

**Univerzita Karlova**  
**Prírodovedecká fakulta**

Študijný program: Biológia  
Študijný obor: Ekologická a evolučná biológia



**Lenka Kicová**

**Morské zelené riasy línie *Codium* (Bryopsidales, Ulvophyceae) - evolúcia,  
diverzita, rozšírenie a ekológia**

Marine green algae of the *Codium* lineage (Bryopsidales, Ulvophyceae) -  
evolution, diversity, distribution and ecology

Bakalárska práca

Školiteľ: prof. RNDr. Jiří Neustupa, Ph.D.

Praha, 2024

**Pod'akovanie:**

Na tomto mieste by som sa predovšetkým chcela poďakovať môjmu školiteľovi profesorovi Jiřímu Neustupovi, ktorého prívetivý prístup, užitočné rady a povzbudivé slová mi boli motivačiou pri spracovaní tejto bakalárskej práce. Ďalej by som rada poďakovala mojej rodine a priateľom za neustálu podporu a mojej sestre Mgr. Monike Kicovej za kritické pripomienky.

**Prehlásenie:**

Prehlasujem, že som záverečnú prácu vypracovala samostatne a uviedla všetky použité informačné zdroje a literatúru. Táto práca, ani jej podstatná časť nebola použitá na získanie iného alebo rovnakého akademického titulu.

V Prahe, 8.8.2024

Lenka Kicová

**Abstrakt:**

Riasy rodu *Codium* patria v súčasnosti medzi najvýznamnejšie morské zelené makroriasy. Majú bohatú diverzitu a široký areál rozšírenia v pobrežných spoločenstvách od tropických po subarktické oblasti. Najdôležitejším a najvýznamnejším druhom je *Codium fragile*, dichotomicky vetvená riasa s charakteristickým tvarom utrikúl, zakončených špičkou, mukrónom. V priebehu predchádzajúceho storočia sa z pôvodného Japonska dokázala rozšíriť do svetových oceánov a úspešne kolonizovať obe hemisféry. Takéto veľkoplošné šírenie je možné vďaka jeho reprodukčným stratégiám ako partenogéza a fragmentácia stielok, rýchlemu rastu a širokej tolerancii fyziologických podmienok. Tieto riasy slúžia ako zdroj potravy a prírodné liečivá s potenciálnym využitím vo farmaceutickom priemysle, no najväčší dôraz sa vo vedeckých štúdiách kladie hlavne na ich invázny charakter. Podobne je tomu aj v tejto bakalárskej práci. Okrem toho je táto práca aj prehľadom publikácií o ich morfológii, taxonómii, fylogénéze a ekológii a historickom aj recentnom šírení.

**Kľúčové slová:** *Codium fragile*, makroriasa, ekológia, diverzita, rozšírenie, invázia

**Abstract:**

Algae of the genus *Codium* are currently among the most important marine green macroalgae. They have a rich diversity and a wide distribution range in coastal communities from tropical to subarctic regions. The most important and prominent species is *Codium fragile*, a dichotomously branched alga with a characteristic shape of utricles, ending in a tip, the mucron. Over the course of the previous century, it was able to spread from its native Japan to the world's oceans and successfully colonize both hemispheres. Such large-scale dispersal is possible because of its reproductive strategies such as parthenogenesis and fragmentation of the thallus, rapid growth, and wide tolerance of physiological conditions. These algae serve as food sources and natural medicines with potential use in the pharmaceutical industry, but the main focus of scientific studies is on their invasive nature. The same is the case in this bachelor thesis. In addition, this thesis is also a review of publications on their morphology, taxonomy, phylogeny and ecology, and historical and recent distribution

**Key words:** *Codium fragile*, macroalgae, ecology, diversity, distribution, invasion

## Obsah:

Úvod.....	1
1 Čeľad' Codiaceae v rámci triedy Ulvophyceae a rádu Bryopsidales.....	2
1.1 Ulvophyceae .....	2
1.2 Bryopsidales .....	3
1.3 Rod <i>Codium</i> .....	5
1.4 Anatómia a morfológia rodu <i>Codium</i> .....	5
1.5 Taxonomická a fylogenetická štruktúra rodu <i>Codium</i> .....	6
1.6 Evolučná história rodu <i>Codium</i> .....	9
1.6.1 Fosília <i>Protocodium</i> <i>sinsense</i> .....	10
2 Ekológia rodu <i>Codium</i> .....	11
2.1 Rozšírenie .....	12
2.2 Prehľad druhov .....	13
2.3 Ekologický význam a využitie .....	15
3 Invázna biológia populácií rodu <i>Codium</i> .....	16
3.1 Taxonomické zaradenie druhu <i>Codium fragile</i> .....	17
3.2 <i>Codium fragile</i> (Suringar) .....	18
3.3 Ekológia a invázny charakter .....	19
3.4 Dopady invázie .....	21
4 Rozšírenie.....	21
4.1 História invázie.....	21
4.2 Súčasnú rozšírenie .....	22
4.3.1 Rozšírenie v Mediteráne .....	23
5 Predikcia a manažment.....	25
6 Záver: .....	26
Zoznam použitej literatúry: .....	27

## Úvod

Riasy rodu *Codium*, zaradené do radu Bryopsidales a triedy Ulvophyceae, sú významné makroskopické morské zelené riasy, rozšírené po celom svete. Tento rod vytvára coenocytickú sifonálnu stielku, zloženú z bezfarebného vnútra a prepletených sifónov vyúsťujúcich do utrikúl. Medzi najdôležitejšie druhy patrí invázna riasa *Codium fragile*, zavlečená lodnou dopravou, akvakultúrou alebo morskými prúdmi. Dokázala sa usadiť pozdĺž pobrežia rôznych častí sveta a ovplyvňuje alebo mení zloženie miestnych spoločenstiev. Z pôvodného Japonska sa rozšírila do Stredozemného mora, Severnej Ameriky a recentne do Južnej Afriky, Austrálie a na Nový Zéland. Masívne rozšírenie *Codium fragile* na neželané miesta, ako sú ustricové farmy a prístavy, zvýšilo pozornosť vedeckej aj verejnej komunity a viedlo k vzniku mnohých nových štúdií. Vysoká morfológická variabilita a nedostatok molekulárnych údajov, však predstavujú problém pri definovaní a rozoznaní tohto druhu, čo môže viesť k nepresným a neaktuálnym výsledkom týchto publikácií. Komplikácie to predstavuje predovšetkým pri rozlišovaní invazívnych populácií od pôvodných.

Cieľom tejto práce bolo vytvoriť prehľadný súhrn poznatkov o evolúcii, ekológii, rozšírení a diverzite rias rodu *Codium*, so zvláštnym zameraním na *Codium fragile*. Práca sa tiež snaží aktualizovať a objasniť nepresné výsledky predchádzajúcich štúdií, najmä v kontexte identifikácie druhov.

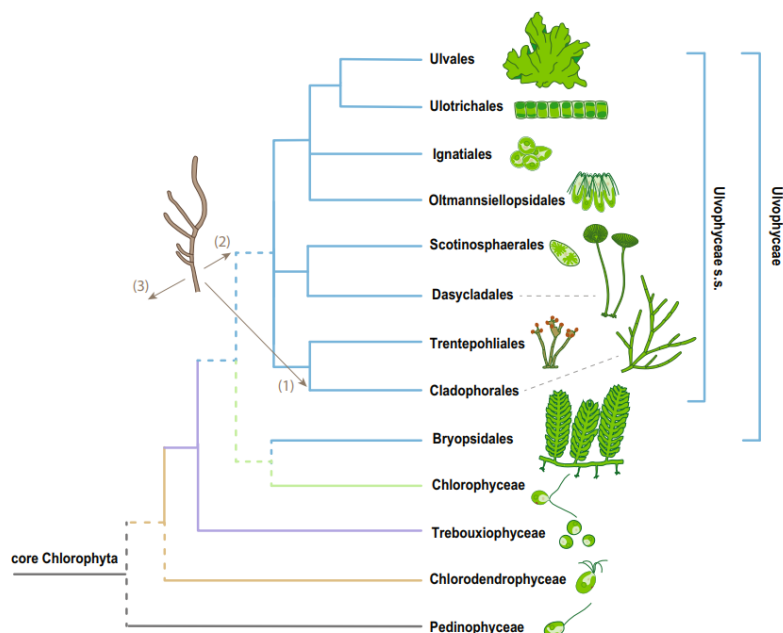
V prvej časti práce sú riasy zaradené do taxonomického systému, morfológicky a anatomicky popísané a vysvetlené z hľadiska fylogeniezy a evolučnej histórie. Nasleduje ekologický popis druhu, vrátane prehľadu jeho rozšírenia. Posledná kapitola sa bližšie venuje druhu *Codium fragile*, jeho taxonomickému kontextu, inváznej povahe a ekologickým aspektom, ktoré úzko súvisia s úspechom jeho šírenia. Záver práce sa zameriava na dopady šírenia riasy a jej invázie a poukazuje na urgentnosť správneho rozoznania invazívnych populácií pre správne predikcie výskytu a možný budúci manažment a prevenciu.

# 1 Čel'ad' Codiaceae v rámci triedy Ulvophyceae a rádu Bryopsidales

## 1.1 Ulvophyceae

Ulvophyceae sú jednou z tried skupiny zelených rias (Chlorophyta). Patria sem prevažne morské makroskopické zelené riasy, no nájdeme tu aj malé množstvo sladkovodných či terestrických organizmov. Zaujímavá je ich veľká cytomorfologická diverzita zahŕňajúca mikroskopické jednobunkové, či mnohobunkové riasy, riasy tvorené sifonokladálnou alebo sifonálnou stielkou s gigantickými bunkami (Guiry a Guiry 2015, Leliaert et al. 2012). Triedu Ulvophyceae definuje rada štrukturálnych charakteristík, ako napríklad CCW (counter-clockwise) rotácia bičíkovvých koreňov proti smeru hodinových ručičiek (okrem rádu Trentepohliales) (Blindow et al. 2014), pričom bičíkové korene formujú za bunkou zväzok, čím ju tlačia dopredu (Minamino et al. 2019). Ďalšími znakmi sú uzavretá mitóza, pri ktorej sa nerozpadá jadrový obal (Boettcher 2013), cytokinéza tzv. zaškrtením („furling“) a absencia fykoplasmu (Blindow et al. 2014). V prípade pohlavného rozmnožovania je typický diplohaplontický izomorfný životný cyklus, v ktorom sa strieda morfoloicky podobné vegetatívne diploidné štádium sporofytu s reprodukčným haploidným štádiom gametofytu (John 1994).

Fylogenetické vzťahy v triede Ulvophyceae sú doteraz nejasné a kvôli nedostatku synapomorfných charakteristík (zdieľaných znakov označujúcich príbuznosť na základe ich výskytu aspoň u dvoch taxónov) je ich monofýlia spochybňovaná. Podľa štúdie z roku 2022, Hou et al. sa považujú Ulvophyceae za parafyletickú skupinu, zahŕňajúcu spoločného predka, ale nie všetkých jeho potomkov. Trieda pozostáva z rádu Bryopsidales tvoriacu sesterskú skupinu s triedou Chlorophyceae a zvyšnej vetvy, tzv. Ulvophyceae *sensu stricto*. (Obrázok 1)



Obrázok 1: *Fylogenetické vzťahy medzi hlavnými líniami v skupine Chlorophyta*

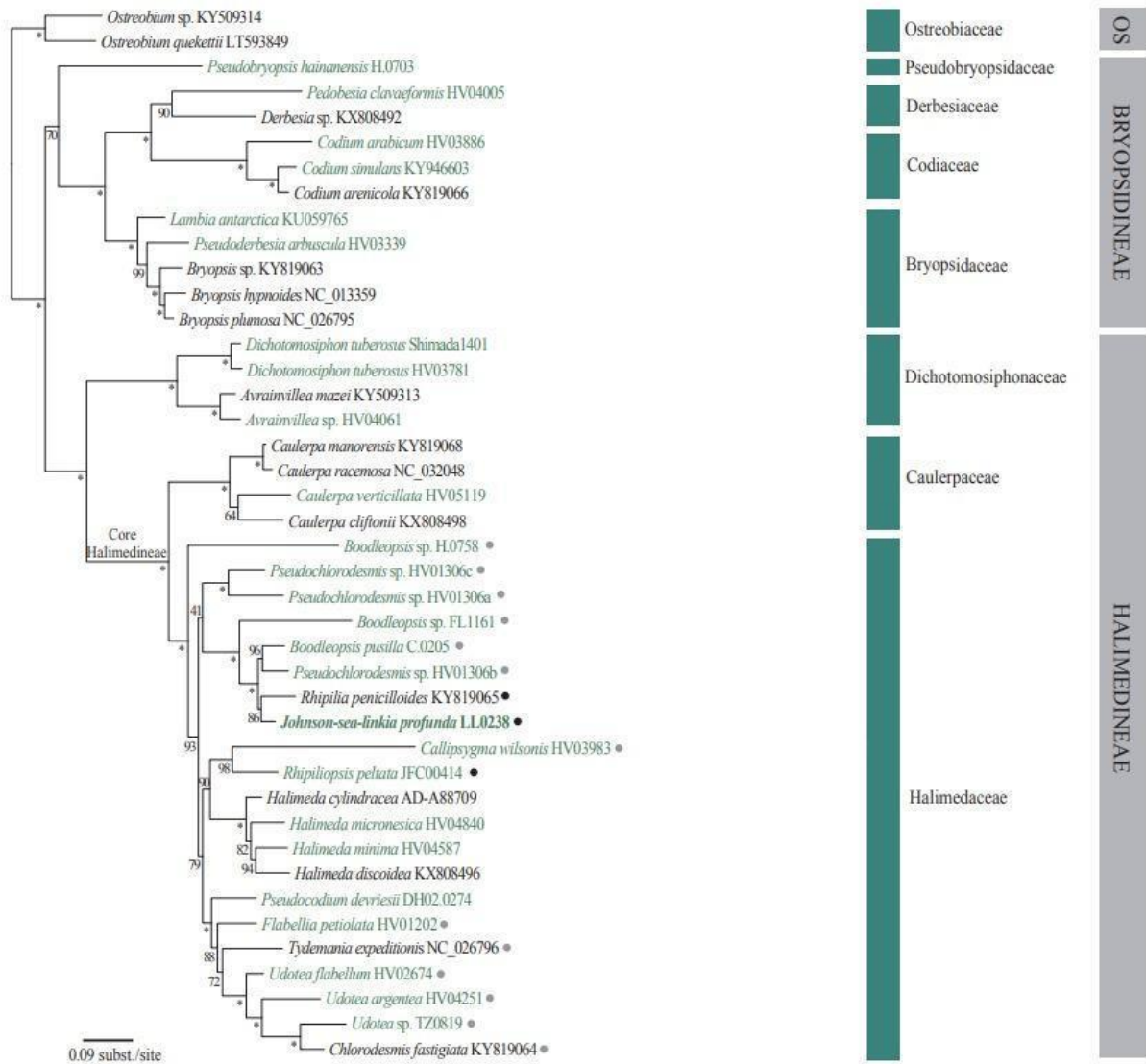
Neisté fylogenetické vzťahy sú označené prerušovanou čiarou. Obrázok hnedého organizmu s tromi šípkami označuje *Proteocladus antiquus*, prekambričnú fosíliu priradovanú k radu Cladophorales, a jej 3 možné interpretácie na uvedenom fylogenetickom strome (Hou et al 2022).

## 1.2 Bryopsidales

Bryopsidales je rozmanitý rad makroskopických rias, najčastejšie sa vyskytujúcich v morskom prostredí. Majú charakteristickú sifonálnu stielku, pričom telo celej rastliny pozostáva z jednej obrovskej rúrkovitej bunky (sifónu), ktorá obsahuje tisíce jadier a chloroplastov (Vroom a Smith 2003). Morfológická variabilita sa prejavuje jednoducho vetvenými sifónmi (*Bryopsis*, *Chlorodesmis*, *Ostreobium*) až po komplexné a diferencované stielky (*Codium*, *Halimeda*, *Udotea*, *Caulerpa*). Okrem bežného chlorofylu *a* a *b*, charakteristických pre zelené riasy, Bryopsidales obsahujú aj doprovodné fotosyntetické pigmenty, sifonoxantín a sifoneín. Ich spoločným znakom je takisto prítomnosť polysacharidov ako mannan, xylan a glukán v bunkovej stene. Druhy s pohlavným rozmnožovaním majú prevažne haplontický cyklus, s dominantnou haploidnou fázou, alebo niekedy diplohaplontický životný cyklus (Blindow et al. 2014).

Fylogenetické analýzy plastidových génov podporujú monofýliu rádu Bryopsidales, zahrňujúceho 3 podrady: Bryopsidineae, Halimedineae a pomerne recentne pridaný podrad *Ostreobineae* (Cremen et al. 2019, Verbruggen 2017) (Obrázok 2). Monofyletický je aj podrad

Bryopsidineae pozostávajúci z čeľadí: Pseudobryopsidaceae, Derbesiaceae, Codiaceae a Bryopsidaceae. Je výhradne morský s homoplastidickou stielkou, obsahujúcou chloroplast bez amyloplastov. Riasy tohto podradu majú neholokarpickú reprodukciu. Produkujú pohyblivé pohlavné bunky (zooidy) iba v určitej časti stielky (Cremen et al. 2019).



Obrázok 2: Klasifikačná schéma radu Bryopsidales s maximálnou pravdepodobnosťou

Klasifikačná schéma znázorňuje rozdelenie radu Bryopsidales na 3 podrady: Ostreobineae, Bryopsidineae a Halimedineae. Novo zaradené druhy sú označené zelenou farbou. Číselné hodnoty pri uzloch a značky za názvami druhov nie sú pre účel tejto práce podstatné (upravené podľa Cremen et al. 2019).

Pôvod Bryopsidales siaha pravdepodobne do Neoproterozoika (obdobie pred cca 571 miliónmi rokov). Oddelenie jeho podradov, Bryopsidineae a Halimedineae, mohlo prebehnúť



v skorom Paleozoiku (pred cca 456 miliónmi rokov). Následná diverzifikáciou do podoby ich súčasných tried mohla nastať už počas druhej polovice Paleozoika (Verbruggen 2008). V súčasnosti má rád Bryopsidales 564 druhov (Guiry a Guiry 2018) rozšírených v morskom prostredí tropických až arktických vôd (Kerswell 2006), s výnimkou jediného druhu (*Dichotomosiphon*) obývajúci sladkovodné prostredie (Cremen et al. 2019).

Ekologicky významné sú predovšetkým druhy, predstavujúce jedny z hlavných primárnych producentov tropických morských pobreží, či druhy prispievajúce k formovaniu koralových útesov, vďaka ich kalcifikovanej stielke (*Halimeda*). Takisto významné sú druhy s masívnym lokálnym premnožením (*Trichosolen*) a druhy s inváznym charakterom, ovplyvňujúce pôvodnú biodiverzitu (*Codium*) (Leliaert 2012, Cremen et al. 2019).

### 1.3 Rod *Codium*

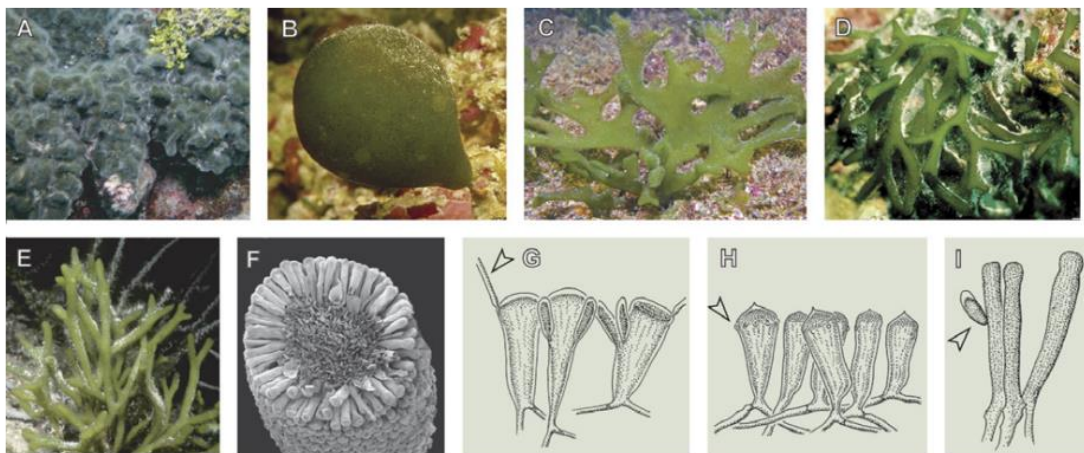
Riasy rodu *Codium* sú s výnimkou polárnych oblastí kosmopolitne rozšírené, makroskopické zelené morské riasy (Verbruggen 2007). Názov *Codium* pochádza z Gréckeho slova *kōidion*, čo v preklade podľa slovníka Merriam-Webster, znamená vlna. V tomto kontexte by sa to dalo preložiť ako koža, či pokrýv tela zvierat'a čo odkazuje na mäkký špongiový výzor stielky (Baweja 2016).

### 1.4 Anatómia a morfológia rodu *Codium*

Stielka rias *Codium* je sifonálna a coenocytická, vznikla ako výsledok viacnásobného jaderného delenia, bez sprievodnej cytokinézy. Je tvorená jedinou rozvetvenou rúrkovitou (tubulárnou) bunkou s veľkým množstvom jadier, ktorá môže dosahovať od 1 cm až po 10 m. Je homoplastidická s diskoidným chlorofylom bez pyrenoidu a bunkovou stenou tvorenou prevažne z mannanu (Guiry a Guiry 2015). Vnútro stielky, bezfarebná medulla, je tvorené prepletanými vetvami nazývanými sifóny. V nej sú zanorené rizoidy, štruktúry funkciu podobné koreňom, ktoré ukotvujú riasu na skalách či mušliach. Okolitá kôra sa skladá z tesne spojených sifónov, vytvárajúcich vďaka, tzv. utrikuly. Tie bývajú zelené, dichotomicky vetvené, rôznych tvarov a veľkostí. Líši sa aj umiestnenie gametangií a chĺpkov, vyrastajúcich z ich bočnej strany (Verbruggen 2007). Môžu mať cylindrický alebo kyjakovitý tvar so zhrubnutým vrcholom, niekedy predĺženým do špičky (mukrón) (viď Obrázok 3).

Druhovú špecifickosť a rozmanitosť týchto znakov môže mať význam pre určovanie a rozlišovanie druhov (Silva 1955). Rod *Codium* je predovšetkým zaujímavý svojou morfológickou variabilitou. Môže vytvárať stielku vankúšovitého tvaru, ktorou sa rozprestiera po skalách a tvrdých povrchoch, alebo stielku sférickú, či takú, ktorá tvarom pripomína prsty.

Môže byť vztýčená, nevetvená alebo vetvená s cylindrickými alebo sploštenými utrikulami (Verbruggen 2007) (Obrázok 3).



Obrázok 3: Morfológická diverzita rodu *Codium*

(A) Vankúšovitá stielka. (B) Sférická stielka. (C) Vztýčená stielka so sploštenými vetvami. (D) Vetvená plazivá stielka. (E) Vztýčená stielka s cylindrickými vetvami. (F) Priečný prierez cylindrickou vetvou znázorňujúci centrálnu medullu, zloženú z poprepletaných sífonov, obkolesenú povrchovou vrstvou utrikúl. (G), (H) Kyjakovité utrikuly s predĺženou špičkou (mukrónom) s jazvou po chĺpku (miesto označené šípkou). (I) Cylindrické utrikuly s gametangiom (podľa Verbruggen 2007).

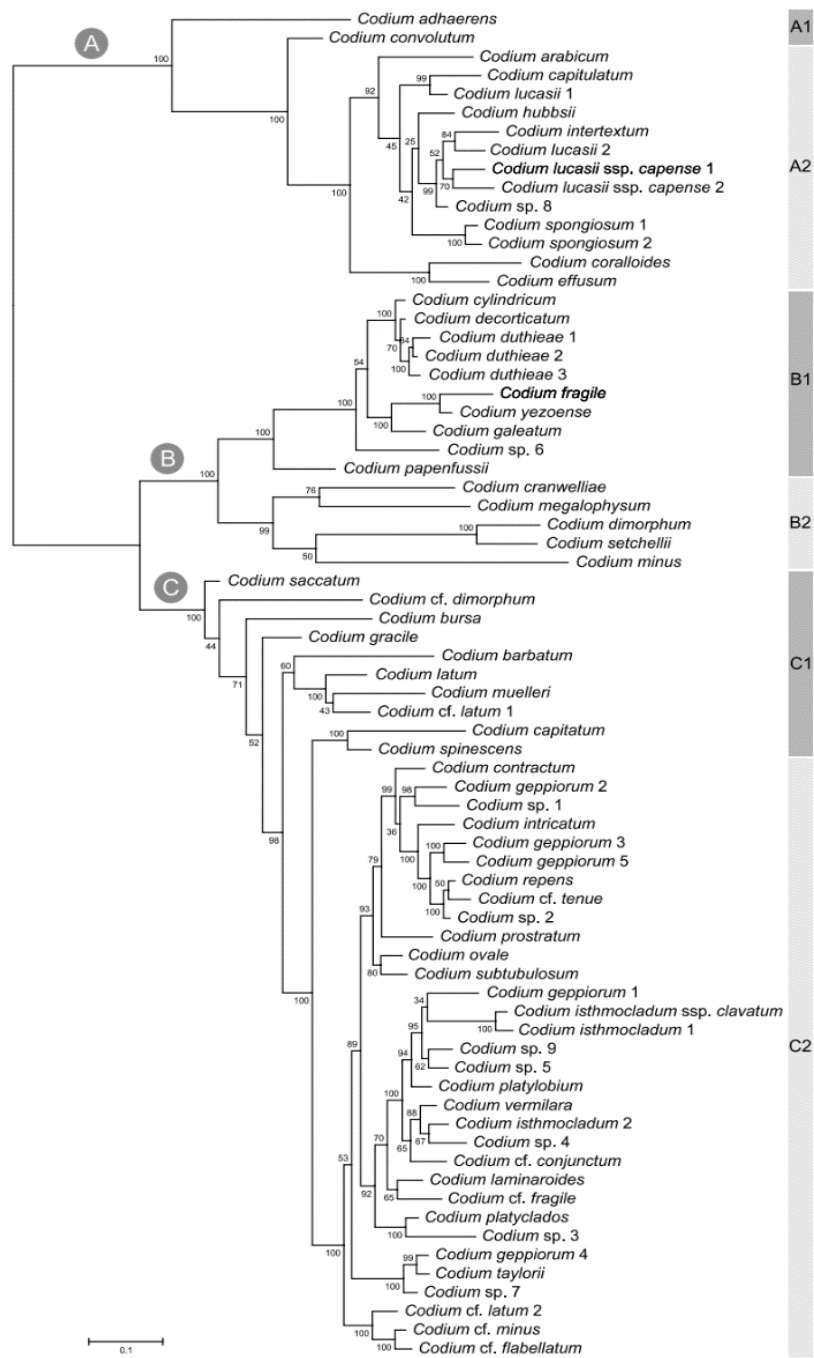
### 1.5 Taxonomická a fylogenetická štruktúra rodu *Codium*

Morské riasy rodu *Codium* patriace do čeľade Codiaceae, rádu Bryopsidales a triedy Ulvophyceae (Chlorophyta) tvoria bohatý rod, pozostávajúci až z 125 dnes rozpoznaných druhov (Oliveira-Carvalho 2012). Na základe charakteristickej mäkkej špongiovej stielky a zhlukov utrikul bol tento rod ustanovený už v roku 1797 J. Stackhousom. Prvé evolučné hypotézy sa začali formovať až v 20. storočí (Smith 1923) a ich základom boli práve morfológické znaky. Následne vznikali prvé fylogenetické hypotézy a prvé pokusy o taxonomické zaradenie, stále však založené hlavne na anatomických štruktúrach (Silva 1955).

Samostatné morfológické analýzy nie sú pre určovanie druhov dostatočne dôveryhodné. Riasy rodu *Codium* majú často medzidruhovo podobné morfológické charakteristiky alebo sa naopak nedostatočne podobajú k ich už identifikovanému druhu. Morfológická identifikácia je totiž do značnej miery ovplyvnená veľkou variabilitou a fenotypovou plasticitou ovplyvňovanou prostredím. Kvôli tejto limitácii je pre bližšie vymedzenie druhových hraníc a ďalšie štúdium fylogénzy dôležitá aplikácia molekulárnych analýz. Tieto molekulárne

prístupy viedli až ku zavedeniu DNA „barcodingu“, ktorý umožňuje na základe krátkeho génového úseku priradiť jedinca k identifikovanému druhu. Osvedčeným molekulárnym markerom pre rozlišovanie druhov v rode *Codium* je exon 1 *rbcL* génu, kódujúci veľkú podjednotku enzýmu *ribulóza-1,5-bisfosfát karboxyláza-oxygenázy* (RuBisCO) (Shimada 2004, Woo a Sook 2015, Oliveira-Carvalho 2012). Ukazuje sa však, že *rbcL* nemusí byť tým ideálnym markerom, nakoľko je možné, že sa vyvíja príliš pomaly na to, aby vedel dobre rozlíšiť nedávno rozvetvené druhy. Vhodnejším markerom pre rozlíšenie druhov by preto mohol byť variabilný a rýchlejšie sa vyvíjajúci *tufA* (plastidový elongačný faktor TU) marker. Pri taxonomických a fylogenetických štúdiách je teda najvhodnejšou metódou kombinácia morfologických a molekulárných analýz, využívajúcich *rbcL* exon 1 a *tufA* ako barcodové markery (Woo a Sook 2015, Oliveira-Carvalho 2012).

Verbruggen 2007 využil túto kombináciu morfologických znakov a molekulárných analýz a zostrojil pre rod *Codium* fylogenetický strom. Výsledný strom predstavuje konsenzus väčšiny pravidiel vyplývajúci z Bayesianovej analýzy z 5 miliónov generácií. Bayesianova analýza je štatistická metóda, zohľadňujúca predchádzajúce znalosti, ktoré aktualizuje pomocou nových dát, čo využíva na odhad evolučných vzťahov medzi organizmami (Bernardo a Smith 2000). Fylogenetický strom má 3 hlavné monofyletické vetvy (Obrázok 4). Vetva A pozostáva z druhov s vankúšovitým typom stielky s úzko zoskupenými utrikulami. Vetva B zahŕňa druhy so sférickou a vetvenou stielkou s hrubými, širokými vetvami a veľkými utrikulami. Vetva C reprezentuje druhy s vankúšovitou aj sférickou stielkou, no prevládajú druhy so stielkou vetvenou, a to ako vztýčenou tak aj plazivou. Vyskytuje sa v nej mnoho variácií medzi cylindrickými, slabšie aj výrazne širokými a sploštenými utrikulami (Verbruggen 2007).

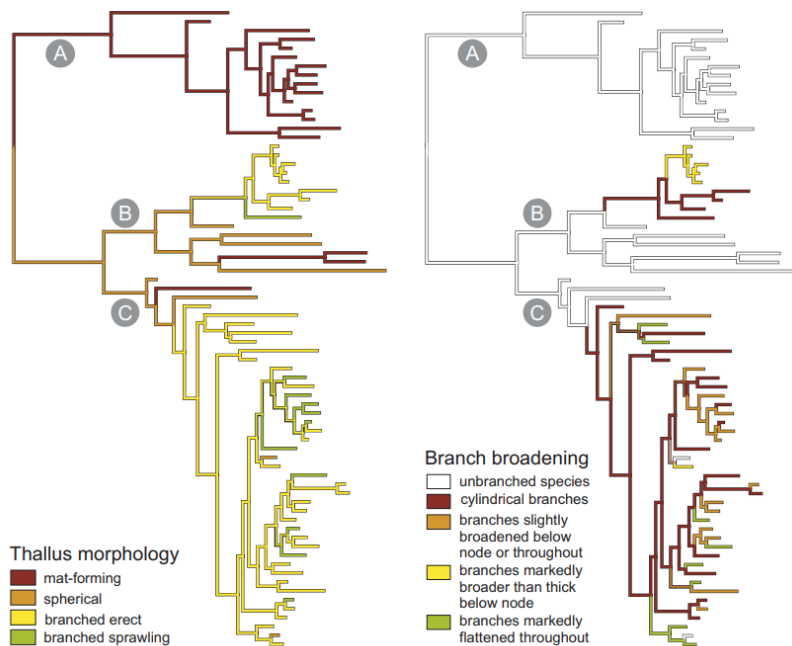


Obrázok 4: Fylogenetický strom druhov z rodu *Codium*, manuálne zakorenený podľa najstaršej vetvy (Verbruggen 2007).

## 1.6 Evolučná história rodu *Codium*

Evolučná história rodu *Codium* začína vznikom zelených rias v rámci línie Archaeplastida (obsahujúcej červené riasy, zelené riasy, vyššie rastliny a Glaucophyta), pred viac ako jednou miliardou rokov, v období Tonianu. V rámci oddelenia Chlorophyta sa rod ďalej vyvinul do makroskopických morských rias s neobyčajnou morfológickou diverzitou a vysokou schopnosťou adaptácie v morskom prostredí (Chai et al. 2022).

Dlhodobé presvedčenie o evolúcii všetkých morfológických foriem z vankúšovitej stielky je spochybnené novou hypotézou (Verbruggen 2007), podporovanou najnovšími molekulárnymi dátami. Tá definuje vankúšovitú, ale aj sférickú stielku ako najstarší a najprimitívnejší morfológický typ. Evolúciu rodu *Codium* charakterizuje len málo významných morfológických zmien. Vetvená stielka sa vyvinula 2-krát nezávisle zo stielky sférickej. Neskôr došlo k dvom nezávislým zvratom, späť na stielku sférickú. Niekoľko krát, nezávisle na sebe, sa zo vztýčenej stielky vyvinula vývojovo najmladšia, plazivá forma. V rámci vetvy C je bežne prítomný základný cylindrický tvar vetiev. Výrazné rozšírené vetvy sa vyvinuli 2-krát a úplne sploštené aspoň 6-krát, v oboch prípadoch to prebehlo nezávisle na sebe. Vysoká variabilita a roztrúsené morfológické variácie, ktoré nám evolúcia morfológie ukazuje, podčiarkujú nespoľahlivosť vymedzovania prirodzených skupín na základe externých morfológických znakov (Verbruggen 2007) (Obrázok 5).

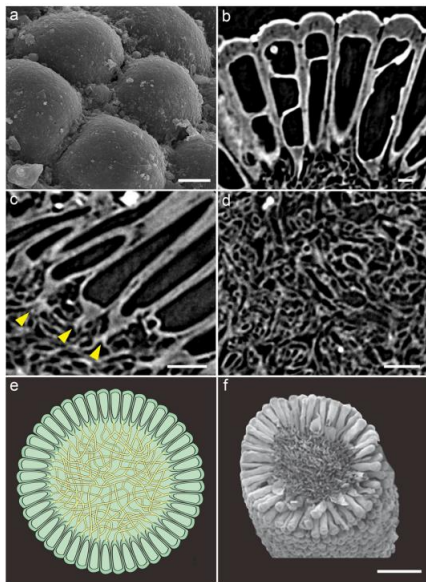


Obrázok 5: Fylogenetický strom zobrazujúci evolúciu morfológických znakov, formy stielky (naľavo) a typu vetiev (napravo).

Fylogenetické stromy s 3 vetvami A, B, C ukazujú evolúciu morfológie a znázorňujú zastúpenie jednotlivých foriem stielky a typu jej vetvenia (Verbruggen 2007).

### 1.6.1 Fosília *Protocodium sinsense*

Pôvod a diverzifikácia rodu *Codium* a príbuzných morských zelených rias z radu Bryopsidales mohli nastať oveľa skôr ako ukazovali molekulárne hodiny, a to už pred kambrickou explóziou v skorom Neoproterozoiku. Dôkazom tejto skutočnosti je nedávno objavený a výnimočne dobre zachovaný fosílny záznam jednobunkovej sférickej a coenocytickej riasy *Protocodium sinsense*. Bol objavený v Južnej Číne, vo fosílny geologickej formácii neskorého Ediakaranu „Dengying formation“, ktorý sa odohrával pred viac ako 541 miliónmi rokov. Príbuznosť s rodom *Codium* sa predpokladá na základe prítomnosti charakteristickej medully, tvorenej prepletanými sifónmi a tesne usporiadanými utrikulami (Obrázok 6).



Jeho menšia veľkosť oproti súčasným druhom by zase mohla naznačovať, že *Protocodium sinense* reprezentuje skoršie evolučné štádium rodu *Codium*. Objav fosílie *Protocodium sinense* nám nielenže poskytuje dobrý kalibračný bod tzv. calibration point, pre stanovenie pôvodu rodu *Codium*, ale takisto nám ponúka pohľad na skorú diverzifikáciu rastlinnej ríše a kompozíciu prekambriových ekosystémov. A poskytuje priestor pre bližšie porozumenie dlhovekosti eukaryotického usporiadania tela (Chai et al. 2022).

Obrázok 6: Anatomia *Protocodia sinense* v porovnaní s moderným *Codium*

(a)Detailný záber povrchu stielky, ukazujúci kontakt utrikul. (b)Tesne zoskupené kyjakovité až cylindrické utrikuly. (c)Vetvenie sifónov na bázy utrikul. (d)Medullárne sifóny. (e)Schématická rekonštrukcia druhu *Protocodium sinense*. (f)Stielka *Codia fragile* ssp. *tomentosoides* (Chai et al. 2022).

## 2 Ekológia rodu *Codium*

Riasy z rodu *Codium* nájdeme v tropických až subarktických vodách s prebytkom alebo naopak nedostatkom živín. Prebývajú na skalnatých pobrežiach, v lagúnach, prílivových a subtidálnych zónach, permanentne zaplavených oblastiach blízko pobrežia (Verbruggen 2007). Habitat má pre rast a reprodukciu rias kritický význam. Dôležitá je teplota vody, pričom k rýchlejšiemu rastu dochádza už pri teplote od 16° do 24°C. Silný vplyv na ekológiu rias majú aj podmienky prostredia ako intenzita vln alebo koncentrácia živín. Ďalším významným faktorom je sezonalita. Pôsobí na morfológiu, reprodukciu, rast a množstvo nutričných hodnôt rias (Ferns a Curnow 1998, Meinita et al. 2022). Rod *Codium* býva na pôvodných lokalitách trvalkou a na introdukovaných lokalitách má zväčša sezónny výskyt. V zime môžu časti stielky odumrieť alebo odtrhnúť sa, často kvôli silnému vlnobitiu. Počas tohto obdobia, býva zvýšená miera fotosyntézy a kyslíkom naplnené útvary odtrhnutých fragmentov sú nadnášané a rozširované prúdmi morskej vody. Na jar a v lete sa z úlomkov vyvíjajú alebo dorastajú nové jedince. Vznik stielok prebieha pučaním z trvalého „holdfastu“, tvrdej siete rhizoidov, ktorou sú riasy pevne prichytené k substrátom a schopné v nich pretrvať 2 až 3 roky. Ďalší rozptyl a rast rias prebieha prostredníctvom vegetatívnych púčikov alebo usadením partenogenetických gamét a zárodkov (García et al. 2018, Drouin et al. 2016, Ding et al. 2022).

Reprodukčný cyklus rias *Codium* zahŕňa formy pohlavného a nepohlavného rozmnožovania. Gaméty sú dvojbičíkaté a anizogamné, morfológicky odlišné. Samčie sú menšie, hnedožlté s menším počtom chloroplastov, samičie väčšie a sfarbené do zelena. Oba typy sa môžu nachádzať na jednej stielke (rastlina je jednodomá) alebo na odlišných stielkach (rastlina je dvojdomá) (Guiry a Guiry 2015). Po syngamii, splynutí jadier pohlavných buniek, vzniká diploidná zygota, ktorá sa ďalej vyvinie do predĺžených vačkov. Tie ďalej iniciujú tvorbu utrikul, produkujúcich sífony, ktoré následne vytvárajú samotnú multiaxálnu stielku (Guiry a 2015).

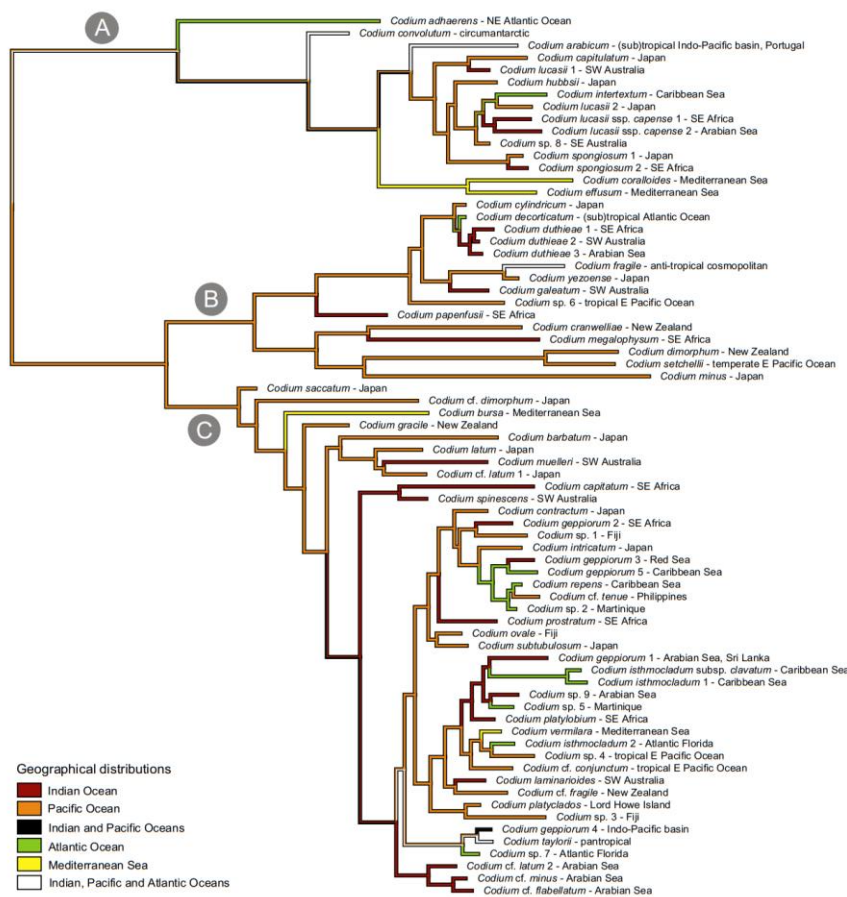
Naše znalosti o reprodukčnom cykle zástupcov rodu *Codium* sú relatívne obmedzené. Príčinou nedostatku štúdií by mohol byť nedostatočný výskyt, či dokonca absencia zrelých stielok samčieho pohlavia. Táto skutočnosť spojená s naopak nadmerným výskytom zrelých samičích stielok, môže posilňovať selekčný tlak smerom k partenogéze, vzniku zygoty z vaječnej bunky bez jej predchádzajúceho oplodnenia. Zaznamenaný je aj prípad hermafroditizmu, napríklad pri druhu *C. isthmocladum*, ktorého stielka nesie na samostatných utrikulách samčie aj samičie gametangia (Prince 2004). Okrem vyššie spomínanej partenogézy, je pre *Codium* typické nepohlavné rozmnožovanie prostredníctvom



fragmentácie alebo oddeľovania modifikovaných nevyvinutých gametangií, ktoré v prípade schopnosti rastu a regenerácie vedú vytvárať nové jedince (Guiry a Guiry 2015).

## 2.1 Rozšírenie

Riasy rodu *Codium* sú, už ako bolo spomenuté, s výnimkou polárnych oblastí celosvetovo rozšírené s najbohatšou biodiverzitou v subtropických regiónoch. Každá z 3 základných vetiev rodu *Codium* zahŕňa riasy z 3 hlavných oceánov (Atlantický, Tichý a Indický oceán). Najväčšia globálna druhová diverzita je v Indopacifiku, pričom od nich odvodené druhy sa nachádzajú v Atlantiku. Tento jav by mohol byť dôsledkom vzniku a diverzifikácií rodu *Codium* v mori Tethys a jeho následné rozšírenie do Atlantického oceánu, ktoré prebehlo viackrát, nezávisle na sebe (Verbruggen 2007) (Obrázok 7).

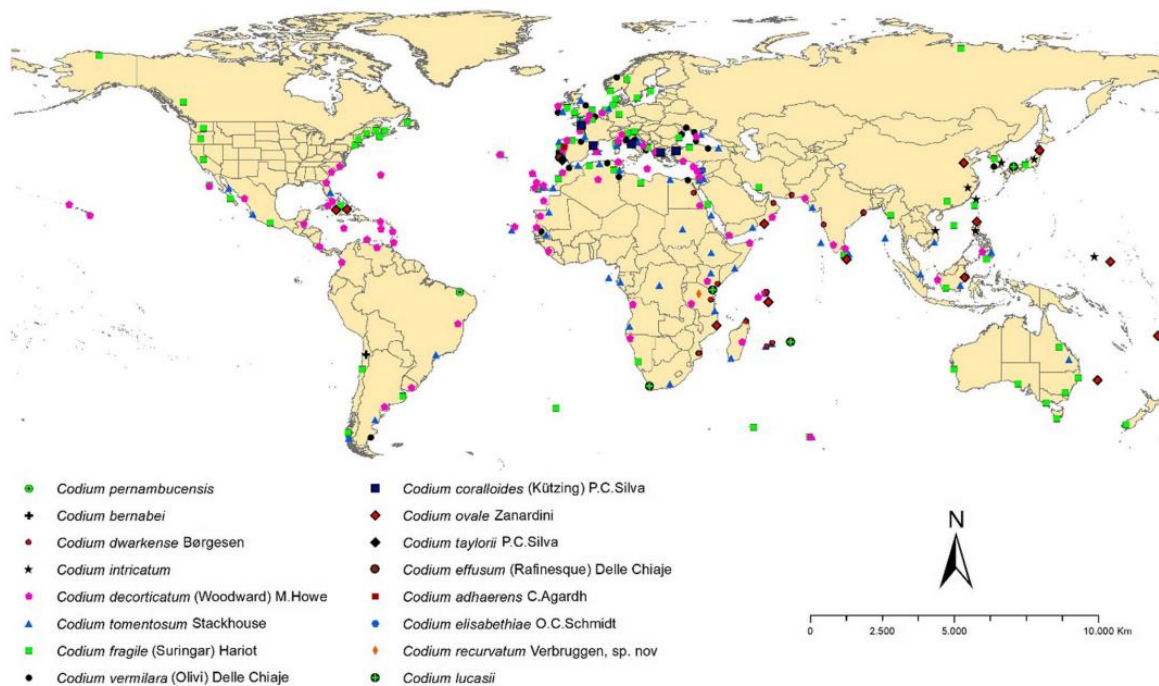


Obrázok 7: Geografická distribúcia zaznamenaná na fylogenetickom strome druhov v rode *Codium* (Verbruggen 2007).

Mnohé druhy zaradené do jednej morfolologickej kategórie obývajú rôzne geograficky vzdialené lokality. Vo všeobecnosti platí, že makroriasy patria medzi jedny z najslabších migrantov v rámci morských organizmov a riasy rodu *Codium* dokonca vykazujú vysokú mieru regionálneho endemizmu. Ak zohľadníme tieto skutočnosti, takáto distribúcia druhov, by



mohla naznačovať ich schopnosť adaptovať sa na regionálne podmienky prostredia. Príkladom sú oblasti Arabského mora, JV Afriky, JZ Austrálie a Japonska. Výskyt podobných druhov v týchto regiónoch môže byť vysvetlený už spomínanou adaptáciou, v tomto prípade konvergentnou evolúciou ako reakciou na podobné selekčné tlaky prostredia. Ďalšia teória hovorí o možnom spoločnom pôvode druhov na pobreží Gondwany, počas obdobia kriedy alebo o ich rozptýlení cez Indický oceán (Oliveira-Carvalho 2012). Biogeografické prepojenie druhov z prvých 3 spomenutých regiónov potvrdzujú okrem dát molekulárnej fylogeny rodu *Codium*, aj molekulárne analýzy príbuzného rodu *Halimeda*. Rod *Halimeda* má totiž dobre zachovaný fosílny záznam, ktorý potvrdzuje jeho pôvod a diverzifikáciu v mori Tethys, nasledovanú rozdelením do druhov Atlantického a Indopacifického oceánu. Biogeografické prepojenie Arabského mora a Japonska však zatiaľ ostáva stále nepotvrdené (Verbruggen 2007, Oliveira-Carvalho 2012) (Obrázok 9).



Obrázok 9: Rozšírenie rodu *Codium* vo svete (Meinita et al.2022).

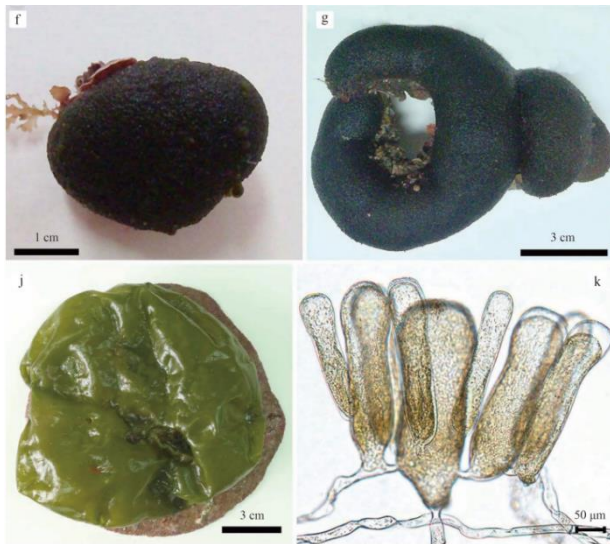
## 2.2 Prehľad druhov

Z veľkého počtu druhov bolo pre účely tejto práce, v súlade so zachovaním prehľadnosti, zohľadnených len niekoľko zástupcov. Snahou bolo predísť vyčerpávajúcemu zoznamu druhov a doplniť bližšie informácie o ich výskyte s cieľom doplniť predstavu o globálnom rozšírení rias rodu *Codium*. Vybrané druhy sú buď typické pre danú lokalitu, morfológicky odlišné od väčšiny, alebo najčastejšie spomínané v literatúre.

Medzi vôbec prvé popísané druhy patrí *Codium tomentosum*. Charakteristický je pravidelným dichotómnym vetvením, sploštenými vetvami a robustnejšou vztýčenou stielkou s cylindrickými utrikulami bez mukrónov. Ide o typový druh rodu, čo znamená, že sa využíva ako referenčný vzor, podľa ktorého sa na základe týchto charakteristických vlastností definujú riasy rodu *Codium*. Bežne sa nachádza v prílivových alebo plytkých subtidálnych zónach. Je to primárne atlantický druh s výskytom v južnej oblasti Britských ostrovov, Francúzska, Španielska a od Portugalska až po Maroko. (Silva 1955, García et al. 2018). *Codium vermilara* má vztýčenú nepravidelne vetvenú stielku s často predĺženými a striktne zaguľatenými utrikulami kyjakovitého tvaru. Bežne sa vyskytuje v Stredozemnom mori a v Atlantickom oceáne. Má podobné lokality výskytu ako *C. tomentosum*, no s výrazne menšou populačnou hustotou (Silva 1955, Muha et al. 2019). *Codium profundum* sa vyskytuje v hlbokých vodách obklopujúcich Bermudské ostrovy v Atlantiku. Je svetlozelenej farby s nepravidelne vetvenými podlhovastými a sploštenými vetvami (Silva a Chacana 2003). Ďalšími druhmi, ktoré majú rozšírenie v Atlantickom oceáne sú *Codium guineense* (Kanárske ostrovy), *Codium elisabethae* (endemit Makaronézie) (Silva a Chacana 2003) a *Codium simulans*, spočiatku mylne identifikovaný ako *Codium isthmocladum* ssp. *clavatum* (Bermudské ostrovy) (Schneider et al. 2020).

*Codium simulans* bol pôvodne známy iba v lokalitách v Tichom oceáne, no jeho výskyt v Atlantiku by mohol byť vysvetlený recentným šírením prostredníctvom medzioceánskej lodnej dopravy (Schneider et al. 2020). V Tichom oceáne, v okolí Japonska, Číny, Vietnamu a Filipín, je rozšírený druh *Codium cylindricum*, ktorý má veľkú vetvenú cylindrickú stielku a dosahuje veľkosť až 10 metrov (Miyadai et al. 2022). V Kórei boli okrem iných, popísané aj druhy *Codium minus*, s charakteristickou zaguľatenou stielkou, ohnutou do slučky či *Codium saccatum*, vytvárajúci zaoblenú plochú stielku s prázdnu dutinou pripomínajúcou vrečko (Woo a Sook 2015) (Obrázok 10).

Indopacifický druh *Codium arabicum* má krustóznú vankúšovitú stielku s nerovnomernou dorzoventrálnou štruktúrou. Žije epilitticky na povrchoch hornín alebo epyfiticky na morských trávach. Prvýkrát bol tento druh popísaný v Červenom mori (Hoffman et al. 2011). Z Červeného mora je v Mediteráne rozšírená aj riasa *Codium parvulum*, ktorá sa masívne premnožila na izraelských pobrežiach. Bola pozorovaná na tvrdých skalnatých, ale aj mäkkých piesočnatých substrátoch a dokonca aj v hĺbkach od 10 – 30 metrov (Israel et al. 2010) (Obrázok 11).



Ďalšími pozorovanými riasami v oblasti východného Stredozemia sú *Codium adhaerens* s vankúšovitou stielkou s úzkymi utrikulami (Hoffman et al. 2008) a *Codium pulvinatum*. *C.pulvinatum* má vankúšovitú, mierne vypuklú hrboľatú stielkou s dlhými úzkymi utrikulami (Hoffman 2017).

Obrázok 10: Morfológia *Codium minus* a *Codium saccatum*

(f) *C. minus*: sférická stielka, formujúca slučku (g); (j) *C. saccatum*: j. vrecková stielka pripevnená na mušle; skosený vrchol utrikulí (k) (Woo a Sook 2015)

### 2.3 Ekologický význam a využitie

Riasy rodu *Codium* sú v poslednom období predmetom mnohých štúdií. Pútajú pozornosť vedeckých kruhov aj verejnosti. Dôvodom je veľká biodiverzita, produkcia bioaktívnych zlúčenín a predovšetkým invazívna povaha niektorých druhov a ich tendencia vytvárať škodlivé masové výskyty. Známym druhom *Codium fragile* spp. *fragile* je kosmopolitne rozšírenou najinvazívnejšou morskou riasou sveta (Nyberg a Wallentinus 2005), čím významne ovplyvňuje pôvodnú biodiverzitu morských ekosystémov (Guiry 2015, Meinita et al. 2022). *C. isthmocladum* kvôli zvýšenej eutrofizácii, prebytku živín vo vodnom prostredí, vytvára na útesoch južnej Kalifornie toxické masové výskyty zahlcujúce morské pobrežia. (Verbruggen 2007). Avšak v ázijských krajinách ako Japonsko, Čína a Kórea sú riasy *Codium* s obľubou konzumované a využívané ako prírodné liečivá, aj pre ich vysoké nutričné hodnoty a vysoký obsah karbohydrátov, proteínov, lipidov a vitamínov. *Codium* má veľký potenciál využitia v medicínskej oblasti, vďaka jeho bioaktívnym a farmakologickým vlastnostiam. Aj napriek

vysokému výskumnému úsiliu, farmaceutický priemysel vyvíja a vyrába len malé množstvo produktov z rias rodu *Codium*. Bioaktívne zlúčeniny, ktoré sú obsiahnuté v týchto zelených riasach sú mimo iných, sulfátové polysacharidy, sulfátové glykoproteíny, siphonaxantín, kantaxantín a tokoferol (vitamín E). Tie sú účinné proti organizmom ako sú baktérie, vírusy a huby. Pôsobia takisto imunostimulačne, antioxidačne, osteo- a neuroprotektívne. Zároveň majú aj protirakovinové, protizápalové a protikoagulačné účinky (Meinita *et al.* 2022).

### 3 Invázna biológia populácií rodu *Codium*

Dramatické šírenie *Codium fragile*, najmä po tom, čo sa objavilo na nežiaducich miestach ako ustricových farmách a prístavoch, viedlo k vzniku množstva štúdií a zvýšeniu záujmu vo vedeckej aj komerčnej oblasti (Trowbridge 1996).

Invázne exotické druhy predstavujú, po deštrukcii habitatu, jednu z najväčších hrozieb, ktorej globálna biodiverzita v súčasnosti čelí. Obzvlášť to platí pre morské ekosystémy, ktorých je denne lodnou dopravou transportovaných až 10 000 druhov, výskyt invázných morských rias tak neustále stúpa (Provan *et al.* 2005, Carlton & Scanlon 1985).

Podľa Vermeij, (1996, s.3) je invázia definovaná ako „*geografické rozšírenie druhu do oblasti, ktorú tento druh doteraz neobýval*“. Vermeij rozlišuje tri štádiá invázie: príchod, usadenie a integráciu. Tieto štádiá sa týkajú málopočetných alebo vzácnych druhov, ale aj druhov, ktoré sa rozšírili rýchlo a stali sa škodcami. Chapman (1999) navrhuje používať termín „invázny druh“ pre druhy, ktoré prekonalí úspešné usadenie, integráciu a majú významný dopad na zloženie komunity vďaka svojej početnosti alebo interakciám s pôvodnými druhmi. Ekologickým dopadom sa odlišuje od nepôvodného druhu (NIS - *non-native species*) definovaného transportom za hranicu jeho pôvodného rozšírenia a etablovania populácie na novej lokalite. Takýto druh nijako významne ekologicky a ekonomicky neovplyvňuje nové prostredie. Inými slovami, nie každý nepôvodný druh sa musí stať druhom inváznym. V prípade neusadenia sa na novej lokalite, ide o druh introdukovaný, ktorý takisto prekračuje hranice svojho pôvodného oblasti (Blackburn 2011).

*Codium fragile* ssp. *fragile* jediným uznaným invazívnym poddruhom *C. fragile*. Poddruhy ssp. *atlanticum*, ssp. *scandinavicum*, ssp. *californicum*, ssp. *novae-zelandiae* a ssp. *tasmanicum* sú klasifikované ako introdukované (Trowbridge 1998, Provan *et al.* 2005, Verbruggen *et al.* 2016).

*C. fragile* ssp. *fragile* je príkladom pseudokryptického invázneho poddruhu, keď introdukované druhy sú morfológicky podobné druhom pôvodným, čo môže spôsobiť neskorú detekciu včasných štádií invázie (Carlton a Scanlon 1985). Správna taxonomická identifikácia invazného poddruhu ssp. *fragile* je preto nevyhnutná na potvrdenie jeho globálneho rozsahu (Provan et al. 2008).

### 3.1 Taxonomické zaradenie druhu *Codium fragile*

Taxonomické zaradenie je kľúčové na rozlíšenie invázných druhov a efektívne monitorovanie ich šírenia. Avšak rozlíšenie poddruhov v rámci druhu *Codium fragile* je komplikované a samotné množstvo štúdií ukazujúcich rozličné charakteristiky vplyvom rôznych environmentálnych podmienok naznačuje jeho silnú plasticitu (Trowbridge, 1998). V poslednej dekáde dochádza k rozporu medzi vytváraním nových variant či poddruhov a zlúčením všetkých do jedného variabilného druhu, čo vedie k nejasným alebo nepresným výsledkom v mnohých štúdiách (Armitage, 2017).

V snahe sledovať inváziu je stále prítomná otázka týkajúca sa statusu poddruhov a toho, koľko z nich je skutočne invázných (Provan et al. 2008). Morfológicky odlišné populácie sa určovali ako poddruhy *Codium fragile* na základe morfológie utrikúl, najmä na štruktúre mukrónov (Silva, 1957). V tomto prípade ale morfológické charakteristiky jednotlivých poddruhov korelujú s ekologickými podmienkami ich výskytu, dokonca sa niekedy líšia medzi jedincami. Zmeny v morfológii, ktoré závisia od ekologických podmienok, veku a metódy uchovávanía, komplikujú presné definovanie. Rozlíšenie poddruhov môže byť preto nedostatočné (Verbruggen et al., 2016). Pozitívnym krokom v ďalšom zdokonaľovaní taxonomickej klasifikácie je zostavenie vôbec prvého kompletného záznamu genómu chloroplastu *C. fragile* (Han et al. 2020).

Databázy rias AlgaBase uvádza, že taxonomická klasifikácia rias je neustále sa vyvíjajúca, pričom sú akceptované rôzne názvy druhov, poddruhov, variácií a foriem. Súčasne obsahuje aj množstvo synonymických názvov a názvov s nejasným statusom. Druh *Codium fragile* má v súčasnosti 10 akceptovaných poddruhov, pričom poddruh ssp. *fragile* označuje ako jeho synonymum (Guiry a Guiry 2011). Tri poddruhy boli rozoznané kombináciou morfológických a molekulárnych znakov: ssp. *atlanticum* (A.D. Cotton) P.C. Silva, 1955; ssp. *novae-zelandiae* (J. Agardh) P.C. Silva, 1956 a ssp. *tasmanicum* (J. Agardh) P.C. Silva, 1956 (Provan et al. 2008). Šesť nedávno popísaných druhov bolo uznaných na základe genetickej analýzy, no bez morfometrických popisov : ssp. *bonaespei* Maggs, 2007; ssp. *chinensis* Maggs,

2007; ssp. *californicum* (J. Agardh) Maggs a J. Kelly, 2007; ssp. *maclovianum* Maggs, 2007; ssp. *mexicana* Maggs, 2007; ssp. *papenfussii* Maggs, 2007 (Armitage et al. 2017). Postavenie oddruhom ssp. *scandinavicum* P.C. Silva, 1957. Jeho zaradenie je ale neisté, nakoľko by malo ísť o fenotyp geneticky odlišnej populácie ssp. *fragile* (v minulosti ssp. *tomentosoides*) (Provan et al. 2008).

Alternatívnym taxonomickým rozdelením je zatiaľ oficiálne neformálna Verburggenova (2016) genetická analýza, ktorá rozdeľuje *C. fragile* na dve vetvy, a to „*fragile* vetvu“ a „pôvodnú vetvu“. Poddruhy by boli teda rozdelené medzi vetvu *fragile*, pozostávajúcu zo ssp. *fragile*, združujúcu haplotypy *tomentosoides*, *capense*, *scandinavicum*, a vetvu pôvodných poddruhov zahrňujúcu ssp. *novae-zelandiae*, ssp. *mexicanum*, ssp. *bonnespei* a ssp. *tasmanicum* (Verburggen, 2016).

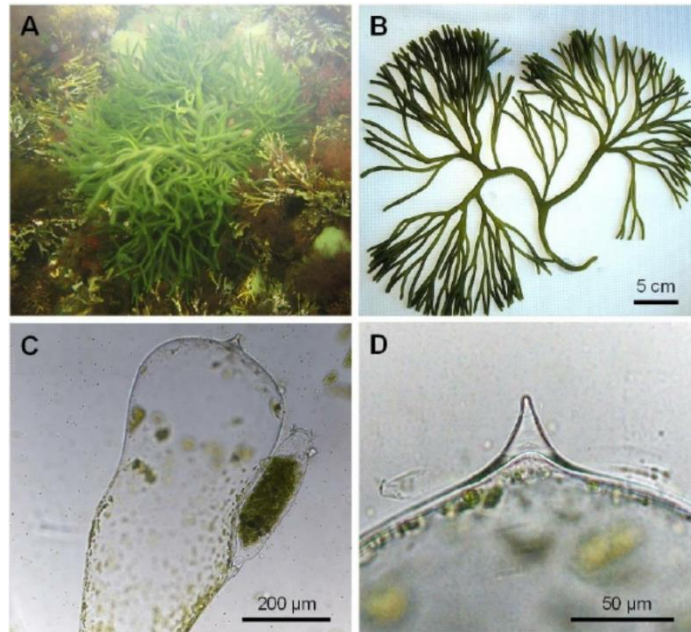
Štúdium genetickej variability bez nutnosti striktne dodržiavať taxonomické pravidlá poddruhov umožňuje využívanie haplotypov. Ide o kombináciu geneticky zdedených znakov na chromozóme jedného organizmu, ktorá umožňuje sledovanie genetickej variácie medzi populáciami a rekonštrukciu biogeografickej histórie (Provan et al. 2008). Haplotypy sú pomenované buď podľa pôvodného poddruhu, z ktorého boli sekvenované, napr. ssp. *atlanticum*, alebo podľa miesta nálezu, napríklad vzorky z Nového Zélandu sú pomenované ssp. *novae-zelandiae* (Provan et al. 2008, Verbruggen et al. 2016). V rôznych geografických oblastiach boli identifikované rôzne haplotypy *C. fragile*, ktoré sú dnes väčšinou zhodné s uznávanými poddruhmi (Provan et al. 2008).

### 3.2 *Codium fragile* (Suringar)

Najvýznamnejším a najdôležitejším druhom je riasa *Codium fragile*. Dichotomicky vetvená riasa s typickou prítomnosťou mukrónu na vrcholoch utrikúl. Známy pod mnohými menami odkazujúcimi na jeho vzhľad: „*dead-Man's Fingers*“ (prsty mŕtveho muža), „*sponge Weed*“ (špongiová tráva). Niekedy kvôli nadnášavým vzduchom naplneným vetvám prerastá a unáša ustrice, dostal preto aj pomenovanie „*oyster thief*“ (zlodej ustríc) (Trowbridge 1996).

Dorastá do veľkosti pol až jedného metra. Prepletené cylindrické utrikuly vyrastajú z nepravidelne tvarovaného holdfastu. Sú hrubé, vidlicovito vetvené, s priemerom 3 – 10 mm (Trowbridge 1998) a na vrchole predĺžené do mukrónu (Silva 1995, Trowbridge 1996). Ich tvar je v rámci druhu veľmi variabilný od oblého zakončenia (ssp. *novae-zelandiae*) až po ostro zašpicatený (haplotyp ssp. *tomentosoides*) (Verbruggen et al. 2016). Staršie vetvy sú tmavozelenej farby, zatiaľ čo ich vrcholy spolu s mladšími vetvami majú svetlo zelené odtiene.

Pokrývajú ich husto usporiadané krátke vlásky, ktoré okrem toho, že dodávajú riase klzkú textúru, zvyšujú absorpciu živín (García et al. 2018).



Obrázok 11: *Codium fragile ssp. fragile*

A) Riasa prichytená na morskem dne. (B) Ukážka dichotomického vetvenia stielky. (C) Utrikula s gamentangiom a mukrónom. (D) Detailný záber na špičatý mukrón. Autori fotografií: P. Sargent (A), T. Wells (B), a K. Matheson (C and D).

Typickým prostredím *C. fragile* sú skalnaté pobrežia prílivových a plytkých subtidálnych zón. Nakoľko je bentická, sú pre ňu dôležité substráty z prostredia morského dna, vhodné na zachytenie. Nemusí ísť nevyhnutne o skaly či o abiotické zložky, naopak, *C. fragile* nemá žiadny preferovaný substrát. Často sa ním dokonca stávajú rôzne ulity, ustrice, hrebenatky, ale aj umelé objekty ako gumené pneumatiky, bójky a plastový odpad znečisťujúci oceán (Ferns a Curnow 1998). Dokáže sa zachytiť a kolonizovať takmer každý objekt, ktorý jej príde do cesty, od kusov naplaveného dreva až po morské hrádze, móla, doky či plavidlá (Trowbridge 1998).

### 3.3 Ekológia a invázny charakter

S vysokým úspechom šírenia rias *C. fragile* vo vysokej miere koreluje ekológia druhu. Je schopné adaptovať sa na široké spektrum environmentálnych podmienok a disponuje širokou fyziologickou toleranciou voči vysokým teplotám, suchu a žiareniu (Watanabe et al. 2009, García et al. 2018). Vplýva naň slabý predačný tlak. Je potravou pre iba 2 rody miazgu sajúcich



morských slimákov (rod *Elysia* a *Placida*), ktoré sa nachádzajú takmer po celom geografickom rozsahu okrem Británie, kde *C. fragile* nemá žiadneho predátora (Malinowski a Ramus 1973, Trowbridge 1995).

Reprodukcia rias *C. fragile* a predovšetkým nepohlavné rozmnožovanie, partenogenéza a šírenie vegetatívnymi časťami stielok jednoznačne zvyhodňuje ich disperzný potenciál a dosiahnutie nových území. Partenogenetické pohyblivé gaméty, tzv. „swimmers“, sa bez nutnosti oplodnenia vyvíjajú do nových vláknitých stielok a prispievajú k rýchlemu šíreniu druhu. (Verbruggen et al. 2007). Šance na rozptyl gamét takisto zvyšuje slizový kanál v gametangiách. Ten vytvorí slizový obal, v ktorom sú gaméty vypúšťané a roznášané počas prílivu a odlivu ďalej od materskej rastliny (Ding et al. 2022). Zatiaľ čo šírenie prostredníctvom gamét funguje hlavne na lokálnej úrovni, fragmenty a nepohlavne štruktúry stielok sa viac uplatňujú pri šírení na väčšie vzdialenosti (Verbruggen et al. 2007).

Medzi rastlinami rozlišujeme dve hlavné rastové stratégie: *guerilla* a *phalanx*. Stratégia *guerilla* je charakterizovaná rýchlym a agresívnym rastom s produkciou množstva výhonkov, čo ponúka organizmu flexibilitu a schopnosť rýchleho šírenia. Stratégia *phalanx* zahŕňa pomalší rast a vytváranie hustých a stabilných kolónií, pre pôvodné riasy konkurenčne výhodné (Cheplick 1997). *C. fragile*, podobne ako iné makroriasy, využíva obe rastové stratégie. Pri environmentálnom strese sa často prepína z *phalanx* na *guerilla* stratégiu, ktorá je kľúčová na počiatku kolonizácie nových povrchov. (González et al. 2014). Gaméty vyklíčia už po 24 hodinách od ich uvoľnenia a dávajú vznik novému vláknitému útvaru, z ktorého sa vyvinie juvenilná stielka (Trowbridge 1996).

Sezónnosť *C. fragile* v kontexte jeho šírenia závisí na rôznych faktoroch, vrátane geografickej polohy, miestnych podmienok a dostupnosti živín. Má tendenciu rásť, s vyššou rýchlosťou počas teplejších mesiacov, typicky od jari do jesene, kedy sú teploty vody vyššie, čo vedie k výraznému nárastu biomasy a šíreniu (Trowbridge, 1998, Ferns a Curnow 1998). Uvoľňovanie rozmnožovacích štruktúr takisto prebieha v letných mesiacoch (Silva 1955). *C. fragile* môže byť obmedzený dostupnosťou živín, ako je dusík, počas rôznych období roka. Zvýšené koncentrácie živín a dusíku počas jarých a letných mesiacov môžu preto podporiť jeho rast a šírenie (Meinita et al. 2022).



### 3.4 Dopady invázie

Invázne riasy z rodu *Codium* spôsobujú mnoho ekologických zmien ako ovplyvňovanie nových habitatov, kompozície fauny, kompetíciu s pôvodnými druhmi. Takisto prispievajú k eutrofizácii vôd a svojim šírením nepriaznivo pôsobia na biodiverzitu a fungovanie mnohých pobrežných ekosystémov (Meinita et al. 2022).

Nie všetky introdukcie nastane vytlačenie pôvodnej populácie novým druhom. Príkladom je epyfitický rast *C. fragile* na podzemkoch vodnej byliny *Zostera marina* v oblasti Magdalénskych ostrovoch, východnej Kanady. Druhy rodu *Zostera* vytvárajú ekosystémy podmorských porastov tráv s nerovnomernou distribúciou. Takouto mozaikou poskytujú medzery v habitate, ktoré vie *C. fragile* ľahko osídliť. Na druhú stranu, *Zostera* reguluje riasu zakrývaním listov alebo zapríčinením sedimentácie, čím reguluje jej rozšírenie. Heterogenita habitatu podporuje inváziu, no jej úspech do značnej miery závisí na podmienkach prostredia a preto môže fluktuovať v čase (Drouin et al. 2016). Ak populácia ešte kompletne nevytlačila tú pôvodnú, bude medzi nimi prebiehať kompetícia. Interšpecifická kompetícia medzi druhmi *C. fragile* s pôvodnými *C. vermilara* a *C. tomentosum* na severe Španielska (García et al. 2018) alebo intrašpecifická kompetícia medzi poddruhmi ssp. *fragile* a pôvodným ssp. *novae-zelandie* na Novom Zélande (Armitage et al 2017).

Negatívne ekonomické dopady zahŕňajú komerčný dopad na ložiská mušlí, znečistenie prístavov a pláží a zanášanie patogénov do biotopov. Z hľadiska ekonomických a estetických aspektov, ktoré negatívne ovplyvňujú ľudské aktivity, je ssp. *fragile* považovaný za škodlivý druh (Trowbridge 1998).

## 4 Rozšírenie

### 4.1 História invázie

*C. fragile* pochádza z morských vôd obmývajúcich Japonsko (Silva, 1955). Jeho prvé záznamy v Európe, pochádzajúce z oblasti severného Írska, boli v roku 1845 zle identifikované ako *Codium ssp. tomentosum*. Z tohto dôvodu bol ako invázny druh zaznamenaný až v roku 1900 na brehoch Holandska (Provan et al. 2008).

#### *Atlantik*

Rozšírenie do Severného mora na pobrežie Dánska a Nemecka nasledovalo v roku 1938 a v tom istom roku sa objavilo aj vo Švédsku. V Nórsku sa prvýkrát vyskytlo v roku 1952 (Silva

1957). Od roku 1939 sa riasa začala šíriť okolo Britských ostrovov, najprv na juhu Anglicka a v roku 1950 sa dostala do Írska (Trowbridge 1998). V roku 1946 bol zaznamenaný jej výskyt na pobreží Francúzska (Silva 1956), a v 50. rokoch 20. storočia sa rozšírila do Stredozemného mora (Trowbridge 1998). Presný vektor transportu do Európy nie je známy. Avšak, rozšírenie po Európe bolo pravdepodobne spôsobené transportom lodí prepravujúcich ustrice, ktoré ním boli porastené (Carlton a Scanlon 1985).

### *Pacifik*

Prvý záznam v Severnej Amerike pochádza z Long Island Sound z roku 1957 (Carlton a Scanlon, 1985). *C. fragile* sa rozšírilo do San Francisco Bay, USA v 70. rokoch (Goff 1992) a na Nový Zéland v roku 1973 (Dromgoole 1975). Transport do Severnej Ameriky mohol byť uľahčený použitím rastlín ako obalového materiálu v marikultúre (chov a pestovanie morských organizmov) a jednotlivcami prichytenými na rybárskych sieťach (Carlton a Scanlon 1985).

Šírenie *C. fragile* z pôvodného Japonska do Európy, do Stredozemného mora v r. 1950 a oblasti severného Atlantiku v r. 1957 sa neodohralo jedinou introdukciou a následným rozšírením, ale prebehlo v 2 hlavných prúdoch. Genetická detekcia 2 haplotypov ukazuje, že populácia tejto riasy sa do Stredozemia dostala iným spôsobom ako z pôvodných populácií zo severu Atlantiku. Označované ako Haplotyp 2 sa tieto riasy šíria výlučne partenogenezou a sú rozšírené v mediteránnych oblastiach Francúzska, Slovinska a Jadranského mora, ale aj v Južnej Amerike, Austrálii a na Novom Zélande (Provan et al. 2005, Provan et al. 2008). Oproti tomu, populácie označované ako Haplotyp 1 sa šíria pohlavne a boli nájdené v severnom Atlantiku, v okolí pobreží severnej Európy a Chile (Provan et al. 2004).

## **4.2 Súčasnú rozšírenie**

*Codium fragile* ssp. *fragile* je najznámejší a najrozšírenejší invázny poddruh *C. fragile*. V Európe sú jeho populácie často označované ako *C. fragile* ssp. *tomentosoides* (Silva 1955). Genetické štúdie však ukázali, že ssp. *tomentosoides* je takmer geneticky identické s *C. fragile* ssp. *fragile* a preto bol oficiálne uznaný ako totožný poddruh (Provan et al. 2008; Verbruggen et al. 2016). Celosvetovo je rozšírený od Jadranského mora (Gallardo et al. 1993), Britských ostrovov (Brodie et al. 2007), Škandinávie (Armitage et al. 2016), cez oblasť Mediteránu (Gallardo et al. 1993), Azory (Neto 1994), západ USA (Silva 1979), východ USA (Schneider a Searles 1991), Kanadu (Kusakina et al. 2006), sever Afriky (Gallardo et al. 1993), Stredný

východ (Taskin et al. 2008), Čínu (Ding et al. 2022) až po Austráliu a Nový Zéland (Armitage et al. 2017).

Okrem *ssp.fragile* sú na severnej pologuli rozšírené napríklad poddruhy *ssp. atlanticum* v Británii (Silva 1955), *ssp. scandinavicum* v oblasti Škandinávie (Silva 1957) a *spp.mexicanum* z Mexika (Brodie et al. 2007). Geografické poddruhy južnej pologule sú okrem iných aj *ssp. novae-zelandiae* z Nového Zélandu (Armitage et al. 2017) a *ssp. tasmanicum* z Tasmánie (Campbell 1999).



Obrázok 12: Mapa súčasného výskytu druhu *C. fragile*

#### 4.3.1 Rozšírenie v Mediteráne

Začiatkom 21. storočia bola pozorovaná invázia niekoľkých druhov rodu *Codium* do oblasti Stredozemného mora, konkrétne na severné pobrežia Izraela (*C. pluvinatum*, *C. arabicum* a *C. parvulum* a *C.taylorii*). Hypotéza, ktorá by vysvetľovala tento invázy fenomén rias, hovorí o ich rozšírení z Červeného mora do východného Mediteránu. Konkrétne na pobrežia Levantského mora, v oblasti severného Izraela, prostredníctvom Suezského prielavu, a to tzv. Lessepsovskou migráciou. Jednosmerná migrácia rias by mohla byť spôsobená faktom, že vlastnosti Stredozemného mora pripomínajú more tropické, a teda aj prostredie Červeného mora. Faktory prostredia Mediteránu spolu so stúpajúcou teplotou povrchovej morskej vody v Levantskom mori teda uľahčujú osídľovanie invázy druhov (Hoffman et al.2017).

Práve touto migráciou sa do Tel Aviv rozšírila riasa *C. pluvinatum*, popísaná v roku 2014 v Tel Avive. Má výskyt Arabskom mori, na juhu Ománu a v Stredozemnom mori v Izraeli. Má vypuklý, hrboľatý, guľatý tvar stielky s takmer plochými alebo zaoblenými utrikulami,

veľmi podobným *Codium minus* a *Codium ovale*. Tento druh rastie a fragmentuje sa najmä v lete a vyskytuje sa v zatienených a subtidálnych habitatoch (Hoffman et al. 2017).

Rozpoznanie invázie recentne sa šíriacich nových druhov rodu *Codium* bolo možné vďaka vyplaveniu obrovskej biomasy rias. Prvé driftové javy boli zachytené po roku 2004 s dvoma hlavnými udalosťami v rokoch 2007 a 2008. (Obrázok 13) Sú spojené s rozpadom a vyplavením rias na pláži, ich usadeným na nových miestach s dopadom na rekreačné a rybárske aktivity, a narušenie miestnych ekosystémov (Israel et al. 2010).

Takto zaznamenaný bol v roku 2008 druh *C. arabicum* rozšírený z Indo-Pacifiku kedy sa nasledujúci rok stal dominantnou v Izraelskom zálive Haifa. Vyskytuje sa aj na Novom Zélande, Kórei a Japonsku. Kvôli jeho absencii južne od zálivu, pravdepodobnejšie je zavlečenie riasy vodnou dopravou ako jeho invázia cez Suezský prieplav. Je to tmavozelená riasa s vankúšovitou stielkou a zaoblenými

utrikulami, s výskytom pod okrajmi skál alebo na vertikálnych stenách v subtidálnych zónach. Ich ďalšie šírenie môže byť podporené zvýšenou odolnosťou voči znečisteniu, ktorá je typická pre riasy rastúce v prístavoch (Hoffman et al. 2011, 2008). *Codium parvulum* bol detegovaný už po masívnych premnoženiach na izraelských pobrežiach v roku 2004. Aj keď mohol byť prítomný vo východnom Stredomorí, mohol byť prehliadnutý kvôli nedostatku štúdií a molekulárnych identifikácií. Predpokladá sa však, že je to tiež nedávno zavedený druh z Červeného mora cez Suezský prieplav, ktorý sa pripieňuje k mäkkým aj skalnatým dnom v osvetlených zónach infralitorálu.



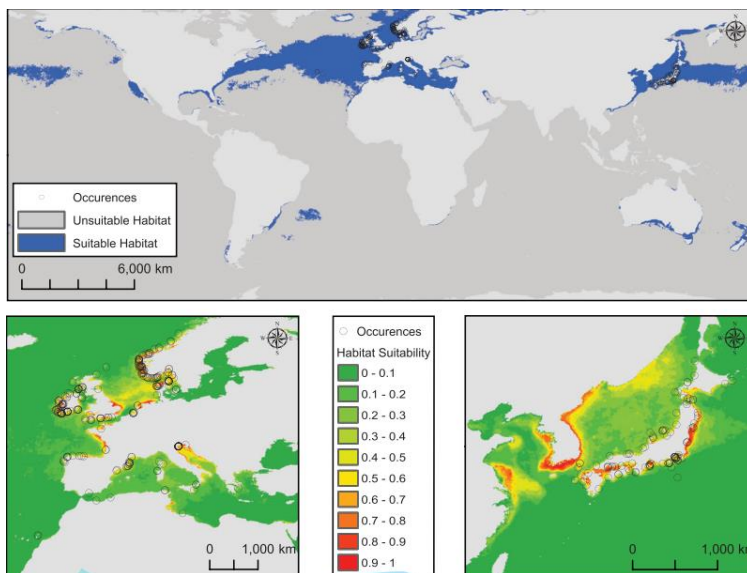
Obrázok 13: *C. parvulum* na brehoch Izraela

(1)Haifský záliv, november 2007. (autor fotografie S. Shmulik)

(2)Obec Atlit, február 2008 (Israel et al. 2010).

## 5 Predikcia a manažment

Modelovanie rozšírenia druhov (SDM - *Species Distribution Modeling*) je veľmi užitočné pre pochopenie a manažment invázných druhov, ako je *Codium fragile*. Na základe environmentálnych faktorov, ako sú teplota morskej hladiny, svetelný rozptyl a koncentrácia fosfátov predpovedá pravdepodobný výskyt druhov a identifikuje nové oblasti distribúcie. V kontexte klimatických zmien a rastúcimi teplotami oceánov sa vďaka prispôbeniu vyšším teplotám očakáva šírenie *C. fragile* západným smerom, čo môže ovplyvniť šírenie ďalších invázných druhov, ako je *Undaria pinnatifida*. SDM dokáže predvídať takéto šírenie, čo je kľúčové pre efektívne riadenie invázných populácií a ochranu morských ekosystémov (Tiberghien et al. 2011, Muha et al. 2019).



Obr.12 : Odhadovaný model rozšírenia *C.fragile*

Využíva údaje rozšírenia druhu z pôvodného areálu v Japonsku a invázných oblastí v Európe. Teplejšie farby zobrazujú oblasti s priaznivejšími podmienkami pre tento druh, zatiaľ čo čierne kruhy označujú miesta výskytu použité pri vytváraní modelov (Tiberghien et al. 2011)

## 6 Záver:

Zatiaľ čo väčšina výskumov sa sústreďí na invázie terestrických druhov, je rovnako dôležité venovať pozornosť inváziám v morskom prostredí, predovšetkým morských rias, ktoré majú zásadný vplyv na ekosystémy a biodiverzitu. Zelené riasy rodu *Codium* sú primárnymi producentmi s bioaktívnymi zlúčeninami s potenciálnym využitím vo farmaceutickom priemysle no zároveň invazívnymi morskými škodcami s obrovskými dopadmi na pôvodné spoločenstvá a biodiverzitu. Druh *Codium fragile* je jedným z najúspešnejších kolonizátorov svetových oceánov s obrovskou fenotypovou plasticitou, ktorá komplikuje rozpoznávanie jeho populácií od pôvodných spoločenstiev. Pre správne vymedzenie druhu a pochopenie, prečo je jeho šírenie tak úspešné, je dôležité poznať jeho fylogézu, morfológiu a ekológiu. V tejto bakalárskej práci som sa pokúsila prehľadne zhrnúť a zvýrazniť tieto doterajšie podstatné alebo zaujímavé poznatky s uplatnením súčasných a aktuálnych informácií. Základ týchto znalostí je v praxi kritický pre manažment šírenia rias *C. fragile* a zvyšuje šance na preventívne opatrenia, zníženie dopadov a ochranu morských ekosystémov.

## Zoznam použitej literatúry:

1. Armitage, C. S., & Sjøtun, K. (2016). *Codium fragile* in Norway: subspecies identity and morphology. *Botanica Marina*, 59(6). doi:10.1515/bot-2016-0095
2. Armitage, P. R., Nelson, W. A., & Sutherland, J. E. (2017). Mismatch of morphological and molecular identifications in native and invasive subspecies of *Codium fragile* (Bryopsidophyceae, Chlorophyta). *Journal of Phycology*, 53(1), 218–229. doi:10.1111/jpy.12494
3. Baweja, P., Kumar, S., Sahoo, D., & Levine, I. (2016). Biology of Seaweeds. *Seaweed in Health and Disease Prevention*, 41–106. doi:10.1016/b978-0-12-802772-1.00003-8
4. Bernardo, J. M., & Smith, A. F. M. (2000). *Bayesian Theory*. Wiley. ISBN 0-471-92416-4
5. Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7), 333–339. doi:10.1016/j.tree.2011.03.023
6. Blindow, I., Cox, E., De Clerk, O., De Reviers, B., Hofbauer, W., Kawai, H., Leliaert, F., Lopez-Bautista, J., Nakayama, T., Neustupa, J., Rousseau, F., Schudack, M., & Silberfeld, T. (2014). *Engler's syllabus of plant families, part 2/1: Photoautotrophic eukaryotic Algae: Glaucocystophyta, Cryptophyta, Dinophyta/Dinzoa, Haptophyta, Heterokontophyta/Ochrophyta, Chlorarachniophyta/Cercozoa, Euglenophyta/Euglenozoa, Chlorophyta, Streptophyta* p.p. 13th ed. Stuttgart: Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung.
7. Boettcher, B., & Barral, Y. (2013). The cell biology of open and closed mitosis. *Nucleus*, 4(3), 160–165. doi:10.4161/nucl.24676
8. Bold, H. C., & Wynne, M. J. (1978). *Introduction to the algae: Structure and reproduction*. Prentice-Hall.
9. Brodie, J., Andersen, R. A., & Kawachi, M. (2007). Molecular identification of *Codium fragile* in the British Isles. *Phycologia*, 46(3), 200-210. [https://doi.org/10.2216/0031-8884\(2007\)46\[200:MIOSCF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2216/0031-8884(2007)46[200:MIOSCF]2.0.CO;2)

10. Campbell, S. J. (1999). Occurrence of *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* (Chlorophyta: Bryopsidales) in marine embayments of southeastern Australia. *Journal of Phycology*, 35(5), 938–940. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3550938.x>
11. Carlton, J. T., & Scanlon, J. A. (1985). Progression and dispersal of an introduced alga: *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* (Chlorophyta) on the Atlantic Coast of North America. *Botanica Marina*, 28(4), 155-162. <https://doi.org/10.1515/botm.1985.28.4.155>
12. Cremen, M. C. M., Leliaert, F., West, J., Lam, D. W., Shimada, S., Lopez-Bautista, J. M., & Verbruggen, H. (2019). Reassessment of the classification of Bryopsidales (Chlorophyta) based on chloroplast phylogenomic analyses. *Molecular phylogenetics and evolution*, 130, 397–405. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.09.009>
13. Cotton, A. D. (1912). *Codium* in Northern Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 34(3), 565-577. <https://doi.org/10.1017/S0025315400008821>
14. Ding, L., Li, X., & Xu, D. (2022). Genetic diversity and distribution of *Codium fragile* in China. *Journal of Applied Phycology*, 34(5), 1099-1107. <https://doi.org/10.1007/s10811-022-02842-8>
15. Dromgoole, F. I. (1975). Distribution and ecology of *Codium fragile* in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 9(2), 257-264. <https://doi.org/10.1080/00288330.1975.9515496>
16. Drouin, A., McKindsey, C. W., & Johnson, L. E. (2016). Dynamics of recruitment and establishment of the invasive seaweed *Codium fragile* within an eelgrass habitat. *Marine Biology*, 163(3). doi:10.1007/s00227-016-2832-z
17. Ferns, L. W., & Curnow, J. G. (1998). *Codium fragile* spp. *tomentosoides* incursion at Western Port: The implementation of a Victorian protocol for managing exotic marine organism incursions – A case study. Victorian Incursion Management Report Number 1. Parks, Flora and Fauna Division, Department of Natural Resources and Environment, East Melbourne, Australia.
18. Gallardo, T., Gómez Garreta, A., Ribera, M. A., Cormaci, M., Furnari, G., Giaccone, G., & Boudouresque, C.-F. (1993). Check-list of Mediterranean seaweeds, II. Chlorophyceae Wille s.l. *Botanica Marina*, 36(5), 399–421.



18. García, A. G. (2018). Marine environmental research. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.07.008>
19. Goff, L. J., Liddle, L., Silva, P. C., Voytek, M., & Coleman, A. W. (1992). Tracing species invasion in *Codium*, a siphonous green alga, using molecular tools. *American Journal of Botany*, 79(11), 1279–1285. <https://doi.org/10.2307/2445056>
20. González, A. V., Beltrán, J., & Santelices, B. (2014). Colonisation and growth strategies in two *Codium* species (Bryopsidales, Chlorophyta) with different thallus forms. *Phycologia*, 53(4), 353–358. <https://doi.org/10.2216/13-251.1>
21. Guiry, M. D. in Guiry, M. D., & Guiry, G. M. (2011). *Codium* Stackhouse, 1797. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Dostupné z: <https://www.algaebase.org>. [Cit. 12. 11. 2023].
22. Guiry, M.D. (2015). Class Ulvophyceae. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Dostupné z: <https://www.algaebase.org>. [Cit. 7. 11. 2023].
23. Guiry, M.D., & Guiry, G.M. (2018). Order Bryopsidales. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Dostupné z: <https://www.algaebase.org>. [Cit. 7. 11. 2023].
24. Han, H., Li, Y., & Ma, X. (2020). First record of the complete chloroplast genome of *Codium fragile*. *Mitochondrial DNA Part B*, 5(2), 1630–1632. <https://doi.org/10.1080/23802359.2020.1745707>
25. Hoffman, R., Dubinsky, Z., Israel, A., & Iluz, D. (2008). The mysterious disappearance of *Halimeda tuna* from the intertidal zone along the Israeli Mediterranean. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 54, 267–268.
26. Hoffman, R., Shemesh, E., Ramot, M., Dubinsky, Z., Pinchasov-Grinblat, Y., & Iluz, D. (2011). First record of *Codium arabicum* Kütz. (Bryopsidales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Botanica Marina*, 54, 487–495. <https://doi.org/10.1515/bot.2011.068>
27. Hoffman, R., Wynne, M. J., Schils, T., Lopez-Bautista, J., & Verbruggen, H. (2018). *Codium pulvinatum* (Bryopsidales, Chlorophyta), a new species from the Arabian Sea,

- recently introduced into the Mediterranean Sea. *Phycologia*, 57(1), 79–89. doi:10.2216/17-74.1
28. Chai, S., Aria, C., & Hua, H. (2022). A stem group *Codium* alga from the latest Ediacaran of South China provides taxonomic insight into the early diversification of the plant kingdom. *BMC Biology*, 20, 199. <https://doi.org/10.1186/s12915-022-01394-0>
29. Chapman, A. S., et al. (2002). Early recruitment and the effects of El Niño on *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. *Botanica Marina*, 45(2), 157-169. <https://doi.org/10.1515/BOT.2002.015>
30. Cheplick, G. P. (1997). Responses to severe competitive stress in a clonal plant: Differences between genotypes. *Oikos*, 79, 581–591.
31. John, B. D. M. (1994). Alternation of generation in algae: its complexity, maintenance and evolution. *Biological Reviews*, 69(3), 275–291. doi:10.1111/j.1469-185x.1994.tb01272.x
32. Kerswell, A. P. (2006). GLOBAL BIODIVERSITY PATTERNS OF BENTHIC MARINE ALGAE. *Ecology*, 87(10), 2479–2488. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[2479:gbpobm]2.0.co;2
33. Kusakina, M., Price, I. R., & Clayton, M. N. (2006). Distribution and reproductive strategies of *Codium fragile* in Canada. *Canadian Journal of Botany*, 84(7), 1011-1020. <https://doi.org/10.1139/b06-070>
34. Leliaert, F., Smith, D. R., Moreau, H., Herron, M. D., Verbruggen, H., Delwiche, C. F., & De Clerck, O. (2012). Phylogeny and Molecular Evolution of the Green Algae. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 31(1), 1-46. DOI: 10.1080/07352689.2011.615705
35. Maggs, C. A., & Kelly, J. (2007). Molecular evidence for subspecies of *Codium fragile*. *Journal of Phycology*, 43(4), 741-751. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00353.x>
36. Malinowski, K. C., & Ramus, J. (1973). Growth of the green alga *Codium fragile* in a Connecticut estuary. *Journal of Phycology*, 9(1), 102–110. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1973.00102.x>

37. Meinita, M. D. N., Harwanto, D., & Choi, J. S. (2022). A concise review of the bioactivity and pharmacological properties of the genus *Codium* (Bryopsidales, Chlorophyta). *Journal of Applied Phycology*, *34*, 2827–2845. <https://doi.org/10.1007/s10811-022-02842-8>
38. Merriam-Webster. (2023). *Codium*. In Merriam-Webster's Unabridged Dictionary.
39. Minamino, T., Kinoshita, M., & Namba, K. (2019). Directional Switching Mechanism of the Bacterial Flagellar Motor. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, *17*, 1075–1081. doi:10.1016/j.csbj.2019.07.020
40. Miyadai, M., Akita, S., & Fujita, D. (2022). Phenology of *Codium cylindricum* (Ulvophyceae, Bryopsidales) on the central Pacific coast of Japan. *Botanica Marina*, *65*(5), 337-345. <https://doi.org/10.1515/bot-2022-0013>
41. Muha, T. P., Skukan, R., Borrell, Y. J., Rico, J. M., Garcia de Leaniz, C., Garcia-Vazquez, E., & Consuegra, S. (2019). Contrasting seasonal and spatial distribution of native and invasive *Codium* seaweed revealed by targeting species-specific eDNA. *Ecology and Evolution*. doi:10.1002/ece3.5379
42. Neto, A. I. (1994). Introduction and establishment of *Codium fragile* in the Azores. *Aquatic Botany*, *47*(4), 251-257. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(94\)90023-7](https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90023-7)
43. Nyberg, C. D., & Wallentinus, I. (2005). Can species traits be used to predict marine macroalgal introductions? *Biological Invasions*, *7*(2), 265–279. doi:10.1007/s10530-004-0738-z
44. Oliveira, S., & Carvalho, A. (2012). New records of *Codium taylori* (Codiales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea and its effects on native biodiversity. *Marine Biology Research*, *8*(4), 334-342.
45. Prince, J. S., & Trowbridge, C. D. (2004). Reproduction in the green macroalga *Codium* (Chlorophyta): characterization of gametes. *Botanica Marina*, *47*(6). doi:10.1515/bot.2004.062

46. Provan, J., Murphy, S., & Maggs, C. A. (2004). Tracking the invasive history of the green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. *Molecular Ecology*, 14(1), 189-194. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2004.02384.x>
47. Provan, J., Maggs, C., & Murphy, S. (2005). Tracking the invasive history of the green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2004.02384.x
48. Provan, J., Murphy, S., & Maggs, C. A. (2008). Tracking the invasive history of *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*: A molecular approach. *Molecular Ecology*, 17(13), 3158-3171. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03750.x>
49. Shimada, S., Hiraoka, M., Serisawa, Y., et al. (2004). Phylogenetic studies in the genus *Codium* (Chlorophyta) from Japan. *Japanese Journal of Phycology*, 52, 137–141.
50. Schneider, C. W., & Searles, R. B. (1991). *Seaweeds of the Southeastern United States: Cape Hatteras to Cape Canaveral*. Duke University Press.
51. Silva, P. (1955). The dichotomous species of *Codium* in Britain. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 34(3), 565-577. doi:10.1017/S0025315400008821
52. Silva, P. C. (1957). *Codium* in Scandinavian waters. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 51, 117–134.
53. Silva, P. C., & Chacana, M. E. (2010). Validation of the name *Codium profundum* P.C. Silva & M.E. Chacana. *Nova Hedwigia*, 91(1), 249–253. doi:10.1127/0029-5035/2010/0091-0249.
54. Silva, P. C. (1979). The benthic algal flora of central San Francisco Bay. In T. J. Conomos (Ed.), *San Francisco Bay: The urbanized estuary* (pp. 287–345). San Francisco, CA: Pacific Division, American Association for the Advancement of Science
55. Smith, G. M. (1923). *Marine algae of the Monterey Peninsula, California*. Stanford University Press.
56. Taskin, E., & Yaglioglu, D. (2008). The spread of *Codium fragile* in the Middle East: Genetic insights and management implications. *Marine Pollution Bulletin*, 56(12), 2200-2206. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.09.026>

57. Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., & De Clerck, O. (2012). Bio-ORACLE: A global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 272–281. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00656.x>
58. Trowbridge, C. D. (1996). Introduced versus native subspecies of *Codium fragile*: How distinctive is the invasive subspecies *tomentosoides*? *Marine Biology*, 126(2), 193–204. <https://doi.org/10.1007/BF00347435>
59. Trowbridge CD (1998) Ecology of the green macroalga *Codium fragile* (Suringar) Hariot 1889: invasive and non-invasive subspecies. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 36:1–64
60. Verbruggen, H., Ashworth, M., LoDuca, S. T., Vlaeminck, C., Cocquyt, E., Sauvage, T., Leliaert, F. (2009). A multi-locus time-calibrated phylogeny of the siphonous green algae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50(3), 642–653. doi:10.1016/j.ympev.2008.12.018
61. Verbruggen, H., Leliaert, F., Maggs, C. A., Shimada, S., Schils, T., Provan, J., Coppejans, E. (2007). Species boundaries and phylogenetic relationships within the green algal genus *Codium* (Bryopsidales) based on plastid DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44(1), 240–254. doi:10.1016/j.ympev.2007.01.009
62. Verbruggen, H., Marcelino, V. R., Guiry, M. D., Cremen, M. C. M., & Jackson, C. J. (2017). Phylogenetic position of the coral symbiont *Ostreobium* (Ulvothamniales) inferred from chloroplast genome data. *Journal of Phycology*, 53(4), 790–803. doi:10.1111/jpy.12540
63. Vermeij, G. J. (1996). *An agenda for invasion biology*. *Biological Conservation*, 78(1–2), 3–9. doi:10.1016/0006-3207(96)00013-4
64. Vroom, P., & Smith, C. (2003). Life without cells. *Biologist* (London, England), 50, 222–226.

