Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologická a evoluční biologie

Šimon Petránek

Hlavní ekologické faktory podmiňující rozšíření a dynamiku kelpových společenstev

Key environmental factors affecting the distribution and dynamics of kelp communities

Bakalářská práce

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

Praha, 2026

Poděkování:

Rád bych poděkoval prof. RNDr. Jiřímu Neustupovi, Ph.D., za poskytnuté rady, ochotu a čas věnovaný vedení mé bakalářské práce, a také za pocit fascinace, který mi dokázal předat během svých přednášek. Dále děkuji své rodině a přátelům za podporu během mého studia.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu. Nástroje umělé inteligence byly využity ke zlepšení gramatiky, stylistické úrovně textu a vyhledávání zdrojů, nikoliv však k nahrazení klíčových úkolů práce.

V Praze dne: 29. dubna, 2026 Šimon Petránek

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá syntézou dosavadních poznatků o ekologických faktorech, jenž významně ovlivňují geografické rozšíření a dynamiku kelpových společenstev. Diskutovány jsou zejména vlivy zvýšující se teploty povrchové vody a frekvence teplotních anomálií v důsledku globální změny klimatu, ale také efekty ostatních důležitých abiotických faktorů, jako je vliv světelného záření, sedimentace, dostupnosti živin či lokální hydrodynamiky. Rozebírány jsou také biotické faktory, zejména vliv herbivorie, ale také antropogenní činnosti, kompetice a invaze. Nedílnou součástí práce je také představení struktury a samotné dynamiky kelpového ekosystému, spolu s reprodukcí kelpových druhů a jejich fylogenetickým zařazením. Zmíněn je i fenomén tzv. izotermní submerze, který představuje klíčový mechanismus, díky němuž se kelpy dokážou vyskytovat v subtropických či tropických oblastech a v kontextu změny klimatu má tento fenomén zásadní význam pro budoucí přežití kelpových společenstev.

Klíčová slova:

Laminariales, kelpový ekosystém, geografické rozšíření, abiotické a biotické faktory, izotermní submerze

Abstract

This bachelor's thesis provides a synthesis of current knowledge regarding the ecological factors that are significantly affecting the geographical distribution and dynamics of kelp communities. It primarily discusses the impacts of rising sea surface temperatures and the increasing frequency of thermal anomalies driven by global climate change. Additionally, the effects of other crucial abiotic factors are evaluated, including light irradiance, sedimentation, nutrient availability, and local hydrodynamics. The thesis also analyzes biotic factors, with a focus on herbivory, anthropogenic impacts, competition, and biological invasions. An integral part of the research is the presentation of the structure and dynamics of the kelp ecosystem itself, along with the reproduction system of kelp species and their phylogenetic placement. Furthermore, the text addresses the phenomenon of isothermic submergence, a key pattern enabling kelp to inhabit subtropical and tropical regions. In the context of ongoing climate change, this phenomenon is of critical importance for the future survival of kelp communities.

Keywords:

Laminariales, kelp ecosystem, geographical distribution, abiotic and biotic factors, isothermic submergence

Obsah

Úvod 1

1 Taxonomická struktura laminariálních chaluh 2

2 Struktura kelpových společenstev a jejich geografické rozšíření 4

2.1 Charakter a struktura společenstva 4

2.2 Morfologie kelpu a její funkce 7

2.3 Reprodukce 8

2.4 Geografické rozšíření 10

3 Vliv teploty na rozšíření a ekologii kelpových společenstev 12

3.1 Teplota jako zásadní abiotický faktor 12

3.2 Teplotní anomálie a predikce budoucího rozšíření kelpových společenstev 14

4 Vliv ostatních abiotických faktorů 15

4.1 Světlo a UV záření 15

4.2 Sedimentace a zákal 16

4.3 Dostupnost živin a eutrofizace 17

4.4 Hydrodynamika 18

5 Hlavní biotické faktory ovlivňující kelpová společenstva 19

5.1 Herbivorie, potravní dynamika a trofické kaskády 19

5.2 Kompetice 21

5.3 Antropogenní činnost a invaze 23

6 Fenomén izotermní submerze v ekologii a rozšíření kelpových společenstev 25

6.1 Ekologie a rozšíření hlubokomořských společenstev 25

6.2 Predikce existence hlubokomořských společenstev 27

Závěr 28

Reference 29

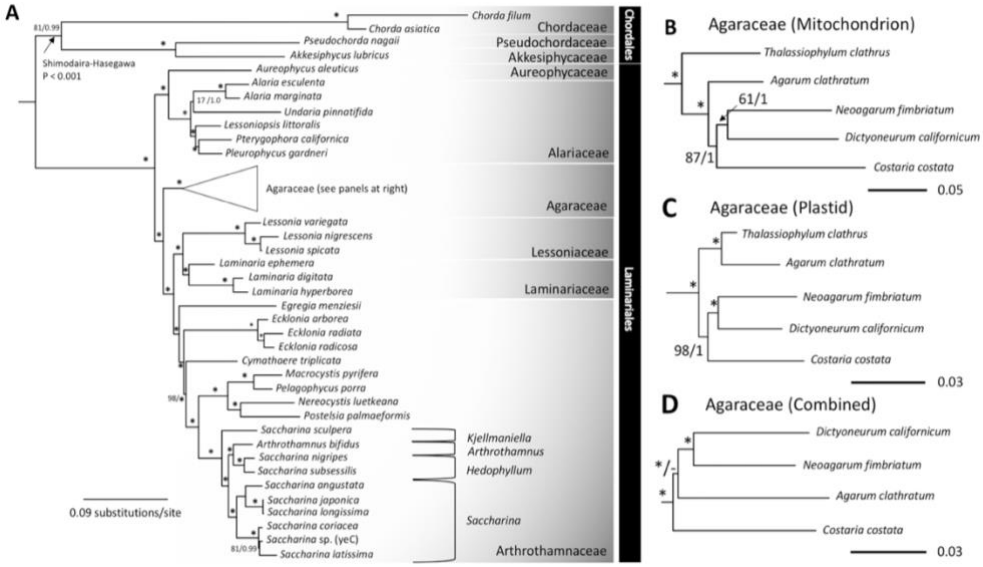
Úvod

Chaluhy z řádu Laminariales, tradičně označovány jako kelpy (Steneck & Johnson, 2014; Wernberg et al., 2019b), tvoří rozsáhlé pobřežní ekosystémy s vysokou biodiverzitou a jednou z nejvyšších úrovní produktivity, která je přirovnávána k tropických deštným lesům (Wernberg et al., 2019b; UNEP, 2023). Jsou to organismy žijící dominantně v prostředí chladných mořských vod s vyšším obsahem živin, jež rostou na kamenitých substrátech (Steneck et al., 2002). Typicky obývají mělké oblasti subtidálu (Dayton, 1985), ale jsou schopné se vyskytovat i v hlubokých vodách, ať už v podobě refugií (Graham et al., 2007a), či vyloženě hlubokomořsky vázaných druhů, jako např. *Laminaria abyssalis* (Marins et al., 2014). Jejich globální distribuce, stabilita i výsledná dynamika jsou ovlivňovány kombinací abiotických faktorů (teplota, světelné záření, dostupnost živin či pohyby vodních mas) a biotických interakcí (Steneck et al., 2002) (kompetice, herbivorie, antropogenní činnost nebo invaze). Kelpy navíc vykazují výraznou fenotypovou plasticitu jako odpověď na faktory prostředí (Graham et al., 2007b; Zhu et al., 2021) a dle lokálních abiotických podmínek dokáží přizpůsobit svou morfologii, fyziologii (Wernberg et al., 2010), či populační dynamiku (Buschmann et al., 2006) za účelem přežití. Díky tomu také zastávají roli ekosystémových inženýrů, kteří vytvářejí trojrozměrnou strukturu společenstva se třemi výškovými patry, modifikují lokální podmínky, tlumí sílu vln a poskytují potravu i útočiště pro obrovské množství dalších organismů, včetně mnoha komerčně významných druhů (Teagle et al., 2017). Tato společenstva tak poskytují i lidem nenahraditelné ekosystémové služby, jako například zmírňování eroze pobřeží, poskytování potravy nebo ukládání uhlíku (Roethler et al., 2025). Navzdory svému ekologickému i ekonomickému významu čelí kelpová společenstva v posledních desetiletích výraznému úpadku, hlavně vlivem rychle postupující globální změny klimatu a s ní spojeným oteplováním mořské vody a teplotními anomáliemi (Krumhansl et al., 2016). Měnící se podmínky prostředí také podstatně narušují biotické interakce a znevýhodňují kelpy v kompetičním boji s ostatními organismy (Wernberg et al., 2023). To vede k jejich častému nahrazování stabilními, ale oproti kelpovým ekosystémům degradovanými společenstvy, jako jsou při přemnožení ježovek tzv. ježovkové pustiny (Filbee-Dexter & Scheibling, 2014) nebo v oblastech zasažených oteplováním a eutrofizací, útesy kobercovitých vláknitých řas či dokonce útesy invazních druhů (Epstein & Smale, 2017; Filbee-Dexter & Wernberg, 2018). Zároveň dochází k tzv. tropikalizaci temperátních útesů, kdy jsou kelpy navíc ještě spásány migrujícími herbivory z teplejších oblastí (Vergés et al., 2016). Na teplotní stres mohou kelpy reagovat zpozorovaným fenoménem zvaným „isothermic submergence“, kdy před zvýšenými teplotami ustupují do hlubokovodních refugií (Graham et al., 2007a).

Cílem této práce je proto poskytnout detailní literární syntézu a analyzovat, jak a proč tyto ekologické faktory ovlivňují kelpová společenstva a jak se to odráží na jejich fungování a výsledném globálním rozšíření. Cílem je také do rešerše zahrnout predikce rozšíření kelpového biomu do budoucna.

1 Taxonomická struktura laminariálních chaluh

Chaluhy tvořící ekosystém kelpového lesa lze dle moderní taxonomie v rámci stromu života zařadit do superskupiny SAR, konkrétně do skupiny Stramenopila, kde zaujímají místo ve kmeni Ochrophyta/Heterokontophyta, třídě Phaeophyceae, řádu Laminariales (Silberfeld et al., 2010; Adl et al., 2019; Thakur et al., 2019; Graf et al., 2020). O kelpech *sensu stricto* je v rámci mořské biologie uvažováno jako o hnědých řasách z řádu Laminariales (Dayton, 1985; Fraser, 2012), a tato práce se drží této terminologie. Jsou zde ale zmíněny i bazální skupiny kelpů, donedávna řazených do tohoto řádu – konkrétně čeledi Chordaceae, Pseudochordaceae a Akkesipycaceae. Na základě molekulárních dat dle Starko et al. (2019), jsou nyní tyto bazální čeledi vyčleněny do samostatného řádu Chordales (Obr. 1), který však netvoří společenstva stejného charakteru jako pravé Laminariales, jimž se věnuje tato práce.



Obr. 1 – Fylogenetický strom kelpů a *Chordales,* převzato od Starko et al. (2019)

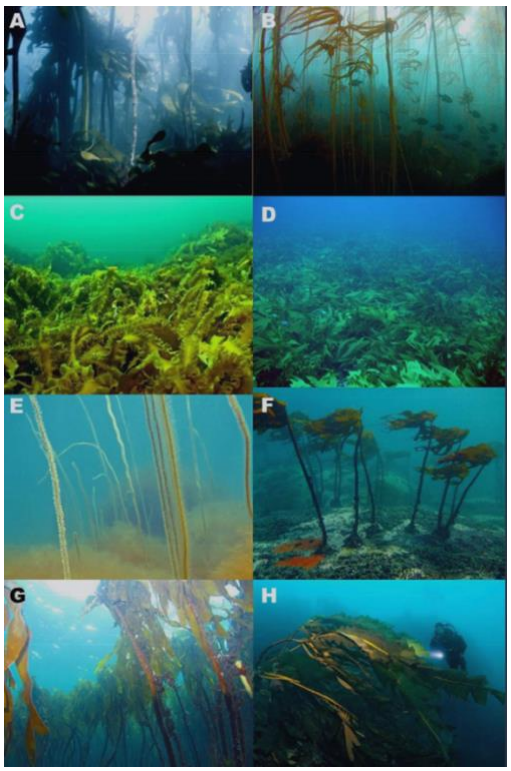
Řád Laminariales sdružuje geneticky příbuznou skupinu odvozených kelpů s komplexní a diferenciovanou stavbou těla rozlišenou na rhizoidy, kauloid a fyloidy, na rozdíl od geneticky vzdálených a morfologicky jednodušších *Chordales* (Kawai et al., 2016; Starko et al., 2019). Jednotlivé druhy kelpů tak mohou lépe vytvářet různé podoby společenstev (Obr. 2). V řádu se nyní nachází 6 čeledí a 3 rody *incertae sedis* (Guiry & Guiry, 2026):

Čeleď Aureophycaceae je evolučně nejstarší vývojovou větví všech komplexních kelpů. Její jediný monotypický rod s druhem *Aureophycus aleuticus* (Guiry & Guiry, 2026) tak představuje pomyslný most mezi vláknitými formami sporofytů u *Chordales* a moderními lesotvornými sporofyty u zbytku Laminariales (Kawai et al., 2013). Druh nese jak bazální znaky (např. diskovitý příchytný orgán, nevětvený kauloid, nebo absence slizových žláz), tak znaky pokročilé (např. rozlišená stélka, specializované meristémy pro transport živin nebo ztráta fototaxe během rozmnožování) (Kawai et al., 2008; Kawai et al., 2013).

Vyčlenění čeledi Alariaceae je silně podpořeno výsledky mnoha molekulárních studií (Jackson et al., 2017). Patří do ní například rody *Alaria*, *Eualaria*, *Pterygophora*, *Lessoniopsis* nebo *Undaria* (Guiry & Guiry, 2026). Druhy této čeledi se vyznačují tenkou, až membránovitou čepelí fyloidu, kterou podpírá centrální žebro. Velikost stélky u většiny zástupců dosahuje pár metrů (např. 1–3 m u *Alaria esculenta)*. Většinou tvoří odolný podrost, či střední patro ekosystému, a to i v silně exponovaných oblastech, vystavených silnému vlnobití (např. *Alaria esculenta*, rod *Pterygophora*) (Dayton et al., 1992; Smale et al., 2013). Výjimkou je *Eualaria fistulosa*, mající 10–30 m dlouhé a 30–90 cm široké čepele fyloidu, kdy její klenba se rozprostírá na hladině díky pneumatocystům lokalizovaných uvnitř mohutného středního žebra (Cho et al., 2003).

Čeleď Agaraceae (dříve označovaná též jako Costariaceae) je molekulárními daty silně podpořena (Jackson et al., 2017). Mají mezi kelpy unikátní morfologii – mají zploštělé (výjimečně oblé) kauloidy a čepele jejich fyloidů jsou typicky perforované, mají síťovanou texturu nebo oba znaky zároveň (Lane et al., 2006). Patří sem rody *Agarum*, *Costaria, Dictyoneurum, Euagarum* a *Thalassiophylum* (Guiry & Guiry, 2026). Druhy rodu *Agarum* se navíc vyznačují vysokým obsahem fenolických látek, což jim slouží jako účinná chemická obrana proti herbivorům, i když to může být příčinou jejich snížené schopnosti přirozeně kompetovat ostatním kelpům (trade-off), kterými tak mohou být vytlačovány, jako rodem *Laminaria* (Estes & Steinberg, 1988).

Čeleď Lessoniaceae historicky zahrnovala mnoho druhů kelpů, avšak moderní fylogenetické analýzy vedly k její redukci. Fylogeneticky dnes představuje brzy se oddělující sesterskou skupinu čeledi Laminariaceae. Z hlediska biogeografie jde o klíčovou čeleď, neboť její předek pravděpodobně jako první ze všech kelpů překročil rovník a osídlil jižní polokouli nezávise na masivní radiaci kelpů v severovýchodním Pacifiku (Jackson et al., 2017). Podle současného vymezení patří do této čeledi rod *Eisenia* a exkluzivně na jižní polokouli rozšířený rod *Lessonia* se 14 druhy (Guiry & Guiry, 2026). Jedinci obvykle dorůstají velikosti okolo 2 m a tvoří stromečkovitě vypadající porosty (Schiel & Foster, 2015). Druhy *Eisenia arborea* či *Lessonia trabeculata* jsou vysoce fenotypově plastické a tvoří 2 odlišné morfotypy v závislosti na intenzitě vlnobití (Roberson & Coyer, 2004) nebo i tlaku herbivorů (*L. trabelculata*) (Villegas et al., 2008). Čeleď Lessoniaceae je také ekonomicky významná (Carbajal et al., 2022).



Obr. 2 – Společenstva kelpů a druhu *Chorda filum* (E), A) *Ecklonia maxima,* B) *Nereocystis Luetkeana,* C) *Saccharina latissima,* D) *E. radiata,* F) *Laminaria pallida,* G) *L. hyperborea,* H) *Alaria esculenta,* převzato od Wernberg et al. (2019)

Čeleď Laminariaceae, podobně jako čeleď Lessoniaceae, prošla výraznou taxonomickou proměnou. Přestože do ní historicky spadala zhruba polovina všech popsaných druhů kelpů a téměř 40 % rodů, i přes tyto fylogenetické přesuny zůstává do současnosti největší čeledí celého řádu. Rod *Laminaria* je ale stále druhově nejbohatším rodem (20) mezi kelpy. Mezi další rody patří například rody *Macrocystis, Hedophyllum*, *Postelsia* nebo *Cymathere* (Guiry & Guiry, 2026). Jde o globálně nejrozšířenější a úspěšnou čeleď zahrnující některé z morfologicky nejpokročilejších kelpů. Většina zástupců dorůstá velikostí 0,5–5 m (Steneck et al., 2002; Smale et al., 2013). Výjimkou je druh *Macrocystis pyrifera,* dorůstající až 60 m, který tvoří husté a tmavé podmořské lesy (Schiel & Foster, 2015). Za vznik komplexních lesových ekosystémů pravděpodobně může poměrně nedávný evoluční vývoj pokročilých znaků, jako je vzpřímený růst, specializované větvení a vznik tkáňových dutin (pneumatocysty zde u rodu *Macrocystis* nebo jako dutý (Lane et al., 2006), tuhý a vzpřímený kauloid u *Postelsia palmaeformis*, jenž tomuto druhu umožňuje žít v intenzivním vlnobití v semiterestrickém prostředí intertidálu) (Starko et al., 2019). Zástupci této čeledi jsou morfologicky poměrně variabilní. Rod *Hedophyllum* se vyznačuje druhotnou ztrátou kauloidu v dospělosti (Starko et al., 2019) a např. u druhu *Laminaria digitata* dochází k ontogenetickému štěpení fyloidu do podoby prstů (Lane et al., 2006). Některé druhy *Laminaria* navíc pravděpodobně díky jedné z nejvyšších teplotních tolerancí mezi kelpy (Jackson et al., 2017) dokázaly osídlit specifické ekologické niky, od arktického endemitu *Laminaria solidungula* až po hlubokovodní *Laminaria abyssalis* (Bolton, 2010; Marins et al., 2014).

Čeleď Arthrothamnaceae je tvořena převážně rody, které byly původně řazeny do Laminariaceae, Lessoniaceae a Alariaceae. Jedná se o významnou čeleď moderních kelpů často tvořící lesové podoby ekosystému s pokročilou morfologií a mnoha ekologickými funkcemi. Spadají sem rody *Saccharina, Ecklonia, Nereocystis, Egregia* a *Arthrothamnus* (Guiry & Guiry, 2026). Rod *Saccharina* je druhově velmi bohatý a tvoří jej převážně zástupci s celistvými čepelemi s velmi morfologicky variabilními strukturami na okrajích (Smale et al., 2013; Jackson et al., 2017). Monotypický rod *Nereocystis* patří mezi evolučně pokročilé. Jeho kauloid je dutý a na svém často 10 m vrcholu se dichotomicky větví, a navíc je vybaven jedním velkým pneumatocystem, ze kterého pak vyrůstají fyloidy (Maxell & Miller, 1996; Lane et al., 2006). Druh *Egregia menziesii* má zase unikátní páskovitou stélku, na níž po obou stranách vyrůstají drobné fyloidy s malými pneumatocysty (Lane et al., 2006).

2 Struktura kelpových společenstev a jejich geografické rozšíření

2.1 Charakter a struktura společenstva

Jednotlivá kelpová společenstva napříč celým světem mají svou unikátní identitu a vnitřní dynamiku měnící se v čase a prostoru (Smale et al., 2013; Schiel & Foster, 2015). Mohou rychle zanikat v důsledku disturbancí a vysoké citlivosti na okolní podmínky, avšak díky své extrémní produktivitě mají schopnost se rychle obnovit (Steneck et al., 2002; Smale et al., 2013). Z hlediska jejich fungování a struktury ale vykazují jisté podobnosti. Organismy svými shluky vytvářejí rozsáhlá společenstva s

trojdimenzionální strukturou (Wernberg et al., 2023), tedy vertikálně členité a nikově rozrůzněné prostředí (Dayton, 1985), s mnoha stejnými ekologickými funkcemi, jako mají lesy na souši (Wernberg, et al., 2019a). Tímto ovlivňují prostředí na lokální úrovni a definují podobu ekosystému. Proto bývají kelpy označovány jako tzv. ekosystémoví inženýři, přesněji ekosystémoví autogenní inženýři (Jones et al., 1994), modifikující své prostředí prostřednictvím své vyprodukované biomasy obdobně jako lesy suchozemské.

S původní analogií s terestrickými (konkrétně tropickými) lesy (Darwin, 1839) přišel již Darwin, během plavby na lodi Beagle. Později se termín "kelpový les" stal součástí vědecké terminologie, protože trefně vystihuje charakter prostředí utvářený většinou kelpových druhů (Wernberg et al., 2023). Společenstva bývají rozlišována do několika typů, gild dle vzrůstu stélky, popř. tvorbě klenby (Dayton, 1985). Mohutné morfotypy jako u druhů *Macrocystis pyrifera, Nereocystis luetkeana, Ecklonia maxima* (A, Obr. 3) *a Alaria fistulosa* (Steneck et al., 2002) tvoří plovoucí klenbu (ang. floating canopy), kde stélka pomocí pneumatocystů zasahuje až na hladinu vodního sloupce (Wernberg et al., 2023), a svým pokrytím je schopna téměř redukovat přicházející světlo (Teagle et al., 2017). Další kelpoví jedinci udržují své stélky nade dnem ve vzpřímené poloze (ang. stipitate canopy) v rámci vodního sloupce díky silným a tuhým kauloidům (Dayton, 1985), obvyklé např. pro druhy *Laminaria hyperborea* (B, Obr. 3), *Ecklonia cava, Lessonia trabeculata, Pterygophora californica či Eisenia arborea* (Dayton et al., 1999; Wernberg et al., 2023). Relativně menší kelpy s poléhavým a flexibilním typem stélky tvoří přízemní či lehce vystupující porost (ang. prostrate canopy), např. u druhů *Saccharina latissima* (C, Obr. 3) (Wernberg et al., 2023) *a Laminaria farlowii* (Schiel & Foster, 2015). Všechny tři formy mohou koexistovat i v rámci jednoho společenstva, zvláště pokud se překrývají areály výskytu jednotlivých druhů (Wernberg, et al., 2019a).

Obr. 3 – Gildy kelpového porostu, převzato od Wernberg et al. (2023)

Vertikální stratifikace kelpového ekosystému je podmíněna stavbou stélek chaluh, fungujících jako prostředí tvořící tři patra s rozdílnými habitaty, které dohromady vykazují signifikantní biodiverzitu (Teagle et al., 2017). Spodní patro je tvořeno spletitými rhizoidy kelpu; ty v kombinaci se skalnatým substrátem poskytují útočiště i cenná refugia pro mnoho bezobratlých, ale i menší ryby (Smale et al., 2023). Oblast spodního patra dosahuje nejvyšší míry diverzity (Teagle et al., 2017). Střední patro tvoří kauloid, který slouží jako vertikální substrát pro růst epifytních řas, houbovců a dalších organismů. Tito epibionti následně nabízejí potravu a prostor pro mobilní živočichy, žijící v tomto patře (Christie et al.,

2009). Diverzita v rámci středního patra je značně variabilní a odvíjí se od druhu kelpu a morfologie jeho kauloidu (Smale et al., 2023); například u rodu *Ecklonia* se přisedlé organismy vyskytují minimálně (Teagle et al., 2017). Svrchní patro je tvořeno trsy fyloidů, popřípadě hladinovou klenbou, která poskytuje úkryt a útočiště pelagickým rybám, savcům či ptákům (Schiel & Foster, 2015; Smale et al., 2023). Samotné fyloidy jsou podobně jako kauloid možným substrátem pro kolonizaci zejména mechovkami, plži či jinými spásači. Diverzita živočichů zde není však tak vysoká, což pravděpodobně souvisí s nestabilním charakterem a vysokou obměnou tkáně fyloidů (Smale et al., 2023). Mnoho organismů se sice nedrží striktně jednoho patra, přesto ale existují společenstva striktně vázaná na tyto konkrétní mikrohabitaty (Christie et al., 2009; Teagle et al., 2017).

Přítomnost kelpového lesa představuje také modifikaci lokálního prostředí. Společenstva tvoří určitou bariéru, která významně ovlivňuje mořské proudění a energii vln. Vlivem fyzického odporu odklánějí tok přicházejících proudů a uvnitř snižují jejich rychlost, v nejhustších lesích až o třetinu (Dayton, 1985). Ekosystém je do jisté míry přírodním filtrem. Dle studie Gaylord et al. (2007) vstoupí 40 až 90 % přitékajících vodních mas do lesa, ale 20 až 70 % z nich pronikne až do jeho samotného středu. Změny hydrodynamiky v rámci společenstva se mění během roku v závislosti na jeho podobě. Tyto efekty tak mají potenciál ovlivňovat organismy uvnitř ekosystému (Gaylord et al., 2007). Husté porosty dokážou tlumit sílu a velikost vlnobití, chránit tak pobřeží před erozí a zmírnit potenciální škody během bouří. Na norském pobřeží, u populace druhu *L. hyperborea* bylo například zjištěno, že mohou snížit výšku vln až o 60 % (Smale et al., 2013). Výsledné tlumení vlnobití je ale podstatně ovlivněno dalšími faktory, jako je lokální topografie dna, morfologie daného druhu, či hustota samotného společenstva (Gaylord et al., 2007; Smale et al., 2023). Chaluhové klenby rozprostřené na hladině i ve vodním sloupci masivně pohlcují sluneční záření a představují hlavní bariéru pro průnik světla k mořskému dnu (Schiel & Foster, 2015). Míra stínění a dostupnosti světla v ekosystému záleží na typu vytvářené klenby. Takové stínění určuje, jaké organismy se mohou na dně lesa vyskytovat. Stínění kelpů zabraňuje růstu konkurenčních řas, jiných kompetitorů, ale i svých životních stádií. Naopak utváří habitat pro různé inkrustující řasy a stínomilné živočichy (Smale et al., 2023). Více světla pro fotosyntézu se ke dnu v hustých lesích dostává při vlnobití, které neustále hýbe stélkami kelpu, a tím sluneční záření propouští ve formě náhlých světelných skvrn (Maxell & Miller, 1996). Tento vlnami indukovaný pohyb také zabraňuje přílišné sedimentaci a omezuje růst kompetitorů v blízkosti jedince (ang. whiplash effect) (Steneck & Johnson, 2014). Měněn bývá i chemismus vodního prostředí uvnitř ekosystému skrz změny koncentrací kyslíku, dostupnosti živin, či hladiny pH. Nejsignifikantnější změny chemismu se vyskytují v rámci mikroprostředí na povrchu fyloidů kelpu, které mají význam pro širokou škálu mikroorganismů, jako jsou např. rozsivky (Noisette & Hurd, 2018).

Kelpové lesy se řadí mezi systémy s nejvyšší diverzitou a primární produkcí na planetě (Teagle et al., 2017), vyšší produktivity dosahují jen tropické deštné lesy a savany (Wernberg et al., 2019b). Co

se týče biodiverzity, tak nejvyšší úrovně hostí pobřeží Kalifornie (Steneck et al., 2002). Christie et al. (2009) uvádějí, že jeden kelpový jedinec (zde *L. hyperborea*) hostí v průměru 80–90 druhů organismů, z nichž většina jsou různonožci a poté plži. Na tvorbě chaluhových lesů se totiž většinou podílí více druhů kelpů, což zvyšuje heterogenitu prostředí. Koexistence rozdílných kelpů umožňuje diversifikaci nik a habitatů podporující vyšší biodiverzitu, zejména podrostového patra (Teagle et al., 2017). Není to ale samozřejmé, příkladem je *Ecklonia radiata,* jejíž lesy bývají obvykle jednodruhové, jelikož v místech jejího výskytu bývá často jediným druhem (Wernberg et al. 2019a). Variabilita v druhovém složení, hustotě kelpového porostu, nebo světelných podmínkách tvoří z každého lesa unikátní ekologické prostředí vyhovující specifickým skupinám organismů.

2.2 Morfologie kelpu a její funkce

Tělo neboli stélka sporofytního stádia kelpu je vysoce organizovaný celek tvořen tkáněmi analogickými k terestrickým rostlinám (Graham et al., 2009). Stélka takových chaluh je rozlišena na několik funkčních částí: Rhizoid (ang. holdfast) je větvená struktura, pomocí které je organismus schopen se přichytit ke dnu. Fyloidy (ang. blades) plní funkci absorpce slunečního záření, živin nebo se na nich mohou vyskytovat struktury reprodukční a kauloid (ang. stipe) zaujímá válcovitou strukturu, podpírá fyloidy a má schopnost transportovat nutrienty stélkou kelpu (Graham et al., 2009; Wernberg et al., 2023). Kauloidy mohou být jednoduché, či různě větvené, nebo se mohou i sekundárně ztrácet, například během maturace organismu (Graham et al., 2009). Morfologická variabilita v rámci těchto tělních struktur je významná a v závislosti na čeledi můžeme pozorovat charakteristické, avšak ne u všech druhů přítomné modifikace. Například samotné provazovité stélky u Chordaceae, jednoduché kauloidy zakončené trsy fyloidů u Laminariaceae, peříčkovitě vypadající stélka u čeledi Alariaceae, nebo větvené kauloidy zakončené protáhlými fyloidy u Lessoniaceae (Wernberg et al., 2019b). U některých druhů, jako například *Macrocystis pyrifera* či *Nereocystic luetkeana* se vyskytují tzv. pneumatocysty, udržující kelp ve vzpřímené poloze. Tyto struktury zajišťují vznášivost stélky, a díky tomu optimalizují její polohu v eufotické zóně (Hurd et al., 2014). Takovéto sporofyty mohou dorůstat různých rozměrů, v závislosti na konkrétním druhu a životních podmínkách. Většina druhů vytvářejících porosty nebo lesy dosahují od 0,5 m až po několik metrů. *Alaria fistulosa*, či *Ecklonia maxima* dorůstají délky do 10 m, kelpy z rodu *Laminaria* většinou do 5 m (Steneck et al., 2002). Někteří jedinci však mohou přesáhnout délku 30 m, přičemž hmotnost čerstvé biomasy jediného jedince může činit až 42 kg čerstvé biomasy (Wernberg et al., 2019b), přičemž bezpochyby extrémním příkladem je *Macrocystis pyrifera* schopen dorůst až 60 m (Schiel & Foster, 2015).

Kelpová gametofytní stádia zaujímají formu mikroskopických větvených vláken. U samičích jedinců se mohou vyskytovat i ve formě jednobuněčných oogonií. Celá gametofytní generace má tedy dvoudomý charakter (Schiel & Foster, 2015). Dle Mabin et al. (2013) v přirozené populaci dosahují gametofyty *Ecklonia radiata* velikostí v rámci několika stovek mikrometrů (~100 μm u samčích a ~400

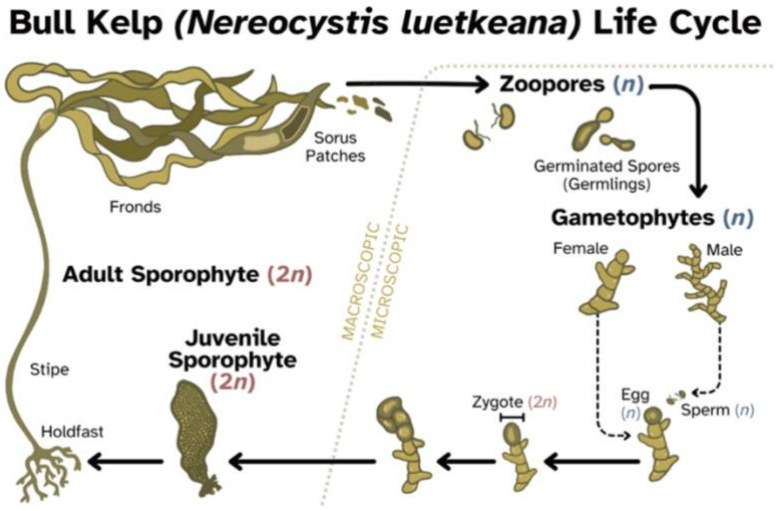
μm u samičích). Laboratorně pěstovaná stádia jsou ale schopna po několika měsících dorůst i okem viditelných rozměrů (~2 mm), kdy je vidět jejich vláknitá struktura (Druehl et al., 2005). V terénních podmínkách jsou ale zatím k nerozeznání od ostatních taxonů hnědých řas a jsou tedy téměř nemožným předmětem výzkumu mimo laboratorní prostředí (Schiel & Foster, 2015).

2.3 Reprodukce

Rozmnožování všech chaluh řádu Laminariales charakterizuje dvoufázový životní cyklus (rodozměna) (Obr. 4). V něm se střídají dvě morfologicky odlišné generace: mikroskopický, pohlavně diferenciovaný haploidní gametofyt a makroskopický diploidní sporofyt tvořící kelpové lesy (Wernberg et al., 2019b; Roethler et al., 2025). Dospělý sporofyt produkuje obrovské množství haploidních dvoubičíkatých zoospor ve specifických reprodukčních tkáních zvaných sori, umístěných v rámci fyloidů. Umístění těchto rozmnožovacích struktur a doba sporulace se může lišit mezi jednotlivými taxony (Mohring et al., 2013). Zatímco u obřího rodu *Macrocystis* dochází k funkční diferenciaci fyloidů, kdy se sori vyskytují na takzvaných sporofylech lokalizovaných v bazální části stélky (Schiel & Foster, 2015), u druhu *Ecklonia radiata* se sporangia tvoří difúzně přímo na běžných vegetativních fyloidech, jako vystouplé barevně odlišné skvrny (Wernberg et al., 2019a). Taková lokalizace rozmnožovacích orgánů umožnila kelpu *Macrocystis pyrifera* omezit rozptyl výtrusů na dlouhé vzdálenosti mořským prouděním, a zároveň zvýšit jejich lokální koncentraci, a tím zvýšit šanci na oplození (Dayton, 1985; Kawai et al., 2013). Míru této výhody dokládá skutečnost, že sporofyly vznikly během evoluce opakovaně, zcela nezávisle, a u několika nepříbuzných linií (např. *Alaria* a *Macrocystis*), tedy konvergencí (Lane et al., 2006). Unikátní mezi všemi kelpy je umístění sorů druhu *Aureophycus aleuticus*, které je pouze na povrchu diskovitého příchytného orgánu (Kawai et al., 2013). Typ příchytného orgánu (ang. holdfastu) a umístění rozmnožovacích struktur se jeví jako vhodný ukazatel průběhu evoluce kelpů. Lze vidět patrný evoluční trend přechodu od malého diskovitého holdfastu u Chordaceae se sporangii v rámci provazcovité stélky, k většímu diskovitému holdfastu s již formovanými sori u *Aureophycus aleuticus,* až po odolnější rhizoidální holdfast u většiny moderních kelpů se specifickou lokalizací sporofylů nesoucích sori (Kawai et al., 2013; Lane et al., 2006). Tyto typy tělního uspořádání reflektují změny v typu osidlovaného prostředí, velikosti sporofytu, či životnosti jednotlivých skupin kelpů během evoluce (Kawai et al., 2013; Starko et al., 2019).

Uvnitř sporangií dochází meioticky, a poté mitoticky ke vzniku spor s přesným poměrem pohlaví 1:1 (samčí : samičí) (Graham et al., 2007b). Množství vyprodukovaných spor je obrovské a jeden dospělý kelp (*M. pyrifera*) jich je odhadem schopen vyprodukovat okolo 100 miliard (Schiel & Foster, 2015). Po uvolnění zoospor do vodního sloupce hledají vhodné místo k přisednutí pro vytvoření stádia gametofytu. Spory jsou schopny aktivního pohybu pomocí dvou bičíků, nicméně účinnost jejich disperze závisí principiálně na výšce vypuštění ve vodním sloupci, rychlosti vlastní sedimentace a

pohybu vodních mas, jimiž mohou být unášeny kilometry daleko (Wernberg et al., 2019; Wernberg et al, 2023). Po navázání kontaktu se skalnatým dnem zoospora odhodí bičíky (Hurd et al., 2014) a poté se fixuje k podkladu pomocí adhezivních látek vyloučených ze svých vezikul (Henry & Cole, 1982). Z přisedlé spory vyklíčí vláknitý samčí nebo samičí gametofyt. Samičí gametofyt je větší a méně větvený. Při zralosti vytváří oogonium s oocytem. Samčí gametofyt je naopak menší a hustěji větvený. Po dozrání produkuje antheridia, v nichž vznikají antherozoidy (Mabin et al., 2013). Akt oplození je zde striktně vázán na chemickou signalizaci. Při vysunutí vajíčka z oogonia je do okolí uvolněn feromon lamoxiren, na nějž blízké samčí gametofyty reagují vypuštěním zoidů, které ho využívají i k lokalizaci oocytu (Graham et al., 2007b). Protože je dosah feromonu dle Schiel & Fostera (2015) extrémně omezený (~0,5 mm), je pro úspěšné oplození kriticky důležité, aby původní zoospory dopadly a usadily se ve vysoké hustotě těsně vedle sebe (optimálně >1 spora na mm²), v případě *Macrocystis* a *Pterygophora* (Reed, 1990). Splynutím antherozoidu s vajíčkem vzniká diploidní zygota, která se ihned začíná dělit a vyvíjí se z ní mladý sporofyt. Takové mikroskopické sporofyty, ale i gametofyty, mohou vyčkávat v podrostu i několik týdnů či měsíců a fungují jako rezervoár připomínající semennou banku terestrických rostlin (Hoffmann & Santelices, 1991). Když dojde k dostatečně vhodným podmínkám, například v podobě dostatečného přísunu světla a živin, sporofyt rapidně roste a mění se ve velikou makroskopickou rostlinu a cyklus se uzavírá. (Wernberg et al., 2019b; Wernberg et al., 2023).



Obr. 4 – Životní cyklus kelpu *Nereocystis luetkeana,* převzato od Roethler et al. (2025)

Ačkoliv laminariální chaluhy sdílejí stejné reprodukční schéma, jednotlivé druhy vykazují různou variabilitu v délce jejich života. Mnoho druhů je dlouhověkých neboli pereniálních a stádium sporofytu má potenciál žít i několik dekád (Wernberg et al., 2023). Mezi nimi jsou často druhy tvořící podrostová společenstva (ang. stipitate kelps), například druhy jako *Pterygophora californica* nebo *Eisenia arborea* (Schiel & Foster, 2015). Pereniální jsou také lesotvorné druhy z rodů *Laminaria* (např. *Laminaria hyperborea*) a *Ecklonia* (např. *Ecklonia radiata*) místy se dožívající 10–11 let. (Pedersen et al., 2012; Wernberg et al., 2019a). Ukazuje se, že délka dožití je u některých druhů (např. *Macrocystis porifera, Ecklonia radiata,* či *Laminaria hyberborea*) mimořádně plastická a může se lišit v rámci druhu, typicky v odlišných geografických lokalitách s rozdílnými podmínkami (Buschmann et al., 2006; Wernberg et al., 2019b). Jiné kelpy jako rody *Saccorhiza* či *Nereocystis* (Maxell & Miller, 1996; Assis

et al., 2017) jsou jednoleté, anuální. Tato strategie jim oproti vytrvalým kelpům, mimo jiné, umožňuje vyhnout se mnoha biotickým a abiotickým stresorům během určitých částí roku v podobě mikroskopických stádií (Schiel & Foster, 2015).

Strategie vegetativního množení je na rozdíl od mnoha jiných zástupců hnědých řas u řádu Laminariales extrémně vzácná. Kelpy se totiž nejpravděpodobněji vyvinuly primárně jako organismy bez schopnosti vytvářet klony, u kterých je klíčové investovat do tvorby spor a sexuální reprodukce (Demes & Graham, 2011). Strategie je velmi odvozená, u jednotlivých taxonů vznikla nezávisle a existuje nejspíše jen jako mechanismus adaptace na různé životní podmínky. Ze všech laminariálních chaluh je totiž schopnost vegetativního šíření (obvykle pomocí plazivých kauloidů) doložena pouze u 7 druhů napříč 3 čeleděmi. Mezi tyto vzácné výjimky patří například druhy *Saccharina sessilis*, *Ecklonia stolonifera* nebo hlubokomořská *Laminaria rodriguezii*. Nicméně pozoruhodným jevem je tzv. klonální polymorfismus u druhů jako *Macrocystis pyrifera* (konkrétně u ekoformy zvané *Macrocystis integrifolia*) či *Dictyoneurum californicum*. Tyto kelpy se dokážou šířit vegetativně v mělkých, vlnobitím silně narušovaných vodách, ale v typičtějších hlubších oblastech rostou jako standardní neklonální jedinci (Graham et al., 2007b; Demes & Graham, 2011).

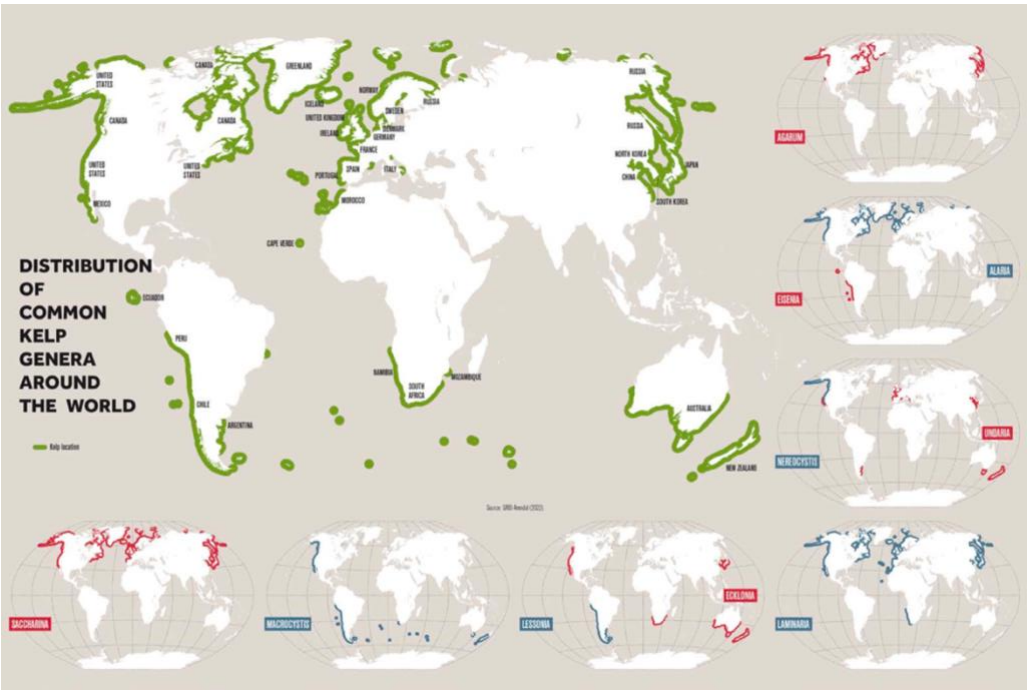
2.4 Geografické rozšíření

Společenstva kelpů tvoří nejrozsáhlejší pobřežní ekosystémy s nějakou formou vegetačního pokryvu, a to podél 22–30 % světových pobřeží. Ekosystémy tedy zabírají okolo 1,4–2 miliony km^2, což při srovnání s např. korálovými útesy představuje území 5–10x rozsáhlejší (Jayathilake & Costello, 2020; UNEP, 2023). Tam, kde kelpy porostou, záleží na interakci mezi dostupností živin, světlem a sezonalitou teplot mořské vody (Steneck et al., 2002). Kelpům se daří primárně v chladných vodách středních zeměpisných šířek (zhruba 40°–60°) v rámci obou hemisfér a v zónách výstupného proudění (ang. upwelling)(Steneck et al., 2002). Tato oblast šířek mírného pásu je definována jejich fyziologickými limity. Směrem k pólům je jejich rozšíření omezováno zvyšujícím se nedostatkem světla, či přítomností mořského ledu (Steneck & Johnson, 2014), který kelpy mechanicky obrušuje a rozvířuje sediment ve vodním sloupci (Filbee-Dexter et al., 2019). Směrem k rovníku jsou kelpy limitovány příliš vysokou teplotou vody litorálu, nedostatkem živin, zvýšenou predací herbivory (Vergés et al., 2016) a konkurencí jiných řas, jako je rod *Sargassum* (Steneck & Johnson, 2014).

Diverzita laminariálních chaluh není na světě rozložena rovnoměrně, což ukazuje i rozšíření jednotlivých rodů (Obr. 5). Centrem druhové diverzity je severozápadní Pacifik (Bolton, 2010), kde se vyskytuje přes 50 druhů kelpů (Steneck & Johnson, 2014). Severovýchodní Pacifik je pak oblastí s nejvyšší diverzitou vyskytujících se rodů (20 rodů s 44 druhy) dle Steneck a Johnson (2013), z nichž ale většina má u kelpů monotypický charakter (Steneck et al., 2002). Dle Teagle et al. (2017), dokonce 63 % všech popsaných druhů kelpů spadá do pouhých pěti rodů (*Alaria*, *Laminaria*, *Saccharina*,

Ecklonia a *Lessonia*), v rámci kterých se většina vyskytuje primárně na severní polokouli (Obr. 5). Lze tedy pozorovat výrazný nepoměr mezi severní a jižní polokoulí, co se týče druhového rozšíření. Na severní polokouli nacházíme drtivou většinu kelpových druhů, kdežto na jižní pouze zlomek. Prapůvodní kelpy totiž evolučně pocházejí právě ze severozápadního Pacifiku, konkrétně z vod severního Japonska u ostrova Hokkaido (Bolton, 2010). Pozdější obrovská diversifikace do podoby moderních komplexních forem kelpů, tvořících lesy, se odehrála na pobřeží Aljašky a severovýchodního Pacifiku, avšak vývoj některých taxonů, jako je rod *Saccharina,* probíhal zpátky v asijských vodách (Kawai et al., 2016; Starko et al., 2019). Proto se kelpy vyskytují primárně na severní polokouli, kdežto jižní polokouli osídlily některé druhy až sekundárně (Bolton, 2010; Estes & Steinberg, 1988).

Rozšíření kelpů sahá až k Arktidě, avšak nikoliv k pobřeží samotné Antarktidy. Kelpy zde byly totiž nejspíše poraženy evolučně staršími, hnědými řasami z řádu Desmarestiales, které území obsadily



Obr. 5 – Globální distribuce kelpového ekosystému a několika kelpových rodů, převzato od Wernberg et al. (2023)

dříve (Steneck et al., 2002). Některá společenstva dokázala osídlit na kelpy atypické zeměpisné šířky – tropické oblasti. Taková společenstva kelpů jsou schopna růst v hlubokých vodách Brazílie, Kapverd, Galapág a jinde, díky tzv. fenoménu izotermní submerze (Graham et al., 2007a) o kterém pojednává poslední kapitola. Hlubokomořsky vázané druhy jako *Laminaria abyssalis* (Marins et al., 2014), stejně jako velká řada litorálních druhů kelpů, jsou často zároveň endemity daného regionu (Schiel & Foster, 2015) nebo dokonce konkrétní lokality, jako v případě extrémního endemismu druhu *Eisenia desmarestioides,* vázaného pouze na vody mexického ostrova Guadalupe (Bolton, 2010).

V současnosti mezi nejrozšířenější rody patří *Macrocystis*, jehož jediný druh pokrývá největší plochu kelpových lesů (Mora-Soto et al., 2020), dále rod *Laminaria,* dominující společenstvům severní

polokoule (Steneck & Johnson, 2014) a rod *Saccharina,* který je významný z hlediska kultivované biomasy (Hu et al., 2023). Rody *Lessonia* a *Ecklonia* se zase staly klíčovou součástí společenstev jižní polokoule (Bolton, 2010).

3 Vliv teploty na rozšíření a ekologii kelpových společenstev

3.1 Teplota jako zásadní abiotický faktor

Zvyšování povrchové teploty mořské vody je jedním z nejvýznamnějších faktorů, který determinuje rozšíření kelpových ekosystémů (Steneck et al., 2002; Smale, 2020) a jeho kontinuální narůstání má široký negativní dopad i na ekologii společenstev (Simonson et al., 2015). Globální metaanalýza od Roethler et al. (2025) toto potvrzuje a říká, že oteplování oceánů má silně negativní dopad na všechna kelpová stádia a zasahuje je na mnoha fyziologických úrovních – od růstu, reprodukce až po samotné přežití. S rostoucí teplotou v okolí kelpu totiž začíná prudce narůstat rychlost respirace rostliny a fotosyntéza ji nestihá kompenzovat. Dochází tedy ke stavu, kdy metabolické náklady převýší energetické zisky a dojde k deficitu energie (Wernberg et al., 2016a), potřebné pro růst a běžné fungování organismu, což vede k jeho postupnému oslabování (Simonson et al., 2015). Takové prostředí pro kelpy téměř vždy současně znamená i hladovění, kvůli kritickému nedostatku dusičnanů v důsledku teplotní stratifikace (Dayton et al., 1999; Steneck et al., 2002).

Přímé negativní dopady teplotního stresu mají za důsledek poškození fyziologie a buněčné struktury kelpových tkání, která poté ztrácí pružnost a mechanickou pevnost (Simonson et al., 2015). Takto oslabené kelpy jsou pak jednodušeji erodovány a odtrhovány, např. vlivem vlnobití (Simonson et al., 2015) a může dojít i k rozsáhlému a rapidnímu odumírání celých lesů (Filbee-Dexter et al., 2020). Přímo teplotou je ovlivněno také rozmnožování a vývoj mikroskopických a ranných kelpových stádií, jako jsou zoospory, gametofyty či mladé sporofyty (Bartsch et al., 2013; Fales et al., 2023). Zvýšené teploty mění načasování a celkový průběh rozmnožovacích procesů – negativně ovlivňují zejména produkci, uvolňování a úspěšnost usazování spor, stejně jako maturaci gametofytů a následný vývoj nových sporofytů (Muth et al., 2019; Farrugia Drakard et al., 2023).

Vedle přímých fyziologických dopadů je stabilita kelpových ekosystémů narušována nepřímými efekty teplotního stresu, skrz změnu dynamiky biotických interakcí a ekologické rovnováhy v ekosystému (Filbee-Dexter & Wernberg, 2018; Smale, 2020). Oteplování spouští tzv. tropikalizaci temperátních pobřeží, kdy do původně chladnějších oblastí expandují tropičtí a subtropičtí herbivoři (zejména ryby rodů *Siganus, Kyphosus Prionurus*), kteří dokážou kelpové lesy efektivně spást a držet takové prostředí v degradovaném stavu (Vergés et al., 2016). Tento predační tlak je navíc umocněn tím, že zvýšená teplota zrychluje metabolismus, a tím i míru konzumace u invazních herbivorů, zatímco přirození predátoři herbivorů (např. langusty) mohou v teple naopak svou aktivitu utlumit (Provost et

al., 2017). Teplá voda rovněž zvyšuje virulenci patogenů (Campbell et al., 2012) a urychluje růst invazivních epifytů (např. mechovky *Membranipora membranacea*), jenž stélku kelpů porůstají, stíní a podstatně zvyšují jejich náchylnost k mechanickému odtržení při vlnobití (Filbee-Dexter & Wernberg, 2018). Uvolněný prostor na světle, v oslabeném společenstvu pak urychleně zabírají vláknité, dno porůstající řasy (ang. turf algae), jejichž expanze je teplem (a často i souběžnou acidifikací) přímo podporována (Smale et al., 2013; Straub et al., 2019). Tyto kobercovité řasy následně intenzivně zadržují sediment, a tím fyzicky blokují dno, čímž znemožňují uchycení nových kelpových spor a celý ekosystém tak podléhá degradaci (Pessarrodona et al., 2021; Carranza et al., 2024).

Hranice, při níž se teplota stává stresujícím faktorem, závisí na síle a trvání oteplení, a také na teplotním optimu a fyziologické toleranci daného kelpu, přičemž tyto parametry jsou druhově specifické (Assis et al., 2017; Wernberg et al., 2023). Pro jedince, kteří se vyskytují pod jejich teplotním optimem má zvýšení teploty pozitivní přímý účinek, a to například v podobě rychlejšího růstu a celkové vyšší produktivity (Wernberg et al., 2023). Naopak negativní, až fatální přímý efekt má zvýšení teploty vody na jedince, vyskytující se uvnitř a nad svým teplotním optimem (Simonson et al., 2015; Filbee-Dexter et al., 2020). Horní limity tolerance kelpových sporofytů, v jarních a letních měsících, sahají od zhruba 15,8 °C (u chladnomilných arktických druhů) až po téměř 25 °C (u mírně teplomilných zástupců) v závislosti na druhu (Assis et al., 2017). Gametofytní stádia vykazují v tomto ohledu obecně zvýšenou odolnost vůči teplotnímu stresu než stádia sporofytní, a to s rozdílem 1 až 7 °C (Dieck, 1993). Extrémně chladnomilné druhy, jako například *Laminaria solidungula* či *Hedophyllum nigripes*, které se vyskytují podstatnou část roku v teplotách od –1,5 do 5 °C (Dieck, 1993), mají optima v 5–10 °C, kterých dosahují v letních měsících. Dokáží ale krátkodobě tolerovat teploty do 16–18 °C (Franke et al., 2021). Předpokládá se, že arktickým kelpům nadcházející oteplení do jisté míry pomůže častěji se dostat do optima a zvýšit tím svou biomasu (Filbee-Dexter et al., 2019). Zároveň jsou arktické druhy jako *Hedophyllum nigirpes* jedny z nejvíce ohrožených, jelikož nemají kam dále posouvat svůj areál, jak kvůli geografické poloze (Goldsmit et al., 2021), tak kvůli kompetici s temperátnějšími kelpy, migrujícími na jejich lokality při oteplení (Filbee-Dexter et al., 2019; Cavanaugh et al., 2023).

Co se týče zvládání nejen teplotního stresu, kelpy vykazují nezanedbatelnou vnitrodruhovou variabilitu mezi populacemi, zapříčiněnou jejich fenotypovou plasticitou, či genetickou diferenciací, nebo oběma faktory současně (Roethler et al., 2025). U mnoha široce rozšířených druhů kelpů, kde tento jev lze pozorovat, se míra tolerance vůči teplotnímu stresu jeví jako specifická pro danou oblast výskytu (Cavanaugh et al., 2023; Roethler et al., 2025). V závislosti na lokálním prostředí, ze kterého populace pochází, se u kelpů vyvinuly lokálně adaptované populace, neboli tzv. teplotní ekotypy (Müller et al., 2008; King et al., 2019). Jedinci některých druhů žijící v teplejších oblastech vykazují zvýšenou míru odolnosti na vyšší teploty. Ve studii od Liesner et al. (2020), u populace *Laminaria digitata,* jedinci žijící na jižním okraji populace vykazovali nižší citlivost na teplotní stres než jedinci v centru dané

populace. Dále populace druhu *Saccharina latissima* ze souostroví Špicberků reagovala podstatně hůře na zvýšenou teplotu, než stejnodruhová populace ze Severního moře (Müller et al., 2008). Na západním pobřeží Austrálie, u druhu *Ecklonia radiata* byla vlivem chronického teplotního stresu dokonce pozorována úprava metabolismu, kdy jedinci na severu populace utlumili svou metabolickou aktivitu, aby zůstali v kladné energetické bilanci a přežili, avšak ztratili schopnost resilience vůči náhlým disturbancím, jako jsou bouře nebo náhlé vlny veder (Wernberg et al., 2010; Wernberg et al., 2016b). Taková přizpůsobení, či trade-offs jsou značně variabilní napříč druhy (Roethler et al., 2025) a některé druhy se lokálním teplotám nejspíše neumějí přizpůsobit (Muth et al., 2019). Populace kelpu *Nereocystis luetkeana* rostoucí v teplejších oblastech byly totiž k vyšším teplotám (21 °C) zcela stejně náchylné jako populace ze studených oblastí (Fales et al., 2023).

3.2 Teplotní anomálie a predikce budoucího rozšíření kelpových společenstev

Vedle pozvolného oteplování představují pro kelpová společenstva největší hrozbu krátkodobé teplotní extrémy – zejména mořské vlny veder (ang. marine heat waves – MHWs) a anomálie spojené s ENSO (ang. El Niño – southern oscillation) (Beas-Luna et al., 2020; Spiecker & Menge, 2022). Během teplé fáze El Niño dochází k oteplení povrchových vod a potlačení výstupného proudění. V oblastech, kde se nevyskytují takové zóny, jako např. u jizápadního pobřeží Austrálie (Wernberg et al., 2010), nastává v létě pro kelpy největší teplotní krize, oproti zónám, kde upwelling udržuje optimální podmínky celoročně a zmírňuje efekty teplejších nízkých šířek (Steneck & Johnson, 2014), jako např. u pobřeží Kalifornie či Chile. Tam při narušení výstupného proudění anomáliemi El Niño kelpy snadno odumřou (Steneck et al., 2002). Tento fenomén bývá v severovýchodním Pacifiku často doprovázen ničivým vlnobitím a bouřemi, které vytrhávají obrovské plochy oslabených porostů (Cavanaugh et al., 2019). Šanci zregenerovat mají kelpy v pozdější fázi La Niña, kdy se navrací chladná voda s potřebnými živinami a upwelling se obnoví (Dayton et al., 1992). Mořské vlny veder, jejichž frekvence, intenzita a délka trvání celosvětově stoupá, pak velmi rychle překračují letální prahy kelpů (Filbee-Dexter et al., 2020). V případě populací *Macrocystis pyrifera* dosahovala mortalita sporofytů po teplotních anomáliích i 100 % (Graham et al., 2007b). Tyto události tak způsobují náhlé plošné úhyny a často spouští nevratné posuny ekosystému, kdy jsou zdevastované kelpové lesy trvale nahrazeny koberci vláknitých řas nebo ježovkovými pustinami (Straub et al., 2019).

Globální distribuční modely předpovídají v důsledku oteplování oceánů posun kelpových společenstev směrem k pólům a do větších hloubek, přičemž celková globální rozloha kelpových lesů se má snížit o ~15 % k letem 2090–2100 (Assis et al., 2024). Zatímco v polárních oblastech může oteplení zpřístupnit nové lokality a vést k expanzi temperátních druhů na úkor úzce arktických druhů (Filbee-Dexter et al., 2019), na teplejších okrajích areálů populací, tedy bližších k rovníku, modely předpovídají drastický ústup. Hrozí zde lokální vyhynutí a nevratná ztráta klimatických refugií, což by

znamenalo podstatný úbytek celosvětové genetické diverzity (Assis et al., 2017). V závislosti na klimatických emisních scénářích (RCP) se do roku 2100 předpokládají výrazné změny v distribuci kelpového biomu. V Austrálii hrozí u hlavních druhů, při optimistickém emisním vývoji (RCP 2.6), průměrná ztráta areálu o 62 %. Při středním vývoji emisí (RCP 6.0) pak druhu *Macrocystis pyrifera* hrozí úplné vyhynutí a druh *Ecklonia radiata* se pravděpodobně stáhne pouze na jižní pobřeží Austrálie (Martínez et al., 2018). Podobný trend vykazuje Severní Atlantik, kde i při optimistickém scénáři (RCP 2.6) hrozí řadě druhů, jako *L. hyperborea, S. polyschides*, až úplné vymizení z jejich nejjižnějších refugií, zatímco druhy *Saccharina latissima* či *Laminaria ochroleuca* pravděpodobně expandují do chladnějších arktických a severoevropských vod (Assis et al., 2017; Franco et al., 2018). V Japonsku se do roku 2090 při silném oteplení (scénář RCP 8.5) odhaduje pokles celkového areálu tamějších druhů o 75 až 100 %, přičemž šesti z celkových jedenácti druhů hrozí riziko úplného vyhynutí (Sudo et al., 2020).

Nadějí pro únik před teplotními stresory, a tedy nadějí pro přežití ustupujících populací mohou být lokální hlubokovodní refugia. Tam v závislosti na dané oblasti mohou kelpy dle modelů ustoupit do větších hloubek, kde naleznou chladnější a stabilnější prostředí k životu, jako nedávno nalezené populace druhů *Ecklonia radiata* na severním pobřeží Austrálie (Davis et al., 2021), nebo *Laminaria ochroleuca* a *Macrocystis pyrifera* (Assis et al., 2024). Rozsah těchto změn a ztrát však bude silně záviset na tom, jak budou koncentrace emisí způsobující oteplování oceánů v budoucnu postupovat (Goldsmit et al., 2021).

4 Vliv ostatních abiotických faktorů

4.1 Světlo a UV záření

Světlo představuje pro kelpy esenciální environmentální faktor, který nejen dodává energii pro fotosyntézu, ale jakožto jeden z hlavních faktorů (spolu s živinami teplotou) určuje jejich výskyt (Steneck et al., 2002), který se často nachází v úrovni dosahu pouhého 1 % povrchového záření (Lüning, 1990). Také fyziologické procesy, jako reprodukční cyklus, jsou do jisté míry řízeny světlem. Modrá složka světla funguje jako obligátní spouštěč pro gametogenezi a úspěšnou sexuální reprodukci (Müller et al., 2008), zatímco fotoperioda fyziologicky reguluje růst a tvorbu spor (Wernberg et al., 2023). V lesích, kde dospělé sporofyty tvoří husté porosty, kelpy redukují dopadající světlo o 90 až 99 %, v závislosti na typu tvořené stélky (Teagle et al., 2017). Světlo se tak stává hlavním činitelem v rámci vnitrodruhové i mezidruhové kompetice (Steneck & Johnson, 2014). Mikroskopická stádia a juvenilní sporofyty v podrostu často přežívají v latentním stavu a jejich růst je odstartován až propuštěním náhlého světelného okna po protržení souvislé klenby u hladiny vlivem disturbance (Hoffmann & Santelices, 1991).

Naopak nadměrná intenzita fotosynteticky aktivního záření (PAR) a ultrafialového záření (UV) představuje silný stresor způsobující fotoinhibici, oxidativní stres, poškození chloroplastových membrán a fotosystémů a změnu exprese DNA (Farrugia Drakard et al., 2023). Vůči tomuto fotopoškození jsou zdaleka nejnáchylnější mikroskopická vývojová stádia (Müller et al., 2008), u nichž k letálnímu poškození a neschopnosti zotavení se dochází již po 8 hodinách expozice zářením UV–A a po pouhých 4 hodinách expozice zářením UV–B (Farrugia Drakard et al., 2023). Dospělé sporofyty naproti tomu dokážou výkyvům a přesvětlení mnohem lépe odolávat, díky obecně vyšší strukturální ochraně a schopnosti přesouvat produkty fotosyntézy z exponovaného povrchu směrem dolů k neosvětleným částem rostliny (Spiecker & Menge, 2022), jako u *M. pyrifera* (Schiel & Foster, 2015).

4.2 Sedimentace a zákal

Sedimentace a s ní spojená turbidita představují pro kelpové lesy poměrně komplexní abiotický stresor s primárními i sekundárními dopady. Zákal omezuje průnik světla vodním sloupcem, což snižuje primární produkci a tlačí tak kelpy do mělčích stanovišť (Blain et al., 2021). V polárních a subpolárních oblastech je tento zákal často umocněn táním ledovců, které do pobřežních vod vypouští sladkou vodu a terestrický sediment, což může odbourat světelné zisky z úbytku zalednění nad kelpovým lesem, jelikož kelpy často na situaci reagují fatálně (Goldsmit et al., 2021). Fyzické usazování částic je kritické zejména pro mikroskopická vývojová stádia (spory a gametofyty), kterým mechanicky blokuje substrát a poškozuje je mechanicky – obrušováním (ang. scour effect) (Dayton, 1985). Nahodilé události typu sesuvů půdy mohou dospělé porosty lokálně zahubit a fyzicky zablokovat substrát (Schiel & Foster, 2015), ale populace kelpů mají schopnost se překvapivě rychle zotavit, pokud jsou disturbance krátkodobé (Farrugia Drakard et al., 2023). Na takto narušených místech pak rychle expandují vláknité kobercovité řasy, které ve svých porostech vysoce zachytávají sediment, a tím zamezují uchycení kelpových spor a blokují ekosystém v degradovaném stavu (Pessarrodona et al., 2021). Sedimentace však přináší i paradoxní výhody. Částice sedimentu na mělčinách tvoří fyzický filtr, který chrání pletiva před fotopoškozením z nadměrného UV záření (Farrugia Drakard et al., 2023). Dále písčité nánosy usazené mezi skalisky představují nevhodné prostředí pro kelpy spásající ježovky, což snižuje jejich abundanci (Ricart et al., 2025). Míra tolerance k sedimentaci je druhově specifická (Dayton, 1985). Zatímco mikrostádia druhu *Macrocystis pyrifera* jsou vůči správnému přisedání ke dnu velmi zranitelná (Hoffmann & Santelices, 1991), druh *Saccharina latissima* vykazuje vůči zákalu výjimečnou odolnost. Větší vrstva sedimentu u jeho zoospor dokonce zlepšuje chemotaxi, protože spory reagují na živiny navázané přímo na částečkách sedimentu, což stimuluje jejich uchycení k podkladu. Díky této adaptaci má *Saccharina latissima* potenciál v zakalených oblastech kompetičně vytlačit ostatní a zranitelnější druhy, jako např. *Alaria marginata* či *Nereocystis luetkeana* (Farrugia Drakard et al., 2023).

4.3 Dostupnost živin a eutrofizace

Dostupnost živin, z nichž pro kelpy je klíčovým makronutrientem rozpuštěný anorganický dusík (Smale et al., 2023) (zejména dusičnany, ale i amoniak a močovina) (Schiel & Foster, 2015), zásadně reguluje primární produkci a dynamiku kelpových společenstev. Důležitou roli však hraje také fosfor a možná i stopové prvky, běžně přítomné v mořské vodě (Dayton, 1985). Dostatečný přísun dusíku je důležitý pro tvorbu aminokyselin a fotosyntetických pigmentů, a tím pro udržení rychlého růstu kelpů (Fales et al., 2023). Míra schopnosti ukládání živin je druhově odlišná. Druhy jako *Saccharina latissima*, arktická *Laminaria solidungula* (Wernberg et al., 2023) nebo *Hedophyllum nigripes* (Franke et al., 2021) si dokážou vytvářet zásoby dusíku v kauloidu během na živiny bohatých zimních měsíců a využívat je v obdobích, kdy je dusíku v okolí nedostatek (např. z důvodu vyčerpání fytoplanktonem) (Filbee-Dexter et al., 2019; Franke et al., 2021). Naproti tomu *Macrocystis pyrifera* má kapacitu pro ukládání dusíku velmi nízkou (několik týdnů) a potřebuje tedy na téměř neustálý přísun živin (Graham et al., 2007b). Alternativním zdrojem nutrientů se může stát výše zmíněný amoniak, vylučovaný přisedlou epifaunou, který dokáže pokrýt značnou část dusíkové potřeby rostliny během na živiny chudého období (Hepburn & Hurd, 2005). Úspěšný příjem živin je navíc regulován lokální hydrodynamikou. Ta ztenčuje difuzní hraniční vrstvu kolem fyloidů, čímž usnadňuje a zrychluje transport živin do buněk (Zhu et al., 2021).

Obecně lze říci, že teplé oceánské vody jsou obvykle chudé na živiny (Assis et al., 2017), což je dalším důvodem odumírání makrořas, které se ocitnou v teplých vodách. Existuje tedy jistá negativní korelace mezi koncentrací živin a teplotou vody, kdy míra této korelace je dána oceánografií v konkrétní geografické oblasti (Steneck & Johnson, 2014). Vody kalifornského pobřeží jsou například ovlivněny silným sezónním výstupem chladných a na živiny bohatých vod (upwelling) a teplota vody tedy silně koreluje s množstvím živin (Schiel & Foster, 2015). Naopak vody jihovýchodní Austrálie a Tasmánie jsou ovlivněny přirozeně teplým a na dusičnany chudým Východoaustralským proudem (EAC), proudícím z jižního Pacifiku (Steneck & Johnson, 2014). Přísun živin zde nutně neurčuje upwelling, ale spíše horizontální střetávání dvou odlišných vodních mas – proudu EAC a chladnějších subantarktických vod bohatých na živiny. Pokles teploty v této oblasti tedy neindikuje vysoký příjem živin, ale spíše momentální převahu chladnějších jižních vodních mas nad těmi z proudu EAC. Povrchová teplota moře zde tak vykazuje pouze slabě negativní korelaci s koncentrací dusičnanů (Mabin et al., 2013). Koncentrace živin se tedy jeví jako citlivá i na globální změnu klimatu. Současné studie ale nejsou zcela jednotné v tom, zda zvýšení hladiny živin dokáže kelpy před termálním stresem ochránit. Fernández et al. (2020) ukazují, že dostatečná zásoba dusíku může do jisté míry zvýšit tepelnou toleranci kelpu *M. pyrifera* a oddálit letální dopady oteplování. Avšak studie dle Fales et al. (2023) zjistila, že samotná limitace dusíkem nebyla pro kelpy *Nereocystis luetkeana* a *Saccharina latissima* v krátkém časovém horizontu zničující, ale při teplotním stresu (21 °C) zvýšené dávky dusíku naopak snížily teplotní resilienci. A co se týče gametofytů a mladých sporofytů, studie dle Muth et al. (2019)

prokázala, že příčinou selhání jejich vývoje je výhradně vysoká teplota, nikoliv samotný nedostatek živin.

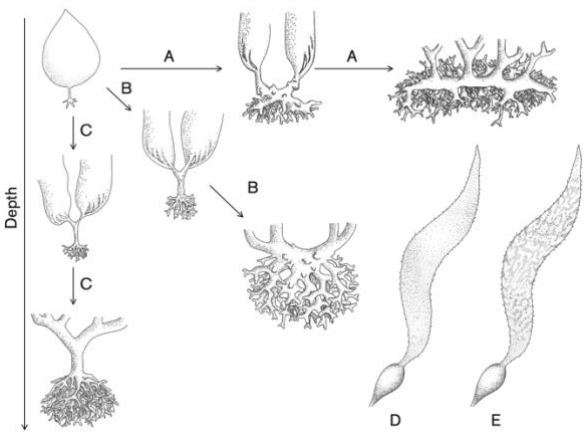
Eutrofizace vody má na kelpová společenstva převážně lokální dopady. Je totiž způsobována hlavně lidskou činností, a to vlivem intenzivního zemědělství, akvakultury či vypouštění odpadních vod. Způsobuje zakalení vodního sloupce a vyvolává rozsáhlé vodní květy fytoplanktonu, které kelpům blokují přístup ke světlu (Wernberg et al., 2023). Eutrofizace navíc také mění kompetiční rovnováhu ve prospěch rychle se množících vláknitých řas porůstajících dno (Pedersen & Borum, 1997), nebo také poskytuje ideální podmínky pro šíření invazivních řas, jako je kelp *Undaria pinnatifida* (Epstein & Smale, 2017). Kelpy ale díky své vysoké produktivitě a rychlému nárůstu biomasy odčerpávají z vody významné množství dusíku a fosforu, čímž stabilizují ekosystém. Rody *Macrocystis, Nereocystis, Laminaria* či *Ecklonia* dokážou z vodního sloupce odstranit odhadem 148 až 1900 kg dusíku a 8 až 216 kg fosforu na hektar za rok. Takovým vychytáváním živin přirozeně zmírňují eutrofizační tlaky a tlumí případné explozivní množení fytoplanktonu, které by jinak mohlo vést k anoxii (Smale et al., 2023).

4.4 Hydrodynamika

Pohyb vody je pro kelpy všudypřítomným abiotickým faktorem, který formuje jejich morfologii (Wernberg & Thomsen, 2005), určuje příjem živin (Noisette & Hurd, 2018), ale i ohrožuje jejich přežití (Pedersen et al., 2012). Mírné vlnobití má pro kelpové lesy pozitivní efekt, protože narušuje a ztenčuje difuzní hraniční vrstvu na povrchu fyloidů, čímž stimuluje příjem anorganického uhlíku a rozpuštěných živin z okolní vody. Vlny také hýbou rostlinami, což má důležité ekologické důsledky, například když vlny pohybují hustými povrchovými klenbami a propouštějí tak potřebné světlo pro jedince v podrostu ekosystému (Pedersen et al., 2012). Avšak silné vlnobití představuje pro kelpy významné ohrožení vedoucí až k vytržení celých rostlin včetně substrátu a potenciální spoušť kaskádovitých efektů, jako je například přemnožení spásačů (Dayton et al., 1992). Kvůli výskytu v prostředí s častým hydrodynamickým stresem se u kelpů vyvinula výrazná morfologická plasticita jakožto kompromis mezi tolerancí vůči vlnám a jejich celkovou produktivitou (Starko et al., 2020). V exponovaných oblastech kelpy tvoří obecně větší stélky, tlustší a užší čepele fyloidů, tlustší a delší kauloidy a mohutnější rhizoidy, aby minimalizovaly hydrodynamický odpor (Teagle et al., 2017). Naopak v chráněných zátokách tvoří široké a různě zvlněné čepele, které uměle zvyšují turbulence vody proudící přes jejich povrch, a tím kompenzují slabší přísun živin v klidné vodě (Roberson & Coyer, 2004). Studie dle Zhu et al. (2021) například ukázala, že druh *Saccharina latissima* dokáže pod vlivem vlnobití vytvářet specifické „pružinovité“ či vláknité tvary na povrchu fyloidu, jež mají za úkol maximalizovat zisk fotonů a živin právě v prostředích chudých na živiny.

Druh *Macrocystis pyrifera* se zdá jako nejvíce fenotypově plastický v přímé reakci na hloubku a hydrodynamický stres, kdy vytváří čtyři odlišné ekologické morfotypy (Obr. 6) (Demes et al., 2009).

V mělkých a silně exponovaných vodách do 10 m se vyskytuje ekotyp *M. integrifolia,* který má zploštělý růst a tvoří plazivou stélku s rhizoidy podél spodní části a dokáže se efektivně šířit i vegetativně. Také mělké vody obývá *M. angustifolia* s kopulovitými rhizoidy a větvením u jejich přechodu v kauloid. Ve středních a větších hloubkách (4–70 m) pak dominuje klasický ekotyp *M. pyrifera* s kuželovitými rhizoidy a obrovskými povrchovými klenbami. Specifickou adaptací na oblasti s výrazným oceánským prouděním je pak ekotyp *M. laevis*, který postrádá typické vrásnění na fyloidech a tvoří je dokonale hladké, čímž minimalizuje mechanický tah vody a snižuje riziko přetržení stélek (Graham et al., 2007b; Demes et al., 2009; Schiel & Foster, 2015). Experimenty dle Demes et al. (2009) přímo potvrdily, že jedinci přemístění z mělčin do větších hloubek dokážou změnit svou růstovou formu příchytného orgánu na ekotyp *M. pyrifera.*



Obr. 6 – Ekologické morfotypy rodu *Macrocystis,* převzato od Schiel & Foster (2015)

Ačkoliv se v taxonomických databázích uvádí rod *Macrocystis* jako monotypický, nedávné celogenomové studie dle Gonzalez et al. (2023) tento koncept nabouraly, důkazem o existenci geneticky odlišných druhů vzniklých paralelní speciací. Na základě návrhu dle Lindstrom (2023) by tak severopacifické populace dříve označované jako *M. integrifolia* a *M. pyrifera* byly klasifikovány jako samostatný druh *Macrocystis tenuifolia*. Původní exempláře pro názvy *M. pyrifera* či *M. integrifolia* (případně *M. laevis*) totiž pochází z jižní polokoule a měly by tak zůstat vyhrazeny pro tamní linie (Lindstrom, 2023). Tato práce se přesto pro srozumitelnost drží dřívějšího rozřazení.

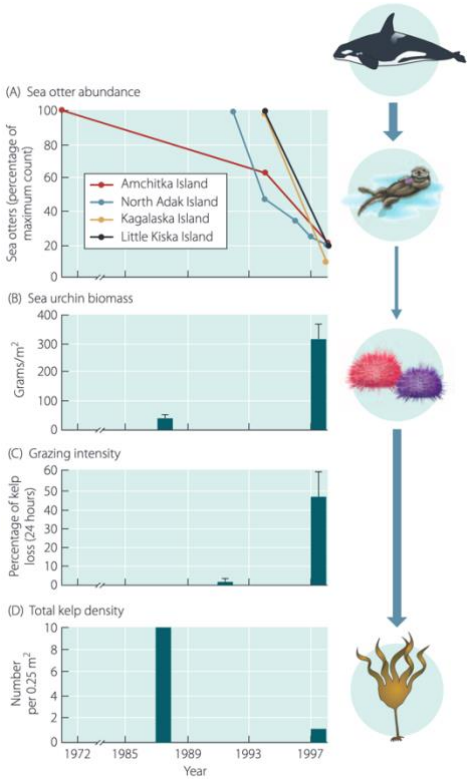
5 Hlavní biotické faktory ovlivňující kelpová společenstva

5.1 Herbivorie, potravní dynamika a trofické kaskády

Kelpové lesy patří mezi lokálně nejproduktivnější ekosystémy na planetě (Krumhansl et al., 2016) a samotné kelpové rostliny slouží jako důležitý potravní zdroj mnoha organismů, i těch mimo samotný ekosystém. Okolo 80 % ročně vyprodukované kelpové biomasy vstupuje do potravní sítě ve formě tzv. kelpového detritu jako částicová hmota (POC) a rozpuštěný organický uhlík (DOC) (Blain et al., 2021; Gilson et al., 2021; Smale et al., 2023). Pletiva chaluh mají ale vysoký poměr uhlíku vůči dusíku (C:N) (Teagle et al., 2017), a navíc obsahují obranné fenolické látky (např. florotaniny), které býložravce odpuzují (Estes & Steinberg, 1988). Následná degradace mikroorganismy tyto látky však odbourává a obohacuje kelpový detrit o dusík, čímž vzniká důležitý zdroj obživy pro společenstva filtrátorů a detritofágů (Leblanc et al., 2011), který navíc obohacuje oblast pobřeží, ale také vzdálenější,

a často na živiny chudá společenstva (např. hlubokomořské oblasti) (Smale et al., 2013). Tímto kelpová společenstva také nepřímo zvyšují celkovou sekundární produkci (Filbee-Dexter & Wernberg, 2018).

Množství spasené kelpové tkáně sice zaujímá menší podíl v rámci ročně vyprodukované biomasy, ale zato je přímá herbivorie akutním faktorem ohrožující samotnou existenci, a tedy i rozšíření kelpových ekosystémů (Vergés et al., 2016). Významnými spásači jsou mořské ježovky (např. druhy rodu *Strongylocentrotus,* nebo *Centrostephanus rodgersii*) (Byrnes et al., 2006), které dokážou při své populační explozi či úbytku kelpového detritu přejít z pasivních detritofágů na aktivní býložravce a rapidně přeměnit kelpové porosty na tzv. ježovkové pustiny (ang. urchin barrens) (Harrold & Reed, 1985). K vytvoření takové pustiny je zapotřebí vysoká hustota ježovek, kdy v určitém bodě jsou jedinci tak početní, že svou rychlostí množení a množstvím dostupné potravy ještě akcelerují přechod ekosystému do degradovaného stavu (Wernberg et al., 2019b). K opětovnému návratu kelpového lesa musí počet ježovek klesnout řádově níže, než při původní deforestaci (u Nového Skotska: 2 kg/m² pro vznik pustiny na 0,2 kg/m² pro obnovu společenstva) (Steneck & Johnson, 2014). Dalšími aktivními herbivory jsou rovněž plži (např. *Patella pelucida,* nebo spíše kelp oslabující *Lacuna vincta*) (Teagle et al., 2017) a korýši (Dayton, 1985). Tento globální fenomén úbytku kelpů vlivem spásání byl poprvé zaznamenán japonskými rybáři ve 30. letech 20. století a byl nazvývaný Isoyake, avšak rybáři tehdy nevěděli příčinu úbytku kelpových ekosystémů (Steneck et al., 2002).



Obr. 7 – Potravní dynamika Aljašských kelpových společenstev, převzato od (Steneck & Johnson 2014)

Zásadním stabilizačním mechanismem potravní dynamiky kelpových společenstev je top-down efekt (Obr. 7) (Estes et al., 2004). V oblastech, jako je severovýchodní Pacifik ho zajišťují právě mořské vydry (*Enhydra lutris*) (Reed et al., 2011). Tito predátoři efektivně loví ježovky, čímž signifikantně snižují jejich populace a umožňují přirozený růst kelpů. Naopak tam, kde byly vydry vyhubeny, se ježovky masivně přemnožily a kelpy podléhaly predaci (Estes et al., 2004). Přítomnost vyder evolučně ovlivnila kelpové druhy. Mořské vydry při lovu ve větších hloubkách ztrácejí více energie, takže u dna vznikají určitá refugia pro ježovky, na což hlouběji vyskytující se kelpy (např. *Agarum*) reagovaly větší investicí do chemické obrany, zatímco druhy blíže hladině (např. *Laminaria*), chráněné vydrami, investovaly do rychlého růstu a lepší schopnosti kompetice (Estes & Steinberg, 1988). V 90. letech 20. století tato dynamika zkolabovala, protože komerční lov zdecimoval velrybí populace, které byly hlavní kořistí kosatek (*Orcinus orca*). Ty tak musely změnit potravu a dle teorie nejspíše lovit menší

ploutvonožce, a to tuleně a lachtany (Estes et al., 2004). Jakmile ale klesly i počty těchto zvířat, kosatky byly nuceny začít lovit právě mořské vydry, čímž posunuly rovnováhu ekosystému ve prospěch ježovek (Estes et al., 2004). Dříve byly vydří populace také redukovány kožešinovým lovem (Steneck et al., 2002). Odolnost kelpového lesa vůči vzniku ježovkových pustin také závisí na jeho biodiverzitě (Byrnes et al., 2006). Druhově chudší systémy, jako zmíněný tříčlánkový u Aljašky, po ztrátě jediného vrcholového predátora okamžitě kolabují, zatímco například v jižní Kalifornii funguje vzájemná zastupitelnost predátorů ježovek (konkrétně pyskoun kalifornský, langusta kalifornská a vydra mořská) (Beas-Luna et al., 2020), kdy při zmizení jednoho, jeho místo zastoupí jiný, což umožňuje regeneraci kelpového ekosystému (Steneck et al., 2002). Ekvivalentní top-down kontrolu zajišťovaly v severním Atlantiku (Mainský záliv) predátoři jako treska obecná (*Gadus morhua)* a humr americký (*Homarus americanus)*, a u Tasmánie langusty druhu *Jasus edwardsii*, ale v současnosti je velikost populací těchto predátorů vlivem člověka mizivá (Steneck & Johnson, 2014). Abundance ježovek ale mohou klesnout i jinými přirozenými jevy, jako například vlivem bouří, patogenů nebo cíleným zásahem člověka a stejně tak se mohou i zvýšit, například díky teplotním anomáliím (Steneck et al., 2002).

Více ohrožená ježovkami jsou kelpová společenstva s výskytem ve středních zeměpisných šířkách a na severní polokouli. Na jižní polokouli je výskyt ježovek méně běžný a jejich populace se vyskytují spíše nahodile, nebo jsou přítomny v hlubších zónách . V budoucnu se intenzita herbivorie bude zvyšovat vlivem tropikalizace (Vergés et al., 2016), kdy migrující (sub)tropičtí herbivoři, hlavně tropické ryby (např. rody *Siganus, Kyphosus, Parma*), způsobují změnu v potravních řetězcích a neumožnují kelpům regenerovat, jelikož se zaměřují na živou tkáň a konzumují všechny kelpová stádia (Vergés et al., 2016). Některé teplomilné ryby mohou dokonce vykazovat zvýšenou toleranci ke konzumaci fenolických obranných látek (Estes & Steinberg, 1988).

5.2 Kompetice

V kelpovém společenstvu probíhá kompetice primárně o světlo, volný prostor k uchycení a o živiny (Teagle et al., 2017). Druhy kelpů s dominantní klenbou (např. *Macrocystis pyrifera, Ecklonia maxima,* ale i *Laminaria hyperborea* v letních měsících) (Pedersen et al., 2014; Teagle et al., 2017) redukují většinu světla v ekosystému, čímž potlačují fotosyntézu, růst a celkovou reprodukci vzrůstově nižších druhů kelpů (např. *Pterygophora californica a Laminaria farlowii*) (Dayton et al., 1992) a ostatních makrořas, ale i přisedlých bezobratlých živočichů (Schiel & Foster, 2015). Tato kompetiční dominance velkých kelpů je však závislá na okolních podmínkách. V ideálních podmínkách (zde během fáze La Niña) je klenba *Macrocystis* velmi hustá, takže jeho kompetiční schopnost vůči ostatním druhům je obrovská, zatímco při nedostatku živin (zde během fáze El Niño) klenba prořídne a šanci k růstu dostanou druhy kelpů v podrostu (Dayton et al., 1999). Pokud je ale dominantní klenba společenstva odstraněna (např. bouřemi), menší druhy, jako je *Pterygophora*, jsou schopny poměrně rychle vytvořit hustou klenbu. Při dostatku času pro jejich vývoj dokážou zpětně blokovat průnik světla k substrátu a

zcela tak zabránit novému uchycení a vývoji samotného *Macrocystis* (Dayton et al., 1992). Tato kompetiční dynamika představuje evoluční trade-off mezi schopností získávat světelné záření a odolností vůči fyzikálnímu stresu (Dayton et al., 1999). Druhy s dominantní klenbou sice vyhrávají boj o světlo, ale jsou mnohem zranitelnější např. vůči vlnobití nebo okusu herbivory. V oblastech s intenzivním vlnobitím se proto hierarchie obrací a dominanci přebírají nižší, ale odolnější druhy (např. *Pterygophora californica, Eisenia arborea, Dictioneurum californicum*) (Dayton et al., 1984). Kompetice také probíhá mezi sporami a gametofyty. Byla pozorována asymetrická inhibice mikroskopických stádií druhu *Macrocystis* ze strany *Pterygophora* (Reed, 1990). Je to vysvětlováno schopností druhu *Pterygophora californica* rychleji využívat zdroje nebo možná i aktivním vylučováním látek, kdy autoři zmiňují možnost kompetice pomocí feromonů, které narušují rozmnožování konkurenčních gametofytů (Reed, 1990).

Vedle samotného stínění existuje mezi kelpy kompetiční mechanismus tzv. zaplavení (ang. swamping), kdy kelpy uvolňují tak extrémní a lokálně koncentrované množství vlastních spor, že tím okolní prostor zcela zaplaví, a tím pak kompetičně potlačí jakékoliv případné uchycení cizích druhů (Dayton et al., 1984). Dalším z mechanismů mezidruhové kompetice u kelpů je tzv. efekt „švihání stélkami“, nebo efekt „zametání“ mořského dna (ang. whiplash effect), poháněný silou vln (Steneck & Johnson, 2014). Tento efekt způsobuje nepřetržitý zametavý či šlehající pohyb stélek kelpů o okolní substrát, čímž vytváří volný prostor kolem sebe, jelikož vytlačuje například přisedlé bezobratlé živočichy, jiné kelpové druhy nebo invazivní makrořasy ve svém dosahu (Dayton, 1985; Smale et al., 2013). Mimo funkce v kompetici o prostor zároveň zvyšuje obranu proti herbivorům, protože švihnutí stélky může zlomit ježovkám ostny, čímž jejich motivace ke spásání kelpu klesá. Tento jev byl pozorován například u druhu *Laminaria pallida* v Jižní Africe či u rodu *Lessoniopsis* (Dayton, 1985). Účinnost tohoto efektu lze pozorovat na hustotě kelpů ve společenstvu. Pokud se totiž hustota společenstva sníží, a tím se vzdálenosti mezi kelpovými jedinci zvětší (například při lidské sklizni), tento efekt viditelně slábne a herbivoři poté mají ke kelpům snadnější přístup (Carranza et al., 2024). Ve spojení s ostatními jevy typickými pro kelpy (rychlý růst masivních stélek, proces stínění nebo vnitřní obnova populace) je whiplash efekt jednou z pozitivních zpětných vazeb ekosystému kelpových lesů, což je dělá stabilními společenstvy se schopností se samo udržovat (Smale et al., 2023).

Co se týče vnitrodruhové kompetice, tak ta se nejintenzivněji odehrává v nejranějších fázích vývoje, kdy statisíce mikroskopických sporofytů soupeří o omezený prostor k růstu a dochází tak k samozřeďování (Graham et al., 2007b), podobně jako u terestrických rostlin. Pokud menší jedinci rostou v hustém porostu a jsou stíněni vyššími jedinci vlastního druhu, vede to u nich k drastické úmrtnosti (až 67–75 % ročně), zpomalení růstu a potlačení rozmnožování (Dayton et al., 1999; Pedersen et al., 2012). Během studie australských kelpových lesů dle Wernberg et al. (2010), kde dominuje druh *Ecklonia radiata* se zjistilo, že negativní vztah stínění v rámci vnitrodruhové kompetice nemusí vždy

platit, díky možné hypotéze stresového gradientu. Při teplotně stresujících podmínkách se vliv stínění totiž jeví jako pozitivní, jelikož chrání mladé jedince před ještě větším stresem ze slunečního záření a paradoxně jim umožňuje přežít. Takové otočení z kompetice na výslednou pomoc bylo v přírodě pozorováno obvykle jen na krátkých vzdálenostech s extrémní změnou podmínek (např. v přílivových oblastech), ale zde v rámci relativně mírného teplotního gradientu na teplejším okraji rozsáhlého společenstva (Wernberg et al., 2010).

5.3 Antropogenní činnost a invaze

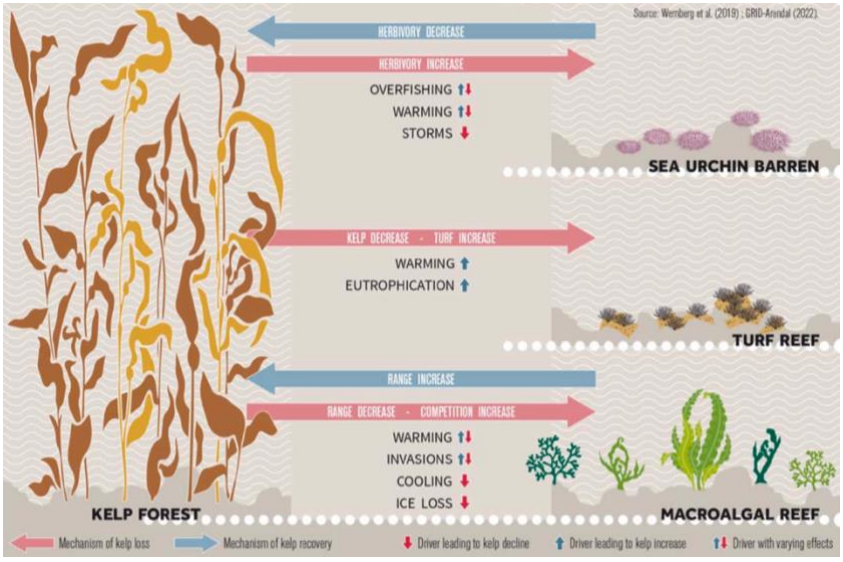
Distribuce a stav kelpových společenstev jsou bezesporu ovlivňovány zásahy lidské činností po celém světě (Krumhansl et al., 2016). Například sklízení kelpových rostlin lidem slouží k mnoha průmyslovým účelům, jako například k produkci různých alginátů, krmiv či potenciálního biopaliva (Smale et al., 2013). Problém může však nastat při neudržitelně vedeném komerčním sklízení divokých populací, které probíhá například v Chile a Peru (sklizeň *Lessonia* spp., a *M. pyrifera*) (Carbajal et al., 2022) nebo v některých oblastech Norska (sklizeň *Laminaria hyperborea)* (Wernberg et al., 2023). V Norsku a Chile ročně pro představu lidé sklidí kolem 130–200 tisíc tun kelpové biomasy (Smale et al., 2013). V těchto zemích se velmi často sklízí neudržitelnými, pro kelpy destruktivními metodami (Norsko – vlečné sítě, Chile – barreteo) (UNEP, 2023), a pro ekosystém to tak představuje ohrožení s řetězovými ekologickými dopady. Vzniká tak vhodné prostředí pro kompetici a invaze, a také se zkracuje průměrná životnost a velikost rostlin (Carranza et al., 2024). Takto neudržitelné sklízení vede k dlouhodobému úbytku kelpů na 4 roky i déle, přičemž při sklizni jsou navíc likvidovány habitaty organismů kelpového ekosystému (Carbajal et al., 2022), jejichž obnovení trvá podstatně déle (minimálně 6 let) než regenerace samotného kelpu (Wernberg et al., 2023). Naopak udržitelný přístup představuje například sklizeň v Jižní Africe, kde se ořezává pouze povrchová klenba, což společenstvu umožňuje plnou regeneraci do jednoho roku (Wernberg et al., 2023). Stejně tak Nový Zéland a Kalifornie již sklízejí pouze povrchové klenby (Schiel & Foster, 2015).

Nadměrným rybolovem (ang. overfishing) člověk decimuje populace vrcholových predátorů v rámci potravních řetězců kelpových ekosystémů (hlavně langusty a humry, také dravé ryby) (Steneck & Johnson, 2014), čímž podporuje tvorbu ježovkových pustin (Obr. 8), pro které je typická nízká biodiverzita a oproti lesům také mizivá produktivita (Filbee-Dexter & Scheibling, 2014).

Urbanizace pobřeží, splachy ze zemědělství a vypouštění městských i průmyslových odpadních vod má podstatný dopad na kvalitu vody (Teagle et al., 2017) a člověk tak reguluje výskyt kelpů zespodu (bottom-up). Nadbytek živin mění kompetiční dynamiku ve prospěch degradovaného ekosystému rychle rostoucích turfových řas (Obr. 8). Činnost spojená s urbanizací pobřeží zase zvyšuje množství sedimentů ve vodním sloupci, čímž znatelně snižuje propustnost světla a způsobuje tzv. tmavnutí pobřežních vod (ang. coastal darkening). To znamená významné potlačení primární produkce kelpů, a tím omezení růstu

neboli zabudovávání rozpuštěného uhlíku do kelpové biomasy, s tím že pokles světla o 63 % může znamenat redukci uhlíkové produkce až o 95 % (Blain et al., 2021).

Vypouštění balastních vod a budování přístavů nebo vlnolamů poskytuje ideální podmínky pro šíření nepůvodních organismů (Epstein & Smale, 2017; Teagle et al., 2017). Již zmíněný druh *Undaria pinnatifida* v mořích mnoha světových regionů (Itálie, USA, Velká Británie) úspěšně osidluje právě tyto člověkem vytvořené habitaty, odkud je pak schopna se oportunisticky šířit na preferovaný skalnatý substrát při oslabení kelpového společenstva, např. vlivem environmentálních změn (Obr. 8). *Undaria* totiž nedokáže kompetičně vytlačit kelpové druhy ve stabilním ekosystému (Epstein & Smale, 2017), jednak kvůli šlehacímu efektu kelpovými stélkami (ang. whiplash effect), druhak nedokáže růst ve zhoršených světelných podmínkách kelpového podrostu (Epstein & Smale, 2017). Podobný princip platí i pro další invazní makrořasy jako *Asparagopsis armata* (Piñeiro-Corbeira et al., 2024), *Sargassum muticum* (Schiel & Foster, 2015). Na západní pobřeží severního Atlantiku se vlivem člověka také rozšířila invazivní mechovka tvořící povlaky, *Membranipora membranacea*. Ta porůstá přímo stélky kelpů, způsobuje jejich chřadnutí, a to časem vede k odlamování klenby během bouří, což následně druhotně otevírá prostor pro další invazní druhy, jako pro invazivní zelenou řasu *Codium fragile* (Levin et al., 2002; Steneck et al., 2002). Tato řasa sice není moc kompetentní v boji o světlo, ale zato je méně chutná pro herbivory, oproti potenciálně sousedícím kelpovým druhům (Scheibling & Gagnon, 2006), což jí činí spolu s invazí mechovky *Membranipora* schopným kompetitorem kelpů během disturbancí. Úspěchu řasy *Codium* pomáhá i asynchronie růstových sezón kelpu a jí samotné. *Codium* totiž roste nejrychleji v létě a na podzim (kdy kelpy často trpí nedostatkem živin a jejich stélky bývají v důsledku toho hojně erodovány) (Scheibling & Gagnon, 2006) a v zimě se efektivně šíří fragmentací stélky (Levin et al., 2002).



Obr. 8 – Mechanismy vzniku alternativních ekosystémů na úkor těch kelpových, převzato z Wernberg et al. (2023)

Lidské pěstování řas v oceánu představuje udržitelný způsob získávání biomasy a snižuje tlak na přírodní lesy, ale představuje určité riziko v podobě úniku genů a následného křížení vyšlechtěných

řas s divokými populacemi. To by mělo nežádoucí dopad na odolnost a adaptibilitu přirozených populací a na komerční výnos populací kultivovaných. Toto se týká například hojně kultivovaného druhu *Saccharina japonica* nazývaného kombu (UNEP, 2023).

Patrně nejrozšířenější globální hrozbou indukovanou antropogenní činností je však pro kelpová společenstva rychlá globální změna klimatu (UNEP, 2023), způsobující oteplování povrchové vody oceánů a vyšší frekvence teplotních anomálií (Straub et al., 2019). Mimo fyziologického stresu kelpům způsobuje širokou škálu sekundárních vlivů (Michaud et al., 2022), jako je například již zmiňovaná tropikalizace pobřeží, či kompetiční zvýhodnění degradovaných ekosystémů (Obr. 8).

6 Fenomén izotermní submerze v ekologii a rozšíření kelpových společenstev

Přibližováním se k rovníku stoupá i průměrná teplota povrchové vody podél pobřeží a mizí tak vhodné podmínky pro přirozený výskyt kelpových společenstev. Ekologická nika kelpů se tedy v nižších šířkách posouvá do větších hloubek (okolo 30 až 236 m dle Graham et al., (2007a)), kde nalézají podobné teplotní podmínky jako v eufotické zóně temperátních pobřeží (Marins et al., 2014; Tempera et al., 2021). Tento fenomén, kdy se organismus přemisťuje do vyšších hloubek kvůli náchylnosti na vyšší teploty, se nazývá rovníková nebo izotermní submerze/zanoření (Lüning, 1990). Pro existenci těchto společenstev je nutná průzračná (oligotrofní) povrchová voda, která umožňuje průnik dostatečného množství světla do hlubších vrstev, a zároveň chladná hlubinná voda bohatá na živiny, která proudí pod stratifikovanou vrstvou teplé vody (Graham et al., 2007a).

Zjištění, že tropické vody nejsou pro kelpy absolutní bariérou, zásadně mění pohled na komplexnost jejich biogeografie a evoluce. Tradičně se přesně nevědělo, jak se rody jako *Laminaria, Ecklonia* nebo *Lessonia* dostaly ze severní polokoule na jižní (Graham et al., 2007). Je tedy možné, že právě tento pás hlubokovodních refugií mohl nebo stále může sloužit jako propojovací koridor (ang. tzv. stepping stones) mezi temperátními zónami obou polokoulí (Graham et al., 2007; Bolton, 2010; Marins et al., 2014). Existence hlubokomořských společenstev spolu s teorií přechodu kelpů přes rovník během pleistocenního ochlazení oceánu (Estes & Steinberg, 1988) by mohla přispět k lepšímu pochopení evoluční migrace kelpů ze severního Pacifiku na jižní polokouli, přičemž rovník takto překročily hned několikrát a to nezávisle (Starko et al., 2019).

6.1 Ekologie a rozšíření hlubokomořských společenstev

Hlubokomořské kelpové lesy spjaté s fenoménem izotermní submerze tvoří podobně funkční ekosystémy jako litorální kelpové lesy, a ani v těchto často extrémních hloubkách neztrácejí své významné ekologické funkce (Graham et al., 2007). Tyto hlubinné systémy mají unikátní propojení s

mělčím prostředím. Výstupné proudy nejenže živí samotné kelpy u dna, ale zároveň transportují organický uhlík ve formě kelpového detritu do mělčích vod, kde jím dotují společenstva bezobratlých filtrátorů. Tyto trofické dotace (ang. trophic subsidies) mají potenciál měnit potravní sítě a mají dopad na celkovou dynamiku živin v dané oblasti (Graham et al., 2007). Podoba hlubokomořských společenstev se výrazně liší mezi jednotlivými lokalitami (Braga-Henriques et al., 2022). Samotné druhové složení fauny a flóry uvnitř těchto lesů se navíc s hloubkou transformuje a přechází od spíše mělkovodních druhů k druhům typickým pro mezofotickou zónu (Tempera et al., 2021). Zatímco tedy některé lokality, jako Galapágy, hostí faunu a flóru s jasným temperátním charakterem, jiné jsou ovlivněny výskytem v mezofotické zóně, jako Azorské ostrovy (Graham et al., 2007; Tempera et al., 2021).

U Galapág, v hloubkách přesahujících 60 m prosperují rozsáhlé populace endemického druhu *Eisenia galapagensis*. Poskytují zde útočiště pro zmíněnou temperátní flóru a faunu (např. ryby rodů *Semicossyphus* a *Paralabrax*) a jsou spásány živočichy jako jsou mořští plži rodu *Aplysia* či krabi (Graham, et al., 2007). U Brazilského pobřeží ve vyšších hloubkách 40 až 120 m, kde teploty klesají na 15–19 °C, se nacházejí endemické kelpy *Laminaria abyssalis* a *Laminaria brasiliensis.* Specifikem zdejších populací je růst na substrátu tvořeném rhodolithy (Marins et al., 2014). V Makaronésii, konkrétně u Azorských ostrovů (Tempera et al., 2021) a Madeirského souostroví (Braga-Henriques et al., 2022), tvoří populace druh *Laminaria ochroleuca*, který vytváří husté lesy na přechodu mezi eufotickou a mezofotickou zónou (na Azorských o. v hloubkách 31 až 86 m, u Madeiry 72 až 91 m). Pod 80 m zde tyto kelpy rostou na skalách, kterým dominuje mezofotická fauna, konkrétně ústřice a hlubokomořské ježovky (*Centrostephanus longispinus, Echinus melo*). V hloubce kolem Azorů, na rozdíl od mělčin, chybí hojná rybí společenstva (Tempera et al., 2021), naopak u Madeiry, kde lesy dosahují hustoty až 1 jedinec na m², poskytují úkryt mnoha rybím druhům, včetně komerčně významných druhů, jako je *Serranus atricauda* nebo *Helicolenus dactylopterus* (Braga-Henriques et al., 2022). Ve Středozemním moři jsou populace spojené s fenoménem pozorovány například v Alboránském moři, kde jedinci druhu *Laminaria ochroleuca* ustupují do hloubek 30 až 50 m, a v Messinské úžině dokonce až do 110 m (Bolton, 2010; Tempera et al., 2021). V oblastech západního Pacifiku a Indického oceánu sahají oligotrofní vody do velkých hloubek (až 150 m), kam se posouvá i kompenzační hladina světla. V tamějším Filipínském moři se nachází strukturálně primitivnější druh *Laminaria philippinensis* (Graham et al., 2007). Předpokládá se také hlubokovodní výskyt rodu *Ecklonia* v tropických vodách podél východní Afriky, od pobřeží Mosambiku po pobřeží Ománu (Bolton, 2010).

Hlubokomořská společenstva kelpů se formují i mimo nízké zeměpisné šířky, ale mechanismus jejich vzniku a limity se však liší (Graham et al., 2007). Tropická hlubokomořská společenstva jsou totiž ovlivněna oboustranným zmenšováním niky. Rostoucí oteplování oceánské vody posouvá jejich možný

výskyt neustále hlouběji, čímž kelpy limituje shora, zatímco snížená propustnost světla vlivem rostoucí eutrofizace či sedimentace posouvá spodní hranici fotické zóny a limituje je tak zespodu (Tempera et al., 2021). V temperátních vodách však o jejich spodní hranici rozšíření rozhoduje primárně jen čistota vody a průnik světla (Spalding et al., 2003), přičemž teplotní stres shora není tak významný. Příkladem druhu v takových společenstvech je například *Pleurophycus gardneri,* nacházející se u pobřeží Kalifornie v hloubkách 30 až 45 m (Spalding et al., 2003; Schiel & Foster, 2015), nebo ve středomoří zase endemit *Laminaria rodriguezii*, který drží absolutní hloubkové rekordy (roste běžně pod 70 m, s historickými záznamy až v 260 m) (Žuljević et al., 2016).

6.2 Predikce existence hlubokomořských společenstev

Na základě oceánografických a ekofyziologických modelů dle Graham et al. (2007a), se předpokládá existence více než 23 500 km² dosud neprozkoumaných tropických hlubokovodních kelpových biotopů v hloubkách 30 až 200 m, v závislosti na reliéfu mořského dna. Predikce totiž ukazují výraznou asymetrii východních a západních pobřeží: Ve východním oblastech Pacifiku a Atlantiku stoupají chladné vody blíže k hladině (20–90 m) a umožňují tak hojný výskyt společenstev, ale na západních okrajích oceánů sahá teplá vrstva vody podstatně hlouběji (90–150 m), což kelpy tlačí do extrémních hloubek, až na samou hranici světelného kompenzačního bodu (Graham et al., 2007a). Teoretický posun do větších hloubek však naráží na i na fyzické limity mořského dna. Jak dokládají modely a průzkumy u východního a západního pobřeží Austrálie dle Marzinelli et al. (2015) a Davis et al. (2021), pevný skalnatý substrát potřebný pro uchycení kelpů v hloubce 40–50 m končí a přechází v písčité dno, kvůli čemuž je hlubší posun společenstev komplikovaný.

Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo poskytnout komplexní literární syntézu ekologických faktorů, které podmiňují rozšíření a dynamiku kelpových společenstev. Z provedené rešerše vyplývá, že k pochopení těchto ekosystémů je důležité brát v potaz i evoluční historii kelpů a specifičnost každého kelpového druhu. Právě skrytá genetická diverzita a neobyčejná fenotypová plasticita, jako např. u druhu *M. pyrifera*, činí z kelpů jedny z nejúspěšnějších ekosystémových inženýrů planety. Jejich rozšíření, dynamika a stabilita celého ekosystému jsou však podmíněny rovnováhou mezi abiotickými podmínkami (zejména teplotou, světlem a koncentrací živin) a biotickými interakcemi, které se různí v konkrétních geografických oblastech. V současnosti se ukazuje nejzávažnější hrozbu pro tato společenstva rychlá globální změna klimatu a proměny prostředí s ní asociované. Zvyšování povrchové teploty oceánů a narůstající frekvence mořských vln veder působí na kelpy přímo, jako fyziologický stresor poškozující tkáně, omezující růst a reprodukci, ale také zásadně nepřímo přispívá k ekologickým posunům v ekosystému. V teplotně stresujících podmínkách kelpy ztrácejí svou resilienci vůči dalším výkyvům, v podobě invaze nepůvodních druhů *(U. pinnatifia, C. fragile, M. membranacea),* kompetici kobercovitých řas a tlaku herbivorů (ježovky, tropikalizace). Zvláště v kombinaci s antropogenními zásahy, jako je nadměrný rybolov, který likviduje top-down predátory (mořské vydry, humry, lengusty, nebo dravé ryby) nebo neudržitelné sklízení kelpových lesů (vlečné sítě v Norsku, berreteo v Chile), kdy dochází k masivní destrukci společenstev. To má za následek menší životnost a velikost kelpových další generace rostlin a také minimálně 6 let trvající obnovu kelpového společenstva, pokud ovšem mezitím nedojde k zabrání uvolněného prostoru. Nadějí pro kelpová společenstva v oteplujících se oceánech je fenomén izotermní submerze, který poskytuje teplotně stabilní hlubokovodní refugia v hloubkách okolo 30–236 m. Některé litorální populace se již přesouvají do hlubších vod (např. populace druhů *E. radiata, M. pyrifera*). Predikční modely distribuce ale naznačují, že strategie izotermní submerze naráží na fyzikální limity (například u pobřeží Austrálie), a to zejména na úbytek vhodného skalnatého substrátu ve větších hloubkách a snižující se prostupnost světla vlivem sedimentace. Z analýz vyplývá jistá expanze kelpů směrem k pólům, ačkoliv na úkor tamějších druhů (*L. solidungula, H. nigripes*), kterým hrozí vytlačení. Také je patrné vymírání kelpových populací na jejich rovníkových stranách areálu. Budoucí rozšíření kelpových společenstev bude tak záviset na tempu oteplování oceánů, přičemž i nejoptimističtější emisní scénáře (RCP 2.6) predikují výrazné ztráty jejich aktuální rozlohy (např. o 62 % v Austrálii). Pro zachování těchto nenahraditelných ekosystémů je do budoucna nezbytné zmírnění klimatických změn, a také zavedení lokálního managementu. Ten musí zahrnovat ochranu vrcholových predátorů k obnovení biologické kontroly ježovek, redukci antropogenní eutrofizace anebo také zamezení destruktivních metod sklizně. Výzkumná činnost by se pak mohla v následujících letech soustředit na genetické mapování teplotně odolných ekotypů, které budou klíčové pro snahy o obnovu degradovaných oblastí, na odhalování dosud skrytých hlubokovodních refugií, na studium současného působení několika různých stresorů a na detailní pochopení ekologie gametofytních stádií *in situ*.

Reference

Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., Agatha, S., Berney, C., Brown, M. W., Burki, F., Cárdenas, P., Čepička, I., Chistyakova, L., del Campo, J., Dunthorn, M., Edvardsen, B., Eglit, Y., Guillou, L., Hampl, V., … Zhang, Q. (2019). Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology, 66*, 4–119. https://doi.org/10.1111/jeu.12691

Assis, J., Araújo, M. B., & Serrão, E. A. (2017). Projected climate changes threaten ancient refugia of kelp forests in the North Atlantic. *Global Change Biology, 24*, e55–e66. https://doi.org/10.1111/gcb.13818

Assis, J., Fragkopoulou, E., Gouvêa, L., Araújo, M. B., & Serrão, E. A. (2024). Kelp forest diversity under projected end-of-century climate change. *Diversity and Distributions, 30*(6), e13837. https://doi.org/10.1111/ddi.13837

Bartsch, I., Vogt, J., Pehlke, C., & Hanelt, D. (2013). Prevailing sea surface temperatures inhibit summer reproduction of the kelp *Laminaria digitata* at Helgoland (North Sea). *Journal of Phycology, 49*(6), 1061–1073. https://doi.org/10.1111/jpy.12125

Beas-Luna, R., Micheli, F., Woodson, C. B., Carr, M., Malone, D., Torre, J., Boch, C., Caselle, J. E., Edwards, M., Freiwald, J., Hamilton, S. L., Hernandez, A., Konar, B., Kroeker, K. J., Lorda, J., Montaño-Moctezuma, G., & Torres-Moye, G. (2020). Geographic variation in responses of kelp forest communities of the California Current to recent climatic changes. *Global Change Biology, 26*(11), 6457–6473. https://doi.org/10.1111/gcb.15273

Blain, C. O., Hansen, S. C., & Shears, N. T. (2021). Coastal darkening substantially limits the contribution of kelp to coastal carbon cycles. *Global Change Biology, 27*(21), 5547–5563. https://doi.org/10.1111/gcb.15837

* Bolton, J. J. (2010). The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae): A global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics. *Helgoland Marine Research, 64*(4), 263–279. https://doi.org/10.1007/s10152-010-0211-6

Braga-Henriques, A., Buhl-Mortensen, P., Tokat, E., Martins, A., Silva, T., Jakobsen, J., Canning-Clode, J., Jakobsen, K., Delgado, J., Voirand, T., & Biscoito, M. (2022). Benthic community zonation from mesophotic to deep sea: Description of first deep-water kelp forest and coral gardens in the Madeira archipelago (central NE Atlantic). *Frontiers in Marine Science, 9*, 973364. https://doi.org/10.3389/fmars.2022.973364

Buschmann, A. H., Moreno, C., Vásquez, J. A., & Hernández-González, M. C. (2006). Reproduction strategies of *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) in southern Chile: The importance of population dynamics. *Journal of Applied Phycology, 18*, 575–582. https://doi.org/10.1007/s10811-006-9063-5

Byrnes, J., Stachowicz, J. J., Hultgren, K. M., Hughes, A. R., Olyarnik, S. V., & Thornber, C. S. (2006). Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters, 9*, 61–71. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00842.x

* Campbell, A. H., Vergés, A., Harder, T., & Steinberg, P. D. (2012). Causes and ecological consequences of a climate-mediated disease. In D. Lunney & P. Hutchings (Eds.), *Wildlife and climate change: Towards robust conservation strategies for Australian fauna* (pp. 180–201). Royal Zoological Society of New South Wales. https://doi.org/10.7882/FS.2012.011

Carbajal, P., Gamarra Salazar, A., Moore, P. J., & Pérez-Matus, A. (2022). Different kelp species support unique macroinvertebrate assemblages, suggesting the potential community-wide impacts of kelp harvesting along the Humboldt Current System. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 32*, 14–27. https://doi.org/10.1002/aqc.3745

* Carranza, D. M., Stotz, G. C., Vásquez, J. A., & Stotz, W. B. (2024). Trends in the effects of kelp removal on kelp populations, herbivores, and understory algae. *Global Ecology and Conservation, 49*, e02805. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e02805

Cavanaugh, K. C., Reed, D. C., Bell, T. W., Castorani, M. C. N., & Beas-Luna, R. (2019). Spatial variability in the resistance and resilience of giant kelp in Southern and Baja California to a multiyear heatwave. *Frontiers in Marine Science, 6*, 413. https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00413

** Cavanaugh, K. C., Krumhansl, K., Buschmann, A. H., & Wernberg, T. (2023). Status, trends and future projections. In *Into the blue: Securing a sustainable future for kelp forests* (pp. 29-43). United Nations Environment Programme. https://oceanium.world/wp-content/uploads/2023/06/into_the_blue.pdf

Darwin, C. R. (1839). *Voyages of the Adventure and Beagle, Volume III: Journal and remarks, 1832–1836 (The voyage of the Beagle)*. Henry Colburn. Darwin Online. https://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F10.3&viewtype=side&pageseq=324

Davis, T. R., Champion, C., & Coleman, M. A. (2021). Climate refugia for kelp within an ocean warming hotspot revealed by stacked species distribution modelling. *Marine Environmental Research, 166*, 105267. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105267

Dayton, P. K., Currie, V., Gerrodette, T., Keller, B. D., Rosenthal, R., & Tresca, D. V. (1984). Patch dynamics and stability of some California kelp communities. *Ecological Monographs, 54*(3), 253–289. https://doi.org/10.2307/1942498

* Dayton, P. K. (1985). Ecology of kelp communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *16*, 215–245. https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001243.

Dayton, P. K., Tegner, M. J., Parnell, P. E., & Edwards, P. B. (1992). Temporal and spatial patterns of disturbance and recovery in a kelp forest community. *Ecological Monographs, 62*(3), 421–445. https://doi.org/10.2307/2937118

Dayton, P. K., Tegner, M. J., Edwards, P. B., & Riser, K. L. (1999). Temporal and spatial scales of kelp demography: The role of oceanographic climate. *Ecological Monographs, 69*(2), 219–250. https://doi.org/10.2307/2657238

Demes, K. W., Graham, M. H., & Suskiewicz, T. S. (2009). Phenotypic plasticity reconciles incongruous molecular and morphological taxonomies: The giant kelp, *Macrocystis* (Laminariales, Phaeophyceae), is a monospecific genus. *Journal of Phycology, 45*(6), 1266–1269. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00752.x

Demes, K. W., & Graham, M. H. (2011). Abiotic regulation of investment in sexual versus vegetative reproduction in the clonal kelp *Laminaria sinclairii* (Laminariales, Phaeophyceae): Ecophysiology of a clonal kelp. *Journal of Phycology, 47*(3), 463–470. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.00981.x

Dieck, I. T. (1993). Temperature tolerance and survival in darkness of kelp gametophytes (Laminariales, Phaeophyta): Ecological and biogeographical implications. *Marine Ecology Progress Series, 100*, 253–264. https://doi.org/10.3354/meps100253

Druehl, L. D., Collins, J. D., Lane, C. E., & Saunders, G. W. (2005). An evaluation of methods used to assess intergeneric hybridization in kelp using Pacific Laminariales (Phaeophyceae). *Journal of Phycology, 41*(2), 250–262. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.04143.x

* Epstein, G., & Smale, D. A. (2017). *Undaria pinnatifida*: A case study to highlight challenges in marine invasion ecology and management. *Ecology and Evolution, 7*(20), 8624–8642. https://doi.org/10.1002/ece3.3430

Estes, J. A., & Steinberg, P. D. (1988). Predation, herbivory, and kelp evolution. *Paleobiology, 14*(1), 19–36. https://doi.org/10.1017/S0094837300011775

* Estes, J. A., Danner, E., Doak, D., Konar, B., Springer, A., Steinberg, P., Tinker, M. T., & Williams, T. M. (2004). Complex trophic interactions in kelp forest ecosystems. *Bulletin of Marine Science, 74*(3), 621–638. https://www.researchgate.net/publication/233499803_Complex_Trophic_Interactions_in_Kelp_Forest_Ecosystems

Fales, R. J., Weigel, B. L., Carrington, E., Berry, H. D., & Dethier, M. N. (2023). Interactive effects of temperature and nitrogen on the physiology of kelps (*Nereocystis luetkeana* and *Saccharina latissima*). *Frontiers in Marine Science, 10*, 1281104. https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1281104

* Farrugia Drakard, V., Hollarsmith, J. A., & Stekoll, M. S. (2023). High-latitude kelps and future oceans: A review of multiple stressor impacts in a changing world. *Ecology and Evolution, 13*(7), e10277. https://doi.org/10.1002/ece3.10277

Fernández, P. A., Gaitán-Espitia, J. D., Leal, P. P., Schmid, M., Revill, A. T., & Hurd, C. L. (2020). Nitrogen sufficiency enhances thermal tolerance in habitat-forming kelp: Implications for acclimation under thermal stress. *Scientific Reports, 10*, 3186. https://doi.org/10.1038/s41598-020-60104-4

* Filbee-Dexter, K., & Scheibling, R. E. (2014). Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. *Marine Ecology Progress Series, 495*, 1–25. https://doi.org/10.3354/meps10573

* Filbee-Dexter, K., & Wernberg, T. (2018). Rise of turfs: A new battlefront for globally declining kelp forests. *BioScience, 68*(2), 64–76. https://doi.org/10.1093/biosci/bix147

* Filbee-Dexter, K., Wernberg, T., Fredriksen, S., Norderhaug, K. M., & Pedersen, M. F. (2019). Arctic kelp forests: Diversity, resilience and future. *Global and Planetary Change, 172*, 1–14. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2018.09.005

Filbee-Dexter, K., Wernberg, T., Grace, S. P., Thormar, J., Fredriksen, S., Narváez, C. N., Feehan, C. J., & Norderhaug, K. M. (2020). Marine heatwaves and the collapse of marginal North Atlantic kelp forests. *Scientific Reports, 10*(1), 13388. https://doi.org/10.1038/s41598-020-70273-x

Franke, K., Liesner, D., Heesch, S., & Bartsch, I. (2021). Looks can be deceiving: Contrasting temperature characteristics of two morphologically similar kelp species co-occurring in the Arctic. *Botanica Marina, 64*(3), 163–175. https://doi.org/10.1515/bot-2021-0014

* Fraser, C. (2012). Is bull-kelp kelp? The role of common names in science. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 46*(2), 279–284. https://doi.org/10.1080/00288330.2011.621130

Gaylord, B., Rosman, J. H., Reed, D. C., Koseff, J. R., MacIntyre, S., Arkema, K. K., McDonald, C., Brzezinski, M. A., Largier, J. L., Monismith, S. G., Raimondi, P. T., & Mardian, B. (2007). Spatial patterns of flow and their modification within and around a giant kelp forest. *Limnology and Oceanography, 52*(5), 1838–1852. https://doi.org/10.2307/4502339

Gilson, A. R., Smale, D. A., & O'Connor, N. (2021). Ocean warming and species range shifts affect rates of ecosystem functioning by altering consumer–resource interactions. *Ecology, 102*(5), e03341. https://doi.org/10.1002/ecy.3341

Goldsmit, J., Schlegel, R. W., Filbee-Dexter, K., MacGregor, K. A., Johnson, L. E., Mundy, C. J., Savoie, A. M., McKindsey, C. W., Howland, K. L., & Archambault, P. (2021). Kelp in the eastern Canadian Arctic:

Current and future predictions of habitat suitability and cover. *Frontiers in Marine Science, 18*, 742209. https://doi.org/10.3389/fmars.2021.742209

Gonzalez, S. T., Alberto, F., & Molano, G. (2023). Whole-genome sequencing distinguishes the two most common giant kelp ecomorphs. *Evolution, 77*(6), 1354–1369. https://doi.org/10.1093/evolut/qpad045

Graf, L., Yang, E. C., Han, K. Y., Küpper, F. C., Benes, K. M., Oyadomari, J. K., Herbert, R. J. H., Verbruggen, H., Wetherbee, R., Andersen, R. A., & Yoon, H. S. (2020). Multigene phylogeny, morphological observation and re-examination of the literature lead to the description of the Phaeosacciophyceae classis nova and four new species of the Heterokontophyta SI clade. *Protist, 171*(6), 125781. https://doi.org/10.1016/j.protis.2020.125781

Graham, M. H., Kinlan, B. P., Druehl, L. D., Garske, L. E., & Banks, S. (2007a). Deep-water kelp refugia as potential hotspots of tropical marine diversity and productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 104*(42), 16576–16580. https://doi.org/10.1073/pnas.0704778104

* Graham, M. H., Vásquez, J. A., & Buschmann, A. H. (2007b). Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: From ecotypes to ecosystems. In R. N. Gibson, R. J. A. Atkinson, & J. D. M. Gordon (Eds.), *Oceanography and marine biology: An annual review* (Vol. 45, pp. 39–88). Taylor & Francis.

* Graham, L. E., Graham, J. M., & Wilcox, L. W. (2009). *Algae* (2nd ed.). Benjamin Cummings.

Guiry, M. D., & Guiry, G. M. (2026). Order: Laminariales. *AlgaeBase*. World- wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Zobrazeno dne: 20.4. 2026. https://www.algaebase.org.

Harrold, C., & Reed, D. C. (1985). Food availability, sea urchin grazing, and kelp forest community structure. *Ecology, 66*(4), 1160–1169. https://doi.org/10.2307/1939168

Henry, E. C., & Cole, K. M. (1982). Ultrastructure of swarmers in the Laminariales (Phaeophyceae). I. Zoospores. *Journal of Phycology, 18*(4), 550–569. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1982.tb03222.x

Hepburn, C. D., & Hurd, C. L. (2005). Conditional mutualism between the giant kelp *Macrocystis pyrifera* and colonial epifauna. *Marine Ecology Progress Series, 302*, 37–48. https://doi.org/10.3354/meps302037

* Hoffmann, A. J., & Santelices, B. (1991). Banks of algal microscopic forms: Hypotheses on their functioning and comparisons with seed banks. *Marine Ecology Progress Series, 79*(1–2), 185–194. https://www.jstor.org/stable/44634798

** Hu, Z.-M., Shan, T. F., Buschmann, A. H., & Hancke, K. (2023). Special chapter: The global state of kelp farming and a brief overview of environmental impacts. In *Into the blue: Securing a sustainable future for kelp forests* (pp. 72–78). United Nations Environment Programme. https://oceanium.world/wp-content/uploads/2023/06/into_the_blue.pdf

* Hurd, C. L., Harrison, P. J., Bischof, K., & Lobban, C. S. (2014). *Seaweed ecology and physiology* (2nd ed.). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9781139192637

Cho, G. Y., Yoon, H. S., Klotchkova, N. G., Hansen, G. I., & Boo, S. M. (2003). Phylogenetic position of *Alaria fistulosa* (Laminariales, Phaeophyceae) based on nuclear ITS and plastid coding genes. *Journal of Phycology, 39*, 9–9. https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.2003.03906001_23.x

Christie, H., Norderhaug, K. M., & Fredriksen, S. (2009). Macrophytes as habitat for fauna. *Marine Ecology Progress Series, 396*, 221–233. https://doi.org/10.3354/meps08351

Jackson, C., Salomaki, E. D., Lane, C. E., & Saunders, G. W. (2017). Kelp transcriptomes provide robust support for interfamilial relationships and revision of the little known Arthrothamnaceae (Laminariales). *Journal of Phycology, 53*, 1–6. https://doi.org/10.1111/jpy.12465

* Jayathilake, D. R. M., & Costello, M. J. (2020). A modelled global distribution of the kelp biome. *Biological Conservation, 252*, 108815. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108815

* Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos, 69*(3), 373–386. https://doi.org/10.2307/3545850

Kawai, H., Hanyuda, T., Lindeberg, M., & Lindstrom, S. C. (2008). Morphology and molecular phylogeny of *Aureophycus aleuticus* (Laminariales, Phaeophyceae) from the Aleutian Islands. *Journal of Phycology, 44*(4), 1013–1021. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00548.x

Kawai, H., Hanyuda, T., Ridgway, L. M., & Holser, K. (2013). Ancestral reproductive structure in basal kelp *Aureophycus aleuticus*. *Scientific Reports, 3*(1), 2491. https://doi.org/10.1038/srep02491

* Kawai, H., Hanyuda, T., & Uwai, S. (2016). Evolution and biogeography of Laminarialean kelps. In Z. M. Hu & C. Fraser (Eds.), *Seaweed phylogeography* (pp. 227–249). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7534-2_9

King, N. G., McKeown, N. J., Smale, D. A., Wilcockson, D. C., Hoelters, L., Groves, E. A., Stamp, T., & Moore, P. J. (2019). Evidence for different thermal ecotypes in range centre and trailing edge kelp populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 514–515*, 10–17. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.03.004

* Krumhansl, K. A., Okamoto, D. K., Rassweiler, A., Novak, M., Bolton, J. J., Cavanaugh, K. C., Connell, S. D., Johnson, C. R., Konar, B., Ling, S. D., Micheli, F., Norderhaug, K. M., Pérez-Matus, A., Sousa-Pinto, I., Reed, D. C., Salomon, A. K., Shears, N. T., Wernberg, T., Anderson, R. J., … Byrnes, J. E. K. (2016). Global patterns of kelp forest change over the past half-century. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 113*(48), 13785–13790. https://doi.org/10.1073/pnas.1606102113

Lane, C. E., Mayes, C., Druehl, L. D., & Saunders, G. W. (2006). A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization. *Journal of Phycology, 42*(2), 493–512. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00204.x

Leblanc, C., Schaal, G., Cosse, A., Destombe, C., Valero, M., Riera, P., & Potin, P. (2011). Trophic and biotic interactions in *Laminaria digitata* beds: Which factors could influence the persistence of marine kelp forests in northern Brittany? *Cahiers de Biologie Marine, 52*(4), 415–427. https://hal.science/hal-01255967

Levin, P. S., Coyer, J. A., Petrik, R., & Good, T. P. (2002). Community-wide effects of nonindigenous species on temperate rocky reefs. *Ecology, 83*(12), 3182–3193. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3182:CWEONS]2.0.CO;2

Liesner, D., Fouqueau, L., Valero, M., Roleda, M. Y., Pearson, G. A., Bischof, K., Valentin, K., & Bartsch, I. (2020). Heat stress responses and population genetics of the kelp *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) across latitudes reveal differentiation among North Atlantic populations. *Ecology and Evolution, 10*(17), 9144–9177. https://doi.org/10.1002/ece3.6569

Lindstrom, S. C. (2023). A reinstated species name for north-eastern Pacific *Macrocystis* (Laminariaceae, Phaeophyceae). *Notulae Algarum*, *290*, 1–2.

* Lüning, K. (1991). *Seaweeds: Their environment, biogeography, and ecophysiology*. John Wiley & Sons.

Mabin, C. J. T., Gribben, P. E., Fischer, A., & Wright, J. T. (2013). Variation in the morphology, reproduction and development of the habitat-forming kelp *Ecklonia radiata* with changing temperature and nutrients. *Marine Ecology Progress Series, 483*, 117–131. https://doi.org/10.3354/meps10261

Marins, B. V., Amado-Filho, G. M., Barbarino, E., Pereira-Filho, G. H., & Longo, L. L. (2014). Seasonal changes in population structure of the tropical deep-water kelp *Laminaria abyssalis*. *Phycological Research, 62*(1), 55–62. https://doi.org/10.1111/pre.12034

Marzinelli, E. M., Williams, S. B., Babcock, R. C., Barrett, N. S., Johnson, C. R., Jordan, A., Kendrick, G. A., Pizarro, O. R., Smale, D. A., & Steinberg, P. D. (2015). Large-scale geographic variation in distribution and abundance of Australian deep-water kelp forests. *PLoS ONE, 10*(2), e0118390. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118390

Maxell, B. A., & Miller, K. A. (1996). Demographic studies of the annual kelps *Nereocystis luetkeana* and *Costaria costata* (Laminariales, Phaeophyta) in Puget Sound, Washington. *Botanica Marina, 39*(1–6), 479–490. https://doi.org/10.1515/botm.1996.39.1-6.479

Michaud, K. M., Reed, D. C., & Miller, R. J. (2022). The Blob marine heatwave transforms California kelp forest ecosystems. *Communications Biology, 5*, 1143. https://doi.org/10.1038/s42003-022-04107-z

Mohring, M. B., Kendrick, G. A., Wernberg, T., Rule, M. J., & Vanderklift, M. A. (2013). Environmental influences on kelp performance across the reproductive period: An ecological trade-off between gametophyte survival and growth? *PLoS ONE, 8*(6), e65310. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065310

Mora-Soto, A., Palacios, M., Macaya, E. C., Gómez, I., Huovinen, P., Pérez-Matus, A., Young, M., Golding, N., Toro, M., Yaqub, M., & Macias-Fauria, M. (2020). A high-resolution global map of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) forests and intertidal green algae (Ulvophyceae) with Sentinel-2 imagery. *Remote Sensing, 12*(4), 694. https://doi.org/10.3390/rs12040694

Müller, R., Wiencke, C., & Bischof, K. (2008). Interactive effects of UV radiation and temperature on microstages of Laminariales *(*Phaeophyceae) from the Arctic and North Sea. *Climate Research, 37*(2–3), 203–213. https://doi.org/10.3354/cr00762.

Muth, A. F., Graham, M. H., Lane, C. E., & Harley, C. D. G. (2019). Recruitment tolerance to increased temperature present across multiple kelp clades. *Ecology, 100*(3), e02594. https://doi.org/10.1002/ecy.2594

Noisette, F., & Hurd, C. (2018). Abiotic and biotic interactions in the diffusive boundary layer of kelp blades create a potential refuge from ocean acidification. *Functional Ecology, 32*(5), 1329–1342. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13067

Pedersen, M. F., & Borum, J. (1997). Nutrient control of estuarine macroalgae: Growth strategy and the balance between nitrogen requirements and uptake. *Marine Ecology Progress Series, 161*, 155–163. https://doi.org/10.3354/meps161155

Pedersen, M. F., Nejrup, L. B., Fredriksen, S., Christie, H., & Norderhaug, K. M. (2012). Effects of wave exposure on population structure, demography, biomass and productivity of the kelp *Laminaria hyperborea*. *Marine Ecology Progress Series, 451*, 45–60. https://doi.org/10.3354/meps09594

Pedersen, M. F., Nejrup, L. B., Pedersen, T. M., & Fredriksen, S. (2014). Sub-canopy light conditions only allow low annual net productivity of epiphytic algae on kelp *Laminaria hyperborea*. *Marine Ecology Progress Series, 516*, 163–176. https://doi.org/10.3354/meps11019

Pessarrodona, A., Filbee-Dexter, K., Alcoverro, T., Boada, J., Feehan, C. J., Fredriksen, S., Grace, S. P., Nakamura, Y., Narváez, C. A., Norderhaug, K. M., & Wernberg, T. (2021). Homogenization and miniaturization of habitat structure in temperate marine forests. *Global Change Biology, 27*(20), 5262–5275. https://doi.org/10.1111/gcb.15759

Piñeiro-Corbeira, C., Barrientos, S., Provera, I., García, M. E., Díaz-Tapia, P., Peña, V., Bárbara, I., & Barreiro, R. (2024). Kelp forests collapse reduces understorey seaweed β-diversity. *Annals of Botany, 133*(1), 93–104. https://doi.org/10.1093/aob/mcad154

Provost, E. J., Kelaher, B. P., Dworjanyn, S. A., Russell, B. D., Connell, S. D., Ghedini, G., Gillanders, B. M., Figueira, W., & Coleman, M. A. (2017). Climate-driven disparities among ecological interactions threaten kelp forest persistence. *Global Change Biology, 23*, 353–361. https://doi.org/10.1111/gcb.13414

Reed, D. C. (1990). The effects of variable settlement and early competition on patterns of kelp recruitment. *Ecology, 71*(2), 776–787. https://doi.org/10.2307/1940329

Reed, D. C., Rassweiler, A., Carr, M. H., Cavanaugh, K. C., Malone, D. P., & Siegel, D. A. (2011). Wave disturbance overwhelms top-down and bottom-up control of primary production in California kelp forests. *Ecology, 92*(11), 2108–2116. https://doi.org/10.1890/11-0377.1

Ricart, A. M., Gómez, J. B., Karm, R. H., Largier, J. L., De Souza, V. B. C., Dias, A. S., Velázquez, M. G., Nelson, T., Cavanaugh, K. C., Cavanaugh, K. C., & Hughes, B. B. (2025). Persistent kelp forests during a massive decline reveal the importance of land–sea connectivity. *Ecology, 106*(9), e70212. https://doi.org/10.1002/ecy.70212

Roberson, L. M., & Coyer, J. A. (2004). Variation in blade morphology of the kelp *Eisenia arborea*: Incipient speciation due to local water motion? *Marine Ecology Progress Series, 282*, 115–128. https://doi.org/10.3354/meps282115

* Roethler, M., Fales, R. J., Donoghue, C., & Padilla-Gamiño, J. L. (2025). Global meta-analysis reveals the impacts of ocean warming and acidification on kelps. *Ecological Monographs, 95*(3), e70034. https://doi.org/10.1002/ecm.70034

Scheibling, R. E., & Gagnon, P. (2006). Competitive interactions between the invasive green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* and native canopy-forming seaweeds in Nova Scotia (Canada). *Marine Ecology Progress Series, 325*, 1–14. https://doi.org/10.3354/meps325001

* Schiel, D. R., & Foster, M. S. (2015). *The biology and ecology of giant kelp forests*. University of California Press. https://www.jstor.org/stable/10.1525/j.ctt14btfvw

Silberfeld, T., Leigh, J. W., Verbruggen, H., Cruaud, C., De Reviers, B., & Rousseau, F. (2010). A multi-locus time-calibrated phylogeny of the brown algae (Heterokonta, Ochrophyta, Phaeophyceae): Investigating the evolutionary nature of the "brown algal crown radiation". *Molecular Phylogenetics and Evolution, 56*(2), 659–674. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.04.020

Simonson, E. J., Scheibling, R. E., & Metaxas, A. (2015). Kelp in hot water: I. Warming seawater temperature induces weakening and loss of kelp tissue. *Marine Ecology Progress Series, 537*, 89–104. https://doi.org/10.3354/meps11438

* Smale, D. A., Burrows, M. T., Moore, P., O'Connor, N., & Hawkins, S. J. (2013). Threats and knowledge gaps for ecosystem services provided by kelp forests: A Northeast Atlantic perspective. *Ecology and Evolution, 3*(11), 4016–4038. https://doi.org/10.1002/ece3.774

Smale, D. A. (2020). Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems. *New Phytologist, 225*(4), 1447–1454. https://doi.org/10.1111/nph.16107

** Smale, D. A., Thomsen, M. S., Bennett, S., Duarte, C. M., Eger, A. M., Filbee-Dexter, K., Flack, B. A., Gundersen, H., Hancke, K., Hepburn, C. D., Jackson, A.-M., King, N., Lavoie, C., Moore, P. J., Norderhaug, K. M., Schoenrock, K. M., Smit, A. J., Vásquez, J. A., Watanabe, A., & Pérez-Lloréns, J. L. (2023). Biodiversity and ecosystem services. In *Into the Blue: Securing a sustainable future for kelp forests* (pp. 46–70). United Nations Environment Programme. https://oceanium.world/wp-content/uploads/2023/06/into_the_blue.pdf

Spalding, H., Foster, M. S., & Heine, J. N. (2003). Composition, distribution, and abundance of deep-water (>30 m) macroalgae in central California. *Journal of Phycology, 39*(2), 273–284. https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.02010.x

Spiecker, B. J., & Menge, B. A. (2022). El Niño and marine heatwaves: Ecological impacts on Oregon rocky intertidal kelp communities at local to regional scales. *Ecological Monographs, 92*(2), e1504. https://doi.org/10.1002/ecm.1504

Starko, S., Soto Gomez, M., Darby, H., Demes, K. W., Kawai, H., Yotsukura, N., Lindstrom, S. C., Keeling, P. J., Graham, S. W., & Martone, P. T. (2019). A comprehensive kelp phylogeny sheds light on the evolution of an ecosystem. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 136*, 138–150. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.04.012

Starko, S., Demes, K. W., Neufeld, C. J., & Martone, P. T. (2020). Convergent evolution of niche structure in Northeast Pacific kelp forests. *Functional Ecology, 34*(10), 2131–2146. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13621

* Steneck, R. S., Graham, M. H., Bourque, B. J., Corbett, D., Erlandson, J. M., Estes, J. A., & Tegner, M. J. (2002). Kelp forest ecosystems: Biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation, 29*(4), 436–459. https://doi.org/10.1017/S0376892902000322

* Steneck, R. S., & Johnson, C. R. (2014). Kelp forests: Dynamic patterns, processes, and feedbacks. In M. D. Bertness, J. F. Bruno, B. R. Silliman, & J. J. Stachowicz (Eds.), *Marine community ecology and*

conservation (pp. 315–336). Sinauer Associates. https://www.researchgate.net/publication/285650458_Kelp_forests_Dynamic_patterns_processes_and_feedbacks

* Straub, S. C., Wernberg, T., Thomsen, M. S., Moore, P. J., Burrows, M. T., Harvey, B. P., & Smale, D. A. (2019). Resistance, extinction, and everything in between: The diverse responses of seaweeds to marine heatwaves. *Frontiers in Marine Science, 6*, 763. https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00763

* Teagle, H., Hawkins, S. J., Moore, P. J., & Smale, D. A. (2017). The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 492*, 81–98. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.017

Tempera, F., Milla-Figueras, D., Sinde-Mano, A. L., Atchoi, E., & Afonso, P. (2021). Range extension of mesophotic kelps (Ochrophyta: Laminariales and Tilopteridales) in the central North Atlantic: Opportunities for marine forest research and conservation. *Journal of Phycology, 57*(4), 1140–1150. https://doi.org/10.1111/jpy.13162

Thakur, R., Shiratori, T., & Ishida, K. (2019). Taxon-rich multigene phylogenetic analyses resolve the phylogenetic relationship among deep-branching Stramenopiles. *Protist, 170*(5), 125682. https://doi.org/10.1016/j.protis.2019.125682

** United Nations Environment Programme. (2023). *Into the blue: Securing a sustainable future for kelp forests*. United Nations Environment Programme. https://oceanium.world/wp-content/uploads/2023/06/into_the_blue.pdf

Vergés, A., Doropoulos, C., Malcolm, H. A., Skye, M., Garcia-Pizá, M., Marzinelli, E. M., Campbell, A. H., Ballesteros, E., Hoey, A. S., Vila-Concejo, A., Bozec, Y., & Steinberg, P. D. (2016). Long-term empirical evidence of ocean warming leading to tropicalization of fish communities, increased herbivory, and loss of kelp. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 113*(48), 13791–13796. https://doi.org/10.1073/pnas.1610725113

Villegas, M. J., Laudien, J., Sielfeld, W., & Arntz, W. E. (2008). *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales; Phaeophyceae) kelp habitat structures and associated macrobenthic community off northern Chile. *Helgoland Marine Research, 62*, 33–43. https://doi.org/10.1007/s10152-007-0096-1

Wernberg, T., & Thomsen, M. S. (2005). The effect of wave exposure on the morphology of *Ecklonia radiata*. *Aquatic Botany, 83*(1), 61–70. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.05.007

Wernberg, T., Thomsen, M. S., Tuya, F., Kendrick, G. A., Staehr, P. A., & Toohey, B. D. (2010). Decreasing resilience of kelp beds along a latitudinal temperature gradient: Potential implications for a warmer future. *Ecology Letters, 13*(6), 685–694. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01466.x

Wernberg, T., Bennett, S., Babcock, R. C., de Bettignies, T., Cure, K., Depczynski, M., Dufois, F., Fromont, J., Fulton, C. J., Hovey, R. K., Harvey, E. S., Holmes, T. H., Kendrick, G. A., Radford, B., Santana-Garcon, J., Saunders, B. J., Smale, D. A., Thomsen, M. S., Tuckett, C. A., … Wilson, S. (2016a). Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science, 353*(6295), 169–172. https://doi.org/10.1126/science.aad8745

Wernberg, T., de Bettignies, T., Arackal Joy, B., & Finnegan, P. M. (2016b). Physiological responses of habitat-forming seaweeds to increasing temperatures. *Limnology and Oceanography, 61*(6), 2180–2190. https://doi.org/10.1002/lno.10362

* Wernberg, T., Coleman, M., Babcock, R., Bell, S., Bolton, J., Connell, S., Hurd, C., Johnson, C., Marzinelli, E., Shears, N., Steinberg, P., Thomsen, M., Vanderklift, M., Vergés, A., & Wright, J. (2019a). Biology and ecology of the globally significant kelp *Ecklonia radiata*. In *Oceanography and marine biology: An annual review* (pp. 265–323). CRC Press. https://doi.org/10.1201/9780429026379-6

* Wernberg, T., Krumhansl, K., Filbee-Dexter, K., & Pedersen, M. F. (2019b). Status and trends for the world's kelp forests. In C. Sheppard (Ed.), *World seas: An environmental evaluation* (2nd ed., pp. 57–78). Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805052-1.00003-6

** Wernberg, T., Buschmann, A. H., Krumhansl, K., Cavanaugh, K., Thomsen, M., & Smale, D. (2023). Ecology of kelp forests and their main threats. In *Into the blue: Securing a sustainable future for kelp forests* (pp. 9–27). United Nations Environment Programme. https://wernberglab.org/wp-content/uploads/2023/06/wernberg-et-al-2023-ch1-unep-kelp-report.pdf

Zhu, G., Ebbing, A., Bouma, T. J., & Timmermans, K. R. (2021). Morphological and physiological plasticity of *Saccharina latissima* (Phaeophyceae) in response to different hydrodynamic conditions and nutrient availability. *Journal of Applied Phycology, 33*(4), 2471–2483. https://doi.org/10.1007/s10811-021-02428-w

Žuljević, A., Peters, A. F., Nikolić, V., Antolić, B., Despalatović, M., Cvitković, I., Isajlović, I., Mihanović, H., Matijević, S., Shewring, D. M., Canese, S., Katsaros, C., & Küpper, F. C. (2016). The Mediterranean deep-water kelp *Laminaria rodriguezii* is an endangered species in the Adriatic Sea. *Marine Biology, 163*(4), 69. https://doi.org/10.1007/s00227-016-2821-2

Vysvětlivky:

* Sekundární citace

** Sekundární citace součástí jednoho zdroje