenuicorne*, *Pilayella littoralis*, *Cladophora glomerata* či *Ectocarpus confervoides* (Rönnberg et al., 1992). Epifyty v eutrofním prostředí prosperují a projevují značnou sezonalitu s maximem v červenci (Berger et al., 2003; Rönnberg et al., 1992). Jejich přibývající biomasa kryje stélky chaluh, a omezuje tak spolu s fytoplanktonem množství dostupného světla.

4.4 Recentní ekologická dynamika fukusových beltů a její možný vývoj

Nemalý vliv na porosty makroskopických řas mají také biotické faktory, zejména herbivorie (Schagerström & Kautsky, 2016). Herbivoři mohou mít zásadní vliv na růst makrofytybentosu, což následně ovlivňuje jejich rozšíření a v krajních případech může vést až k lokálnímu vymýcení jejich populací (Torn et al., 2006). Významnými herbivory chaluh rodu *Fucus* jsou *Idotea baltica* a *Littorina* spp. (Forslund et al., 2012; Gunnarsson & Berglund, 2012; Nilsson et al., 2004). Mezi lety 1990 a 1997 byla na jižním pobřeží Švédska pozorována korelace mezi úbytkem biomasy *F. vesiculosus* a přemnožením *I. baltica* (Nilsson et al., 2004). *I. baltica* má významný vliv na druh *F. radicans*, který v sympatrických populacích spásá preferenčně před *F. vesiculosus*. Velice strmá jižní hranice rozšíření *F. radicans* je tak alespoň částečně dána nejsevernější hranicí rozšíření *I. baltica*

(Forsberg et al., 1988; Gunnarsson & Berglund, 2012). Samotné populace herbivorů jsou nepřímo ovlivňovány eutrofizací. V eutrofní vodě dochází k nárůstu rychle rostoucích vláknitých řas, které slouží jako další potrava herbivorům, a mají tak pozitivní vliv na jejich populace (Nilsson et al., 2004).

V průběhu 20. století byla pozorována řada změn ve vertikální distribuci chaluhy rodu *Fucus*. Kvůli menší dostupnosti světla ve větších hloubkách a úbytku dostupného substrátu vlivem zvýšené sedimentace se v průběhu 20. století posouvá spodní hranice růstu stejně jako úroveň největšího pokryvu chaluhy rodu *Fucus* do stále menších hloubek (Vogt & Schramm, 1991). V 70. a 80. letech minulého století byl ve znečištěných oblastech Baltského moře pozorován výrazný ústup či dokonce vymizení fukusových beltů. Spodní limit *F. vesiculosus* v severní části Baltic Sea proper v okolí ostrovu Öregrund se od 40. do 80. let posunul průměrně o 3 m, z 11,5 m do 8,5 m (Kautsky et al., 1986) a jeho belt ustoupil do 90. let v průměru o 1,7 m (Eriksson et al., 1998). V Öresundu, Kielském zálivu, Gdaňském zálivu, ve východní části Finského zálivu a na pobřeží ostrovů u Estonska došlo k ústupu *F. vesiculosus* do menších hloubek kolem 70. let (Torn et al., 2006). Na jižním pobřeží Švédska došlo k ústupu beltů *F. vesiculosus* a *F. serratus*, zhruba o 2,5 m výš. Spodní hranice beltů *F. vesiculosus*, a tedy horní hranice beltů *F. serratus*, která se v roce 1917 nacházela v 4,5–5 m (Sjöstedt, 1920), byla v roce 1998 naměřena v hloubce 2 m (Malm et al., 2001). V Kielském zálivu došlo mezi 70. a 80. lety k drastickému vymizení asi 90 % biomasy *Fucus* a posunu spodní hranice z 10 m do 2 m (Vogt & Schramm, 1991). V oblasti Aland Sea v severním Baltském moři došlo mezi roky 1956 a 1993 k posunu spodní hranice *F. vesiculosus* z 11 m do 7 m (Rönning & Mathiesen, 1998) a tento ústup nadále pokračoval mezi roky 1993 a 2018 ze 7 m do 5 m (Eveleens Maarse et al., 2020).

V reakci na zhoršující se situaci byla roku 1974 současně založenou Helsinskou komisí (HELCOM) ustanovena mezinárodní úmluva o ochraně oblasti Baltského moře, která byla revidována roku 1992. Pod vedením HELCOM podnikají baltské státy spolu s Evropskou unií kroky s cílem snížit znečištění a eutrofizaci Baltského moře cílené zejména na zemědělskou činnost, udržet jeho biodiverzitu a snížit negativní efekty aktivit spjatých s mořem, jako jsou rybolov či doprava (Backer et al., 2010; HELCOM, 1992). V roce 2007 vznikl za tímto účelem akční plán Helsinské komise pro Baltské moře (BSAP), který byl revidován v roce 2013 a 2021 (HELCOM, 2021a). Díky činnosti HELCOM se znečištění postupně snižuje (Murray et al., 2019). Zatímco znečištění anorganickým dusíkem ze sedmi největších řek mezeročně fluktuuje, znečištění anorganickým fosforem se mezi roky 1995 a 2017 snížilo o 30 % (HELCOM, 2021b). Celkové množství anorganického dusíku a fosforu vstupujících do Baltského moře se mezi roky 1995 a 2018 snížilo o 20 % a 33 % respektive (HELCOM, 2022). Samotné snížení znečišťování ovšem nemůže přinést okamžité výsledky (Murray et al., 2019), neboť voda i živiny mají v Baltském moři velice dlouhou dobu zdržení – až 40 let a až 50 let respektive (Döös et al., 2004; Gustafsson et al., 2017; Matthäus & Schinke, 1999). Přirozená obnova fukusových beltů, kdy se *Fucus* navrácí do větších hloubek, byla pozorována na některých

lokalitách na pobřeží Švédska (Eriksson et al., 1998; Nilsson et al., 2004) a Finska (Rönnerberg et al., 1985). Stélky *F. vesiculosus* dosahují reprodukčního věku až po 4–5 letech, a přirozená obnova porostů, která je navíc mnohdy komplikována úspěšností sexuální reprodukce, je tedy pomalá (Kautsky et al., 2019). Na mnoha místech navíc došlo ke ztrátě pevného substrátu potřebného k rekolonizaci a na takových lokalitách může být *Fucus* nevratně vytlačen jinými druhy (Eriksson & Johansson, 2003).

5 Závěr

Tato práce shrnuje současné poznatky o fylogenetickém vývoji fukálních chaluh, jejich rozšíření a postglaciální speciaci v brakickém prostředí Baltského moře. Dále shrnuje jejich ekologickou dynamiku v průběhu 20. a 21. století se zvláštním zaměřením na extenzivní eutrofizaci Baltského moře.

Fylogenetický vývoj a evoluční původ fukálních řas je téma široce studované. Raná fylogeneze čeledi Fucaceae je vesměs jednotně přijímána. Došlo k ní pravděpodobně v pozdním mesozoiku na území dnešní Austrálie, kde se vyskytuje její sesterský rod *Xiphophora* (Cho et al., 2006; Clayton, 1984). Rod *Fucus* disponuje vysokou mírou fenotypové plasticity (Kalvas & Kautsky, 1993; Niell et al., 1980). Kvůli tomu, že k jeho radiaci došlo recentně, nejsou jednotlivé druhy vůči sobě dostatečně divergentní, mezi mnoha z nich nejsou pevně ustanovené reprodukční bariéry (Forslund & Kautsky, 2013), a může tak u nich docházet k hybridizaci (Burrows & Lodge, 1951; Coyer et al., 2007). Na základě morfologických, biogeografických a molekulárních dat bylo 10 současných druhů rozděleno do dvou vývojových větví lišících se afinitou k nízkým teplotám (Cánovas et al., 2011), jejichž evoluční historie není ještě jednoznačně objasněna. Jedna z nich imigrovala Beringovým průlivem z Pacifiku cca před 12,2 až 2,7 mil. let (Cánovas et al., 2011). Tato větev následně divergovala v Atlantiku (Almeida et al., 2022; Assis et al., 2014) a dala vzniknout většině současných druhů včetně *F. vesiculosus* (Cánovas et al., 2011; Coyer et al., 2006). Komplexní recentní studie umísťují nejpravděpodobnější původ druhé vývojové větve do Severního ledového oceánu, odkud dále migroval jak do Atlantiku, tak do Pacifiku (Laughinghouse et al., 2015). Tato větev obsahuje pouze druhy *F. distichus* a *F. serratus* (Coyer et al., 2006).

Baltské moře se začalo formovat cca 12 300 let BP (Ignatius et al., 1981; Svensson, 1991) a na své současné podobě se ustálilo cca 3 000 let BP (Ignatius et al., 1981). Za svoji historii v něm několikrát došlo k překlopení mezi sladkovodním, brakickým a mořským charakterem (Svensson, 1991). V současnosti je největším brakickým ekosystémem, charakterizovaným výrazným severojižním gradientem salinity (Andersen et al., 2015; Snoeijs, 1999). Téměř všechny druhy, které Baltské moře v současnosti obývají, do něj imigrovali po posledním otevření Dánských úžin mezi 8 000 a 3 000 let BP (Gabrielsen et al., 2002; Russell, 1985; Snoeijs, 1999), a došlo u nich tak k zásadním adaptacím na jeho brakické prostředí.

V Baltském moři se vyskytuje 5 druhů *Fucus* (Nielsen et al., 1995). Baltský neofyt *F. distichus* subsp. *evanescens* a druh *F. spiralis* se zde však vyskytují pouze okrajově v jeho nejzápadnějších částech (HELCOM, 2012, 2020). Zhruba do jižní poloviny Baltského moře zasahuje *F. serratus*, jehož severní hranice je dána salinitou 6–7 ‰ (Malm et al., 2001; Snoeijs, 1999). Druh *F. vesiculosus* v Baltském moři dominuje a zasahuje do jeho nejsevernějších oblastí po salinitu 3,5 ‰ (Bergström & Bergström, 1999; Snoeijs, 1999). V sympatrických populacích dochází k vertikální stratifikaci beltů *F. vesiculosus* a *F. serratus* v hloubce zhruba 2 m (Malm et al., 2001), přičemž spodní limit jejich výskytu je zhruba v 10 m (Malm & Kautsky, 2003; Sjöstedt, 1920). Druh *F. radicans* se oproti zbylým druhům vyskytuje pouze v oblastech s nízkou salinitou. K jeho speciaci došlo cca před 2 500 až 400 lety, a to pravděpodobně hned dvakrát (Pereyra et al., 2009, 2013). Je to endemický druh Baltského moře, vyskytující se pouze v Botnickém zálivu a na pobřeží estonského ostrova Saaremaa (Bergström et al., 2005; Pereyra et al., 2013).

Baltské moře a jeho fukusové belty jsou předmětem rozsáhlého studia, při němž je pozorováno široké spektrum jevů a procesů. Z evolučního hlediska je fascinující plasticita jejich druhů, která vede k řadě adaptací na specifické brakické prostředí, a vytváří tak populace řady divergentních morfotypů a ekotypů (Doebeli & Dieckmann, 2003; Kalvas & Kautsky, 1993; Knight & Parke, 1950; Niell et al., 1980). Ekologicky jsou zase fukální chaluhy jedinými druhy v druhově chudém Baltském moři, které jsou schopny vytvářet belty (Kautsky & Kautsky, 2000; Pedersén & Snoeijs, 2001; Snoeijs, 1999), na něž je vázán život řady dalších baltských organismů (Haage & Jansson, 1970; Kersen et al., 2011).

Nejvýznamnějším aspektem jejich studia, který je současně multidisciplinární problematikou, je však bezesporu ústup baltských fukusových beltů a s ním spjatá extenzivní eutrofizace Baltského moře v průběhu 20. a 21. století. Jejím vlivem dochází v Baltském moři ke snížení průhlednosti vody (Sandén & Håkansson, 1996; Trozsińska, 1992), zvýšené incidenci vodních květů (Finni et al., 2001), zvýšené míře sedimentace (Pedersén & Snoeijs, 2001; Wassmann, 1990) a zhoršování anoxické situace v bentické oblasti (Carstensen et al., 2014; Stoicescu et al., 2024). Od 70. let 20. století byly na mnoha lokalitách napříč Baltským mořem pozorovány změny ve vertikální distribuci fukusových beltů (Eriksson et al., 1998; Torn et al., 2006; Vogt & Schramm, 1991). Do přelomu tisíciletí došlo k průměrnému posunu spodního hloubkového limitu růstu *Fucus* o 3 m výše (Kautsky et al., 1986; Malm et al., 2001; Rönnberg & Mathiesen, 1998) a i ve 21. století tento trend pokračuje, byť pomalejším tempem (Eveleens Maarse et al., 2020). Ústupem stélek *Fucus* dochází k zužování fukusových beltů a jejich přesunu do menších hloubek, čímž se stávají náchylnějšími vůči vlivům desikace a abraze ledem, vůči nimž nejsou baltské populace druhů *Fucus* tak tolerantní jako populace týchž druhů v Atlantiku (Pedersén & Snoeijs, 2001). Dochází tak ke zvyšování rizika lokálních extinkcí, které již byly také pozorovány (Vogt & Schramm, 1991).

Již od roku 1974 podnikají baltské státy ve spolupráci s Evropskou unií řadu kroků ke snížení znečištění a ochraně oblasti Baltského moře v rámci Úmluvy o ochraně mořského prostředí oblasti Baltského moře, jejímž cílem je předcházet a odstranit znečišťování, a tím podpořit obnovu oblasti Baltského moře (HELCOM, 1974, 1992). První známky oligotrofizace již byly pozorovány v Kattegatu (Andersen et al., 2015), nicméně žádné významné známky obnovy nebyly do roku 2021 pozorovány (HELCOM, 2023c). Kvůli vysoké době zdržení baltské vody a živin v ní se první významné efekty těchto snah mohou projevit až za desítky až stovky let (Döös et al., 2004; Murray et al., 2019). Stav eutrofizace a její dopady jsou tak předměty aktivního studia, mimo jiné řadou studií pod záštitou Komise na ochranu baltského mořského prostředí. Chaluhy rodu *Fucus* jsou klíčovými druhy Baltského moře, v případě jejichž vymizení hrozí zásadní proměna baltského pobřeží i celého ekosystému (Kautsky et al., 1992). Problematika ústupu fukusových beltů tak nadále zůstává relevantním tématem.

6 Seznam literatury

- Agardh, J. G. (1868). *Bidrag till kännedomen om Spetsbergens alger. Tilläg till föregående afhandling*. Kongliga Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar.
- Albertsson, J., & Bergström, L. (2008). *Undervattensvegetation i Holmöarnas naturreservat*.
- Almeida, S. C., Neiva, J., Sousa, F., Martins, N., Cox, C. J., Melo-Ferreira, J., Guiry, M. D., Serrão, E. A., & Pearson, G. A. (2022). A low-latitude species pump: Peripheral isolation, parapatric speciation and mating-system evolution converge in a marine radiation. *Molecular Ecology*, *31*(18), 4797–4817. <https://doi.org/10.1111/mec.16623>
- Andersen, J. H., Carstensen, J., Conley, D. J., Dromph, K., Fleming-Lehtinen, V., Gustafsson, B. G., Josefson, A. B., Norkko, A., Villnäs, A., & Murray, C. (2015). Long-term temporal and spatial trends in eutrophication status of the Baltic Sea. *Biological Reviews*, *92*(1), 135–149. <https://doi.org/10.1111/brv.12221>
- Andersson, S., Kautsky, L., & Kautsky, N. (1992). Effects of salinity and bromine on zygotes and embryos of *Fucus vesiculosus* from the Baltic Sea. *Marine Biology*, *114*(4), 661–665. <https://doi.org/10.1007/BF00357263>
- Ardehed, A., Johansson, D., Schagerström, E., Kautsky, L., Johannesson, K., & Pereyra, R. T. (2015). Complex spatial clonal structure in the macroalgae *Fucus radicans* with both sexual and asexual recruitment. *Ecology and Evolution*, *5*(19), 4233–4245. <https://doi.org/10.1002/ece3.1629>
- Ardehed, A., Johansson, D., Sundqvist, L., Schagerström, E., Zagrodzka, Z., Kovaltchouk, N. A., Bergström, L., Kautsky, L., Rafajlovic, M., Pereyra, R. T., & Johannesson, K. (2016). Divergence within and among Seaweed Siblings (*Fucus vesiculosus* and *F. radicans*) in the Baltic Sea. *PLOS ONE*, *11*(8), e0161266. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161266>
- Assis, J., Serrão, E. A., Claro, B., Perrin, C., & Pearson, G. A. (2014). Climate-driven range shifts explain the distribution of extant gene pools and predict future loss of unique lineages in a marine brown alga. *Molecular Ecology*, *23*(11), 2797–2810. <https://doi.org/10.1111/mec.12772>
- Association for the Sciences of Limnology and Oceanography. (1958). The Venice System for the Classification of Marine Waters According to Salinity. *Limnology and Oceanography*, *3*(3), 346–347. <https://doi.org/10.4319/lo.1958.3.3.0346>
- Backer, H., Leppänen, J.-M., Brusendorff, A. C., Forsius, K., Stankiewicz, M., Mehtonen, J., Pyhälä, M., Laamanen, M., Paulomäki, H., Vlasov, N., & Haaranen, T. (2010). HELCOM

- Baltic Sea Action Plan – A regional programme of measures for the marine environment based on the Ecosystem Approach. *Marine Pollution Bulletin*, 60(5), 642–649. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.11.016>
- Berger, R., Henriksson, E., Kautsky, L., & Malm, T. (2003). Effects of filamentous algae and deposited matter on the survival of *Fucus vesiculosus* L. germlings in the Baltic Sea. *Aquatic Ecology*, 37, 1–11. <https://doi.org/10.1023/a:1022136900630>
- Berger, R., Malm, T., & Kautsky, L. (2001). Two reproductive strategies in Baltic *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae). *European Journal of Phycology*, 36(3), 265–273. <https://doi.org/10.1080/09670260110001735418>
- Bergström, L., & Bergström, U. (1999). Species diversity and distribution of aquatic macrophytes in the Northern Quark, Baltic Sea. *Nordic Journal of Botany*, 19(3), 375–383. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1999.tb01131.x>
- Bergström, L., Tatarenkov, A., Johannesson, K., Jönsson, R. B., & Kautsky, L. (2005). Genetic and morphological identification of *Fucus radicans* sp. nov. (Fucales, Phaeophyceae) in the brackish Baltic Sea. *Journal of Phycology*, 41(5), 1025–1038. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.00125.x>
- Billard, E., Serrão, E., Pearson, G., Destombe, C., & Valero, M. (2010). *Fucus vesiculosus* and *spiralis* species complex: a nested model of local adaptation at the shore level. *Marine Ecology Progress Series*, 405, 163–174. <https://doi.org/10.3354/meps08517>
- Bolwell, G. P., Callow, J. A., Callow, M. E., & Evans, L. V. (1977). Cross-fertilisation in furoid seaweeds. *Nature*, 268(5621), 626–627. <https://doi.org/10.1038/268626a0>
- Burrows, E. M., & Lodge, S. (1951). Autecology and the species problem in *Fucus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 30(1), 161–176. <https://doi.org/10.1017/S0025315400012650>
- Burrows, E. M., & Lodge, S. M. (1953). Culture of *Fucus* Hybrids. *Nature*, 172(4387), 1009–1010. <https://doi.org/10.1038/1721009a0>
- Cameron, A., & Askew, N. (eds.). (2011). *EUSEAMap - Preparatory Action for development and assessment of a European broad-scale seabed habitat map final report*. <http://jncc.gov.uk/euseamap>
- Cánovas, F. G., Mota, C. F., Serrão, E. A., & Pearson, G. A. (2011). Driving south: a multi-gene phylogeny of the brown algal family Fucaceae reveals relationships and recent drivers of a marine radiation. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 371. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-371>

- Carstensen, J., Andersen, J. H., Gustafsson, B. G., & Conley, D. J. (2014). Deoxygenation of the Baltic Sea during the last century. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(15), 5628–5633. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323156111>
- Cho, G. Y., Rousseau, F., de Reviers, B., & Boo, S. M. (2006). Phylogenetic relationships within the Fucales (Phaeophyceae) assessed by the photosystem I coding *psaA* sequences. *Phycologia*, *45*(5), 512–519. <https://doi.org/10.2216/05-48.1>
- Clayton, M. N. (1984). Evolution of the Phaeophyta with particular reference to the Fucales. *Progress in Phycological Research*, *3*, 11–46.
- Coyer, J. A., Hoarau, G., Costa, J. F., Hogerdijk, B., Serrão, E. A., Billard, E., Valero, M., Pearson, G. A., & Olsen, J. L. (2011a). Evolution and diversification within the intertidal brown macroalgae *Fucus spiralis*/*F. vesiculosus* species complex in the North Atlantic. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *58*(2), 283–296. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.015>
- Coyer, J. A., Hoarau, G., Oudot-Le Secq, M.-P., Stam, W. T., & Olsen, J. L. (2006). A mtDNA-based phylogeny of the brown algal genus *Fucus* (Heterokontophyta; Phaeophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *39*(1), 209–222. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.01.019>
- Coyer, J. A., Hoarau, G., Stam, W. T., & Olsen, J. L. (2007). Hybridization and introgression in a mixed population of the intertidal seaweeds *Fucus evanescens* and *F. serratus*. *Journal of Evolutionary Biology*, *20*(6), 2322–2333. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01411.x>
- Coyer, J. A., Hoarau, G., Van Schaik, J., Luijckx, P., & Olsen, J. L. (2011b). Trans-Pacific and trans-Arctic pathways of the intertidal macroalga *Fucus distichus* L. reveal multiple glacial refugia and colonizations from the North Pacific to the North Atlantic. *Journal of Biogeography*, *38*(4), 756–771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02437.x>
- Doebeli, M., & Dieckmann, U. (2003). Speciation along environmental gradients. *Nature*, *421*(6920), 259–264. <https://doi.org/10.1038/nature01274>
- Döös, K., Meier, H. E. M., & Döscher, R. (2004). The Baltic haline conveyor belt or the overturning circulation and mixing in the Baltic. *Ambio*, *33*(4–5), 261–266. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15264606>
- Dyke, A. S., & Prest, V. K. (1987). *Paleogeography of northern North America, 18 000–5 000 years ago*. Geological Survey of Canada. <https://doi.org/10.4095/133927>

- Eriksson, B. K., & Johansson, G. (2003). Sedimentation reduces recruitment success of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Baltic Sea. *European Journal of Phycology*, 38(3), 217–222. <https://doi.org/10.1080/0967026031000121688>
- Eriksson, B. K., Johansson, G., & Snoeijs, P. (1998). Long-term changes in the sublittoral zonation of brown algae in the southern Bothnian Sea. *European Journal of Phycology*, 33(3), 241–249. <https://doi.org/10.1080/09670269810001736743>
- Eveleens Maarse, F., Salovius-Laurén, S., & Snickars, M. (2020). Long-term changes in the phytobenthos of the southern Åland Islands, northern Baltic Sea. *Nordic Journal of Botany*, 38(10). <https://doi.org/10.1111/njb.02751>
- Feldmann, J. (1941). Sur une nouvelle espèce de *Fucus* de la côte basque: *Fucus Chalonii* nov. sp. *Bulletin de La Société Botanique de France*, 88(1), 143–147. <https://doi.org/10.1080/00378941.1941.10834220>
- Finni, T., Kononen, K., Olsonen, R., & Wallström, K. (2001). The history of cyanobacterial blooms in the Baltic Sea. *Ambio*, 30(4–5), 172–178. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11697246>
- Forsberg, Å., Söderlund, S., Frank, A., Petersson, L. R., & Pedersén, M. (1988). Studies on metal content in the brown seaweed, *Fucus vesiculosus*, from the Archipelago of Stockholm. *Environmental Pollution*, 49(4), 245–263. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(88\)90091-7](https://doi.org/10.1016/0269-7491(88)90091-7)
- Forslund, H., Eriksson, O., & Kautsky, L. (2012). Grazing and geographic range of the Baltic seaweed *Fucus radicans* (Phaeophyceae). *Marine Biology Research*, 8(4), 322–330. <https://doi.org/10.1080/17451000.2011.637565>
- Forslund, H., & Kautsky, L. (2013). Reproduction and reproductive isolation in *Fucus radicans* (Phaeophyceae). *Marine Biology Research*, 9(3), 321–326. <https://doi.org/10.1080/17451000.2012.731694>
- Gabrielsen, T. M., Brochmann, C., & Rueness, J. (2002). The Baltic Sea as a model system for studying postglacial colonization and ecological differentiation, exemplified by the red alga *Ceramium tenuicorne*. *Molecular Ecology*, 11(10), 2083–2095. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01601.x>
- Gladenkov, A. Y., Oleinik, A. E., Marincovich, L., & Barinov, K. B. (2002). A refined age for the earliest opening of Bering Strait. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 183(3–4), 321–328. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(02\)00249-3](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(02)00249-3)

- Gunnarsson, K., & Berglund, A. (2012). The brown alga *Fucus radicans* suffers heavy grazing by the isopod *Idotea baltica*. *Marine Biology Research*, 8(1), 87–89. <https://doi.org/10.1080/17451000.2011.594890>
- Gustafsson, E., Savchuk, O. P., Gustafsson, B. G., & Müller-Karulis, B. (2017). Key processes in the coupled carbon, nitrogen, and phosphorus cycling of the Baltic Sea. *Biogeochemistry*, 134(3), 301–317. <https://doi.org/10.1007/s10533-017-0361-6>
- Haage, P., & Jansson, B.-O. (1970). Quantitative investigations of the Baltic *Fucus* belt macrofauna. *Ophelia*, 8(1), 187–195. <https://doi.org/10.1080/00785326.1970.10429558>
- Hartog, C. (1974). Brackish-water classification, its development and problems. *Hydrobiological Bulletin*, 8(1–2), 15–28. <https://doi.org/10.1007/BF02254902>
- HELCOM. (1974). *Convention on the Protection of the Marine Environment of the Baltic Sea Area*.
- HELCOM. (1986). Water balance of the Baltic Sea. In Falkenmark, M. (Ed.), *Baltic Sea Environment Proceedings* (pp. 1–174).
- HELCOM. (1992). *Convention on the Protection of the Marine Environment of the Baltic Sea Area*.
- HELCOM. (2010). Hazardous substances in the Baltic Sea – An integrated thematic assessment of hazardous substances in the Baltic Sea. *Baltic Sea Environment Proceedings 120B*, 1–116.
- HELCOM. (2012). Checklist of Baltic Sea Macro-species. *Baltic Sea Environment Proceedings No. 130*, 1–203.
- HELCOM. (2020). HELCOM Checklist 2.0 of Baltic Sea Macro-species. *Baltic Sea Environment Proceedings N°174*.
- HELCOM. (2021a). *HELCOM Baltic Sea Action Plan – 2021 update*.
- HELCOM. (2021b). Input of nutrients by the seven biggest rivers in the Baltic Sea region 1995-2017. *Baltic Sea Environment Proceedings No.178*.
- HELCOM. (2022). Pollution load on the Baltic Sea. In *Summary of the HELCOM Seventh Pollution Load Compilation (PLC-7)*.
- HELCOM. (2023a). HELCOM Thematic assessment of biodiversity 2016-2021. *Baltic Sea Environment Proceedings No.191*.

- HELCOM. (2023b). HELCOM Thematic assessment of spatial distribution of pressures and impacts 2016- 2021. *Baltic Sea Environment Proceedings No. 189*.
- HELCOM. (2023c). State of the Baltic Sea. Third HELCOM holistic assessment 2016-2021. In Bergström, L. & Haldin, J. (Eds.), *Baltic Sea Environment Proceedings n°194*. Helsinki Commission – HELCOM.
- Hoarau, G., Coyer, J. A., Giesbers, M. C. W. G., Jueterbock, A., & Olsen, J. L. (2015). Pre-zygotic isolation in the macroalgal genus *Fucus* from four contact zones spanning 100–10 000 years: a tale of reinforcement? *Royal Society Open Science*, 2(2), 140538. <https://doi.org/10.1098/rsos.140538>
- Hoarau, G., Coyer, J. A., Veldsink, J. H., Stam, W. T., & Olsen, J. L. (2007). Glacial refugia and recolonization pathways in the brown seaweed *Fucus serratus*. *Molecular Ecology*, 16(17), 3606–3616. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03408.x>
- Ignatius, H., Axberg, S., Niemistö, L., & Winterhalter, B. (1981). Quaternary geology of the Baltic Sea. In Voipio, A. (Ed.), *The Baltic Sea* (1st ed., Vol. 30, pp. 54–105). Elsevier.
- Johannessen, T., & Dahl, E. (1996). Declines in oxygen concentrations along the Norwegian Skagerrak coast, 1927-1993: A signal of ecosystem changes due to eutrophication? *Limnology and Oceanography*, 41(4), 766–778. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.4.0766>
- Johannesson, K., Forslund, H., Capetillo, N., Kautsky, L., Johansson, D., Pereyra, R. T., & Råberg, S. (2012). Phenotypic variation in sexually and asexually recruited individuals of the Baltic Sea endemic macroalga *Fucus radicans*: in the field and after growth in a common-garden. *BMC Ecology*, 12(1), 2. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-12-2>
- Johannesson, K., Johansson, D., Larsson, K. H., Huenchunir, C. J., Perus, J., Forslund, H., Kautsky, L., & Pereyra, R. T. (2011). Frequent clonality in fucoïds (*Fucus radicans* and *Fucus vesiculosus*; Fucales, Phaeophyceae) in the Baltic Sea. *Journal of Phycology*, 47(5), 990–998. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01032.x>
- Kalvas, A., & Kautsky, L. (1993). Geographical variation in *Fucus vesiculosus* morphology in the Baltic and North Seas. *European Journal of Phycology*, 28(2), 85–91. <https://doi.org/10.1080/09670269300650141>
- Kautsky, H., Kautsky, L., & Kautsky, N. (1992). Studies on the *Fucus vesiculosus* community in the Baltic Sea. *Acta Phytogeographica Suecica*, 78. <https://www.researchgate.net/publication/29723648>

- Kautsky, L., & Kautsky, N. (2000). The Baltic Sea, including Bothnian Sea and Bothnian Bay. In Sheppard, C. (Ed.), *Seas at the Millenium: An Environmental Evaluation* (pp. 121–133). Pergamon Press of Elsevier Science. <https://www.researchgate.net/publication/281350826>
- Kautsky, L., Qvarfordt, S., & Schagerström, E. (2019). *Fucus vesiculosus* adapted to a life in the Baltic Sea: impacts on recruitment, growth, re-establishment and restoration. *Botanica Marina*, 62(1), 17–30. <https://doi.org/10.1515/bot-2018-0026>
- Kautsky, N., Kautsky, H., Kautsky, U., & Waern, M. (1986). Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940's indicates eutrophication of the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 28(1), 1–8. <https://doi.org/10.3354/meps028001>
- Kersen, P., Kotta, J., Bučas, M., Kolesova, N., & Deķere, Z. (2011). Epiphytes and associated fauna on the brown alga *Fucus vesiculosus* in the Baltic and the North Seas in relation to different abiotic and biotic variables. *Marine Ecology*, 32(s1), 87–95. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2010.00418.x>
- Kinnby, A., Pereyra, R. T., Havenhand, J. N., De Wit, P., Jonsson, P. R., Pavia, H., & Johannesson, K. (2019). Factors affecting formation of adventitious branches in the seaweeds *Fucus vesiculosus* and *F. radicans*. *BMC Ecology*, 19(1), 22. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0239-7>
- Kniep, H. (1925). Über *Fucus*-Bastarde. *Flora Oder Allgemeine Botanische Zeitung*, 118–119, 331–338. [https://doi.org/10.1016/S0367-1615\(17\)32895-1](https://doi.org/10.1016/S0367-1615(17)32895-1)
- Knight, M., & Parke, M. (1950). A Biological Study of *Fucus Vesiculosus* L. and *F. Serratus* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 29(2), 439–514. <https://doi.org/10.1017/S0025315400055454>
- Korpinen, S., & Jormalainen, V. (2008). Grazing and nutrients reduce recruitment success of *Fucus vesiculosus* L. (Fucales: Phaeophyceae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78(2), 437–444. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.01.005>
- Larsson, U., Elmgren, R., & Wulff, F. (1985). Eutrophication and the Baltic Sea: Causes and Consequences. *Ambio*, 1, 9–14.
- Laughinghouse, H. D., Müller, K. M., Adey, W. H., Lara, Y., Young, R., & Johnson, G. (2015). Evolution of the Northern Rockweed, *Fucus distichus*, in a Regime of Glacial Cycling: Implications for Benthic Algal Phylogenetics. *PLOS ONE*, 10(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143795>

- Leppäkoski, E., & Mihnea, P. E. (1996). Enclosed Seas under Man-Induced Change: A Comparison between the Baltic and Black Seas. *Ambio*, 25(6), 380–389. <http://www.jstor.org/stable/4314501>
- Linné, C. von. (1764). *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Typis Joannis Thomae de Trattner. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.65726>
- Linné, C. von. (1767). *Systema naturae, per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Typis Ioannis Thomae. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.559>
- Malm, T., & Kautsky, L. (2003). Differences in life-history characteristics are consistent with the vertical distribution pattern of *Fucus serratus* and *Fucus vesiculosus* (Fucales, Phaeophyceae) in the central Baltic Sea. *Journal of Phycology*, 39(5), 880–887. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.02115.x>
- Malm, T., Kautsky, L., & Engkvist, R. (2001). Reproduction, Recruitment and Geographical Distribution of *Fucus serratus* L. in the Baltic Sea. *Botanica Marina*, 44(2), 101108. <https://doi.org/10.1515/BOT.2001.014>
- Matthäus, W., & Franck, H. (1992). Characteristics of major Baltic inflows—a statistical analysis. *Continental Shelf Research*, 12(12), 1375–1400. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(92\)90060-W](https://doi.org/10.1016/0278-4343(92)90060-W)
- Matthäus, W., & Schinke, H. (1999). The influence of river runoff on deep water conditions of the Baltic Sea. In Blomqvist, E. M., Bonsdorff, E., & Essink, K. (Eds.), *Biological, Physical and Geochemical Features of Enclosed and Semi-enclosed Marine Systems* (1st ed., Vol. 393, pp. 1–10). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0912-5_1
- Moalic, Y., Arnaud-Haond, S., Perrin, C., Pearson, G. A., & Serrao, E. A. (2011). Travelling in time with networks: Revealing present day hybridization versus ancestral polymorphism between two species of brown algae, *Fucus vesiculosus* and *F. spiralis*. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 33. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-33>
- Munkes, B., Löptien, U., & Dietze, H. (2021). Cyanobacteria blooms in the Baltic Sea: a review of models and facts. *Biogeosciences*, 18(7), 2347–2378. <https://doi.org/10.5194/bg-18-2347-2021>

- Murray, C. J., Müller-Karulis, B., Carstensen, J., Conley, D. J., Gustafsson, B. G., & Andersen, J. H. (2019). Past, Present and Future Eutrophication Status of the Baltic Sea. *Frontiers in Marine Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00002>
- Niell, F. X., Miranda, A., & Pazó, J. P. (1980). Studies on the Morphology of the Megaecade limicola of *Fucus vesiculosus* L. with Taxonomical Comments. *Botanica Marina*, Vol. XXIII, pp.303-307.
- Nielsen, Ruth., Kristiansen, A., Mathiesen, L., & Mathiesen, H. (1995). Distributional index of the benthic macroalgae of the Baltic Sea area. In *Acta Botanica Fennica* (Issue 155). Finnish Zoological and Botanical Pub. Board.
- Nilsson, J., Engkvist, R., & Persson, L.-E. (2004). Long-term decline and recent recovery of *Fucus* populations along the rocky shores of southeast Sweden, Baltic Sea. *Aquatic Ecology*, 38(4), 587–598. <https://doi.org/10.1007/s10452-004-5665-7>
- Pearson, G., Kautsky, L., & Serrão, E. (2000). Recent evolution in Baltic *Fucus vesiculosus*: reduced tolerance to emersion stresses compared to intertidal (North Sea) populations. *Marine Ecology Progress Series*, 202, 67–79. <https://doi.org/10.3354/meps202067>
- Pedersén, M., & Snoeijs, P. (2001). Patterns of macroalgal diversity, community composition and long-term changes along the Swedish west coast. *Hydrobiologia*, 459, 83–102. <https://doi.org/10.1023/a:1012506507322>
- Pereyra, R. T., Bergström, L., Kautsky, L., & Johannesson, K. (2009). Rapid speciation in a newly opened postglacial marine environment, the Baltic Sea. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), 70. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-70>
- Pereyra, R. T., Huenchunir, C., Johansson, D., Forslund, H., Kautsky, L., Jonsson, P. R., & Johannesson, K. (2013). Parallel speciation or long-distance dispersal? Lessons from seaweeds (*Fucus*) in the Baltic Sea. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(8), 1727–1737. <https://doi.org/10.1111/jeb.12170>
- Peters, A. F., van Oppen, M. J. H., Wiencke, C., Stam, W. T., & Olsen, J. L. (1997). Phylogeny and historical ecology of the Desmarestiaceae (Phaeophyceae) support a southern hemisphere origin. *Journal of Phycology*, 33(2), 294–309. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1997.00294.x>
- Powell, H. T. (1957). Studies in the genus *Fucus* L. I. *Fucus distichus* L. emend. Powell. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 36(2), 407–432. <https://doi.org/10.1017/S002531540001688X>

- Remane, A. (1934). Die Brackwasserfauna. *Verhandlungen Der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 36, 34–74.
- Richardson, K., & Heilmann, J. P. (1995). Primary production in the Kattegat: Past and present. *Ophelia*, 41(1), 317–328. <https://doi.org/10.1080/00785236.1995.10422050>
- Rönnerberg, O., Ådjers, K., Ruokolahti, C., & Bondestam, M. (1992). Effects of fish farming on growth, epiphytes and nutrient content of *Fucus vesiculosus* L. in the Åland archipelago, northern Baltic Sea. *Aquatic Botany*, 42(2), 109–120. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(92\)90002-Z](https://doi.org/10.1016/0304-3770(92)90002-Z)
- Rönnerberg, O., Lehto, J., & Haahtela, I. (1985). Recent changes in the occurrence of *Fucus vesiculosus* in the Archipelago Sea, SW Finland. *Annales Botanici Fennici*, 22(3), 231–244.
- Rönnerberg, O., & Mathiesen, L. (1998). Long-term changes in the marine macroalgae of Långskär, Åland Sea (N Baltic). *Nordic Journal of Botany*, 18(3), 379–384. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1998.tb01894.x>
- Rothäusler, E., Corell, H., & Jormalainen, V. (2015). Abundance and dispersal trajectories of floating *Fucus vesiculosus* in the Northern Baltic Sea. *Limnology and Oceanography*, 60(6), 2173–2184. <https://doi.org/10.1002/lno.10195>
- Russell, G. (1985). Recent evolutionary changes in the algae of the Baltic Sea. *British Phycological Journal*, 20(2), 87–104. <https://doi.org/10.1080/00071618500650111>
- Sandén, P., & Håkansson, B. (1996). Long-term trends in Secchi depth in the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography*, 41(2), 346–351. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.2.0346>
- Schagerström, E., & Kautsky, L. (2016). Despite marine traits, the endemic *Fucus radicans* (Phaeophyceae) is restricted to the brackish Baltic Sea. *European Journal of Phycology*, 51(4), 378–386. <https://doi.org/10.1080/09670262.2016.1183234>
- Schueller, G. H., & Peters, A. F. (1994). Arrival of *Fucus evanescens* (Phaeophyceae) in Kiel Bight (Western Baltic). *Botanica Marina*, 37(5), <https://doi.org/10.1515/botm.1994.37.5.471>
- Scott, G. W., & Hardy, F. G. (1994). Observations of the occurrence of hybrids between two sympatric species of furoid algae. *Cryptogamie. Algologie*, 15, 297–305. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/310141>
- Serrão, E. A., Alice, L. A., & Brawley, S. H. (1999a). Evolution of the Fucaceae (Phaeophyceae) inferred from nrDNA-ITS. *Journal of Phycology*, 35(2), 382–394. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520382.x>

- Serrão, E. A., Brawley, S. H., Hedman, J., Kautsky, L., & Samuelsson, G. (1999b). Reproductive success of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Baltic Sea. *Journal of Phycology*, 35(2), 254–269. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520254.x>
- Serrão, E. A., Kautsky, L., & Brawley, S. H. (1996). Distributional success of the marine seaweed *Fucus vesiculosus* L. in the brackish Baltic Sea correlates with osmotic capabilities of Baltic gametes. *Oecologia*, 107(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/BF00582229>
- Sivonen, K., Niemelä, S. I., Niemi, R. M., Lepistö, L., Luoma, T. H., & Räsänen, L. A. (1990). Toxic cyanobacteria (blue-green algae) in Finnish fresh and coastal waters. *Hydrobiologia*, 190(3), 267–275. <https://doi.org/10.1007/BF00008195>
- Sjöberg, E. L., Georgala, D., & Rickard, D. T. (1984). Origin of interstitial water compositions in postglacial black clays (northeastern Sweden). *Chemical Geology*, 42(1–4), 147–158. [https://doi.org/10.1016/0009-2541\(84\)90011-1](https://doi.org/10.1016/0009-2541(84)90011-1)
- Sjöstedt, G. (1920). Algologiska studier vid Skånes södra och östra kust. *Acta Universitatis Lundensis, N.F. Avd 2:16*.
- Snoeijs, P. (1999). Marine and brackish waters. In Sjögren, E., Rydin, H., Snoeijs, P., & Diekmann, M. (Eds.), *Swedish Plant Geography* (pp. 187–212). Opulus Press.
- Snoeijs, P. J. M., & Prentice, I. C. (1989). Effects of cooling water discharge on the structure and dynamics of epilithic algal communities in the northern Baltic. *Hydrobiologia*, 184(1–2), 99–123. <https://doi.org/10.1007/BF00014306>
- Snoeijs-Leijonmalm, P., & Andrén, E. (2017). Why is the Baltic Sea so special to live in? In *Biological Oceanography of the Baltic Sea* (pp. 23–84). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0668-2_2
- Sohlenius, G., Sternbeck, J., Andrén, E., & Westman, P. (1996). Holocene history of the Baltic Sea as recorded in a sediment core from the Gotland Deep. *Marine Geology*, 134(3–4), 183–201. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(96\)00047-3](https://doi.org/10.1016/0025-3227(96)00047-3)
- Stoicescu, S.-T., Hoikkala, L., Fleming, V., & Lips, U. (2024). Continuing long-term expansion of low-oxygen conditions in the Eastern Gulf of Finland. *Oceanologia*, 66(1), 139–152. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2024.02.002>
- Svensson, N.-O. (1991). Late weichselian and early holocene shore displacement in the central Baltic sea. *Quaternary International*, 9(C), 7–26. [https://doi.org/10.1016/1040-6182\(91\)90059-W](https://doi.org/10.1016/1040-6182(91)90059-W)

- Tatarenkov, A., Bergström, L., Jönsson, R. B., Serrão, E. A., Kautsky, L., & Johannesson, K. (2005). Intriguing asexual life in marginal populations of the brown seaweed *Fucus vesiculosus*. *Molecular Ecology*, *14*(2), 647–651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02425.x>
- Torn, K., Krause-Jensen, D., & Martin, G. (2006). Present and past depth distribution of bladderwrack (*Fucus vesiculosus*) in the Baltic Sea. *Aquatic Botany*, *84*(1), 53–62. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.07.011>
- Trozsińska, A. (1992). Water transparency in the Polish zone of the Baltic Sea. *Oceanologia*, *33*, 203–209.
- Vahtera, E., Conley, D. J., Gustafsson, B. G., Kuosa, H., Pitkänen, H., Savchuk, O. P., Tamminen, T., Viitasalo, M., Voss, M., Wasmund, N., & Wulff, F. (2007). Internal ecosystem feedbacks enhance nitrogen-fixing cyanobacteria blooms and complicate management in the Baltic Sea. *Ambio*, *36*(2–3), 186–194. [https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2007\)36\[186:iefenc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2007)36[186:iefenc]2.0.co;2)
- Vogt, H., & Schramm, W. (1991). Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay (Western Baltic): what are the causes? *Marine Ecology Progress Series*, *69*, 189–194. <https://doi.org/10.3354/meps069189>
- Waern, M. (1952). Rocky-shore algae in the Öregrund archipelago. *Acta Phytogeographica Suecica*, *30*.
- Wasmund, N., Göbel, J., & Bodungen, B. v. (2008). 100-years-changes in the phytoplankton community of Kiel Bight (Baltic Sea). *Journal of Marine Systems*, *73*(3–4), 300–322. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2006.09.009>
- Wassmann, P. (1990). Calculating the load of organic carbon to the aphotic zone in eutrophicated coastal waters. *Marine Pollution Bulletin*, *21*(4), 183–187. [https://doi.org/10.1016/0025-326X\(90\)90499-X](https://doi.org/10.1016/0025-326X(90)90499-X)
- Wattenberg, H. (1949). Entwurf einer natürlichen Einteilung der Ostsee. In *Kieler Meeresforschungen* (6th ed., pp. 10–16).
- Westerbom, M., & Koivisto, M. (2022). Mussels and canopy-forming algae as ecosystem engineers: their contribution to community organization in the rocky sublittoral. *Frontiers in Marine Science*, *9*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.929899>
- Wikström, S. A., Wachenfeldt, T. von, & Kautsky, L. (2002). Establishment of the Exotic Species *Fucus evanescens* C. Ag. (Phaeophyceae) in öresund, Southern Sweden. *Botanica Marina*, *45*(6). <https://doi.org/10.1515/BOT.2002.054>

Williams, J. L. (1899). NEW FUCUS HYBRIDS. *Annals of Botany*, *os-13*(1), 187–188.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088726>

Wynne, M. J., & Magne, F. (1991). Concerning the name *Fucus muscoides* (Cotton) J. Feldmann et Magne. *Cryptogamie Algologie*, *12*, 55–56.