

Konnektivitet i kustvatten



En kunskapssammanställning om organismers rörelser i kustzonen



Konnektivitet i kustvatten

En kunskapssammanställning om organismers rörelser i kustzonen

Den här rapporten har tagits fram av Havs- och vattenmyndigheten. Myndigheten ansvarar för rapportens innehåll och slutsatser.

Den här rapporten har tagits fram av Havs- och vattenmyndigheten.
Myndigheten ansvarar för rapportens innehåll och slutsatser.

© HAVS- OCH VATTENMYNDIGHETEN | Datum: 2023-10-10

ISBN: 978-91-89329-42-3 Omslagsfoto: Agnes Ytreberg Havs-och vattenmyndigheten

Havs- och vattenmyndigheten | Box 11 930 | 404 39 Göteborg | www.havochvatten.se

Förord

Våra kustvatten är utsatta för många olika typer av påverkanstryck som stör ekosystemen på olika sätt. En god förståelse för hur ökad exploatering påverkar ekosystemen är nödvändigt för att möjliggöra en god förvaltning av kustmiljöerna. Denna rapport är en kunskapssammanställning som kan användas som stöd vid statusklassificering samt som underlag för det fortsatta arbetet med utvecklingen av bedömningsgrunden för konnektivitet i kustvatten inom vattenförvaltningen. Informationen är dock relevant även för andra frågor, såsom områdesskydd och bevarande av arter och livsmiljöer.

Rapporten sammanställer kunskap i syfte att utöka förståelsen för organismers rörelser i kustnära miljöer och hur olika typer av påverkanstryck kan störa dessa samband. Kustmiljöers dynamik och dess näringsvävar är sammanlänkade med det öppna havets system där organismers rörelser fungerar som mobila länkar vars funktion upprättar ekosystemens balans. Sammanhängande funktionella ekosystem bidrar i sin tur till en mängd ekosystemtjänster som har ett stort värde för människan. Att öka förståelsen för dessa samband och hur de påverkas av ökad exploatering, är därför nödvändigt för att möjliggöra en förvaltning av kustmiljöer som medverkar till friska och motståndskraftiga ekosystem.

Rapporten riktar sig i första hand till de länsstyrelser som har ett kustområde och som bland annat gör bedömningar av ekologisk status eller arbetar med åtgärder för att förbättra konnektiviteten i dessa områden. Rapporten kan också utgöra ett kunskapsunderlag för andra myndigheter, konsulter eller verksamhetsutövare som har behov av denna typ av kunskapssammanställning.

Johan Kling

Avdelningschef

Avdelningen för Vattenresursförvaltning

Sammanfattning

Begreppet konnektivitet beskriver möjligheten att uppfylla fungerande ekosystems behov av spridning och fria passager för djur, växter, sediment, organiskt material och näringsämnen. I denna rapport ligger fokus på konnektivitet för djur och växter, så kallad biologisk konnektivitet.

Ursprunget till denna rapport är behovet av att ta fram kunskapsunderlag för att utveckla bedömningsgrunder inom vattenförvaltningen med fokus på kvalitetsfaktorn *Konnektivitet i kustvatten*. Rapportens syfte är att öka förståelsen för konnektivitet i kustnära miljöer och hur den påverkas av olika verksamheter. Syftet är också att belysa hur ett förändrat klimat kan påverka denna viktiga biologiska funktion.

Det finns flera exempel på hur störningar kan få konsekvenser för näringsvävar i kusten genom att konnektiviteten störs mellan kust och hav, längs med kusten eller mellan kustområden och inlandsvatten. Idag finns ett mycket stort antal barriärer i kustområden och många vattendrag har vandringshinder redan i de nedre delarna av avrinningsområdet. Längs kusten kan strömmar påverkas som en effekt av exploatering, vilket påverkar de organismer som behöver sprida sig passivt med denna transportmekanism. Med förändrat klimat kan också förutsättningar för konnektivitet förändras och detta är något som behöver beaktas i åtgärdsarbetet.

Det finns många organismgrupper i kusten som har behov av konnektivitet för att fullgöra sin livscykel. Fröer och larver har behov av att sprida sig passivt med strömmar medan exempelvis fisk och vissa arter av bottenfauna kan förflytta sig utan hjälp av andra processer. Konnektivitet är en viktig biologisk funktion som berör flera organismgrupper. Det finns emellertid olika typer av biologisk konnektivitet och olika organismgrupper har olika processer för att nå nya geografiska områden.

Vid en bedömning av tillståndet för fisk i inlandsvatten bör även bristande konnektivitet i kusten för de fiskarter som vandrar mellan havet och upp i avrinningsområdena beaktas. Eftersom fisk utgör en viktig predator för bottenfauna, men även är konsument av djurplankton i kusten, behöver konnektiviteten för vandrande fiskar beaktas i bedömningen av kustekosystem.

Kunskapssammanställningen pekar på att det finns kunskapsluckor inom biologisk konnektivitet och att mer kunskap behövs om hur fysisk påverkan kan leda till bristande konnektivitet och förändrad populationsdynamik. För det fortsatta arbetet behöver fler faktorer identifieras som skulle kunna fungera som stöd för att bedöma biologisk konnektivitet i kustområden.

Innehåll

Förklaring av begrepp	9
Bakgrund	10
Bedömning av biologisk konnektivitet	11
Bedömning enligt vattenförvaltningen.....	11
Aktiv och passiv transport	12
Naturliga barriärer.....	15
Artificiella barriärer.....	16
Anpassning till förändrat klimat	17
Konnektivitetsmönster hos de biologiska kvalitetsfaktorerna	18
Konnektivitet mellan land, kust och hav	24
Konnektivitet mellan kust och hav	25
Konnektivitet mellan land och kust	26
Fysisk påverkan och konnektivitet	28
Mellan land och kust	30
Fysisk påverkan i tre olika stadier	32
Metoder för att mäta och analysera konnektivitet	34
Aktiv transport	34
Passiv transport	34
Analys av kartor över fysisk påverkan och organismers spridningsmönster.....	36
Kunskapsluckor	37
Referenser	38

Förklaring av begrepp

Begrepp	Beskrivning
Trofisk kaskad	Indirekta interaktioner som kan kontrollera hela ekosystem, vilket uppstår genom att en trofisk nivå i en näringsväv blir undertryckt.
Trofisk nivå	Representerar en grupp organismer i en näringsväv som får sin energi på samma sätt.
Ontogenetiska förändringar	Ontogeni är utvecklingen under perioden mellan befruktning och könsmognad. Reproduktions- och uppväxthabitat för juveniler är separerade från det habitat adulterna nyttjar för tillväxt vilket leder till förflyttning mellan habitat.
Språngskikt	En skarp horisontell gräns mellan två vattenmassor som kan uppstå genom förändringar i temperatur, salthalt eller densitet.
Haloklin	En gräns mellan vattenmassor med olika salthalt.
Termoklin	En gräns mellan vattenmassor med olika temperatur.
Pyknoklin	En gräns mellan två vattenmassor med olika densitet.
Näringsväv	Ett samband mellan producerande och konsumerande organismer i ett ekosystem. Flera näringskedjor bildar tillsammans en näringsväv.
Näringskedja	Näringsämnen sprids och omvandlas igenom en kedja av organismer som äter och/eller äts av varandra i ett ekosystem.
Metapopulation	System av lokala populationer av samma art som är rumsligt åtskilda i ytor av lämplig livsmiljö/habitatfläck.
Pelagic larval duration (PLD)	Tid som larv/fragment/spor/ägg- eller frö spenderar i vattenmassan.
Källa	Ett rekryteringsområde som larver sprids ifrån.
Sänka	Ett uppväxtområde där larverna landar efter transport i vattenmassan.

Bakgrund

Konnektivitet beskriver möjligheten till spridning och fria passager för djur, växter, sediment och organiskt material längs kustområden, mellan öppet hav och kusten samt mellan kustområden och inlandsvatten. Konnektivitet påverkar därför det geomorfologiska, det fysikalisk-kemiska och det biologiska tillståndet. Denna rapport fokuserar på den biologiska konnektiviteten och ger exempel på hur denna kan påverkas och förändras. Forskningen inom området är begränsad, det är komplexa processer som är svåra att studera.

Biologisk konnektivitet är en rumslig process som är viktig för den geografiska spridningen, uthålligheten och produktiviteten för kustnära ekosystem. I *Havs- och vattenmyndighetens föreskrifter om klassificering och miljö kvalitetsnormer avseende ytvatten* (HVMFS 2019:25) definieras konnektivitet i kustvatten som möjligheten till spridning och fria passager för djur, växter, sediment och organiskt material längs det grunda vattenområdet samt från ytvattenförekomsten till det kustnära området, i relation till referensförhållandet. Kvalitetsfaktorn omfattar därmed både en rumslig och en tidsmässig komponent där fokus framförallt ligger på biologisk rumslig konnektivitet. Det finns flera typer av biologisk rumslig konnektivitet som kvalitetsfaktorn representerar. Det kan röra sig om samspel mellan olika populationer, konnektivitet för genetiskt utbyte och samspel mellan olika habitat i den kustnära miljön.

I föreskriften definieras det kustnära området som tidvis vattentäckt kustområde och område som är vattentäckt vid högsta förutsebara vattenstånd (1 kap. 3 § HVMFS 2019:25). Det är en öppen dynamisk miljö där populationer av djur och organismer är sammanlänkade via olika fysiska, biologiska och kemiska vägar. Dessa förbundna system påverkar biodiversitet, produktivitet, energiflöden och interaktion i ekosystem och i näringsvävar. Fysisk påverkan såsom exploatering och fysiska förändringar i kustzonen kan utgöra hinder för förbundna systemen och skapa väsentliga störningar för arter och organismers spridning och migration i vattenmassan. Det innebär till exempel att en störning som sker i ett begränsat område och orsakar en lokal förlust av ett rekryteringsområde för fisk, såsom en ålgräsäng, kan ha en utbredd påverkan även i andra områden på grund av bristande konnektivitet genom minskad spridning av frön, larver och ägg (Jonsson m.fl. 2021).

För förvaltning av kustmiljön är det viktigt att förstå sambandet mellan mänskliga aktiviteter och de påverkanstryck som kan förändra konnektiviteten samt vilka konsekvenserna blir för kustnära ekosystem och den biologiska mångfalden. Denna rapport visar exempel på konsekvenser för biologin på grund av mänskliga aktiviteter.

Bedömning av biologisk konnektivitet

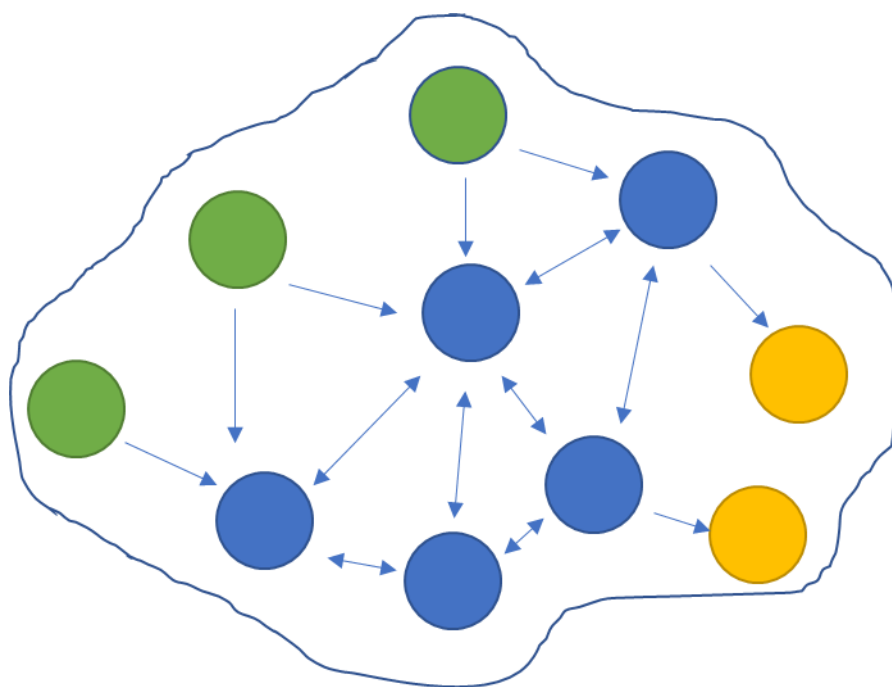
Konnektivitet är en viktig biologisk funktion i den marina miljön. Av den anledningen ingår bedömning av konnektivitet direkt eller indirekt i flera delar av den svenska miljölagstiftningen, såsom vattenförvaltningsförordningen och Havs- och vattenmyndighetens föreskrifter, havsmiljöförordningen och miljöbalkens 7 kapitel. Denna rapport är ett stöd för förvaltning av kustmiljön.

Bedömning enligt vattenförvaltningen

Inom vattenförvaltningen är konnektivitet en hydromorfologisk kvalitetsfaktor (Bilaga 3 HVMFS 2019:25). Till skillnad mot hydrografiska villkor och morfologiskt tillstånd, som beskriver den fysiska miljön, är konnektivitet direkt kopplad till biologiska funktioner. Kvalitetsfaktorn för konnektivitet klassificeras utifrån parametrarna långsgående konnektivitet och konnektivitet mellan kustvatten och vatten i övergångszon och kustnära områden (avsnitt 8.2 respektive 8.3 i bilaga 3 HVMFS 2019:25). Konnektivitet kan mätas på olika sätt och på olika rumsliga skalor. Fokus kan ligga på genetiska populationsstrukturer, det marina landskapets struktur eller på organismers spridningsförmåga (Sundblad m.fl. 2011). Om fokus ligger på exempelvis det marina landskapet är det struktur och funktion hos olika habitat som begränsar arters och organismers möjlighet till förflyttning. Om organismerna är i fokus handlar det om artens förmåga att förflytta sig eller sprida sig genom det marina landskapet (Berkström m.fl. 2019). Det är därmed viktigt med en tydlig definition som beskriver vad fokus för bedömningen ska ligga på. Nuvarande bedömningsgrunder väger inte heller in att konnektivitet kan ske antingen genom aktiv transport via migrationer från adulta och juvenila organismer och djur eller genom passiv transport via larver, ägg, sporer, frön och fragment (Källström m.fl. 2008; Berkström m.fl. 2019).

Aktiv och passiv transport

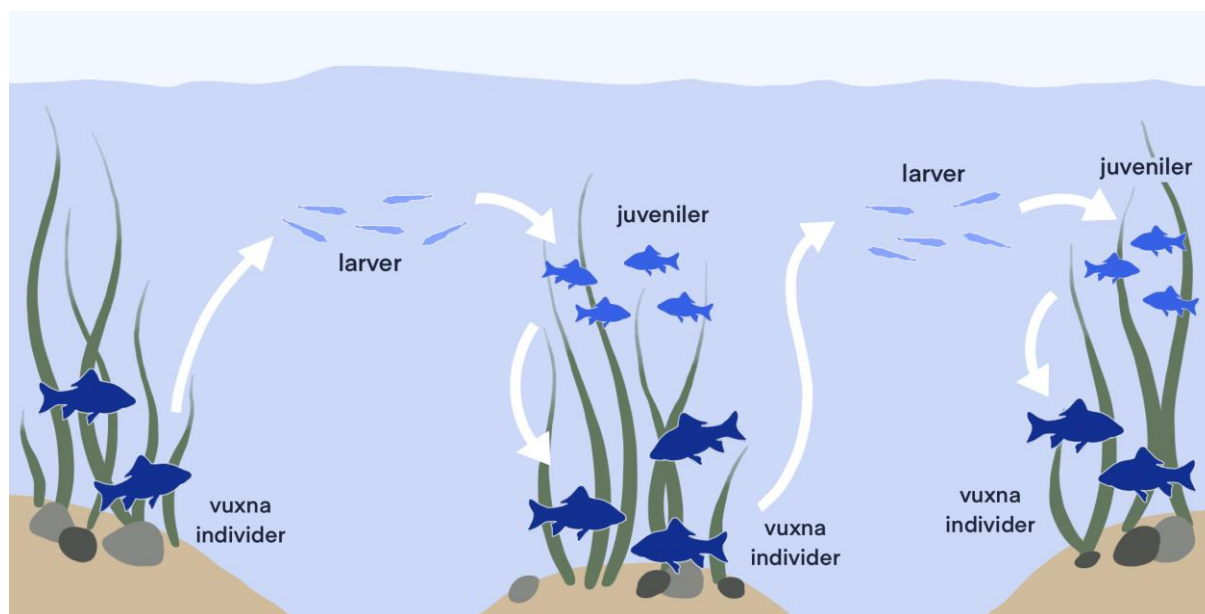
Transport mellan olika habitat kan ske antingen genom att en individ aktivt rör sig eller att den förflyttas passivt med vattnets rörelser. De flesta marina organismer har pelagiska livsstadier (genom sporer, frön eller larver) i vilka de kan tillbringa veckor till månader i vattenkolumnen och spridas passivt långa sträckor (från 10 km till mer än 100 km) (Moksnes m.fl. 2014). Spridningen mellan populationer och organismsamhällen kan därför ske över stora områden. Det genetiska utbytet mellan lokala populationer som är sammanlänkade genom denna spridning är ofta avgörande för populationsdynamiken och artens överlevnad på sikt. Vissa lokala populationer producerar larver som transporteras till andra lokala populationer där habitatet utgör uppväxtområde, detta samband kallas källa-sänka (figur 1). På så vis formar många marina bentiska organismer en större metapopulation som består av olika mindre subpopulationer som är länkade genom biologiska korridorer för spridning mellan habitat och som blir nyckelfaktorer för artens fortlevnad. Om transporten mellan dessa lokala populationer störs kan det påverka rekryteringen för lokala bestånd eller i värsta fall hela populationen. Det är därför viktigt att ta hänsyn till dessa samband vid bedömning av konnektivitet.



Figur 1. De flesta marina organismer tillhör mindre subpopulationer som bildar en metapopulation. Gröna prickar representerar subpopulationer som är källor där larver produceras. Gula prickar är sänkor där larver som transporterats från källor stannar för att växa. Blå prickar representerar transportvägar mellan källor och sänkor.

Att förstå spridningsmönster hos larver är komplext då spridningen bland annat styrs av vattencirkulation, strömmar och bottenstrukturs karaktär. Studier har dock visat att sträckan larver transporteras påverkas av vilket djup larverna uppehåller sig på, där larver som uppehåller sig närmare ytan (<10 m) transporteras längre sträcka än larver i djupare vatten (Shanks 1995;

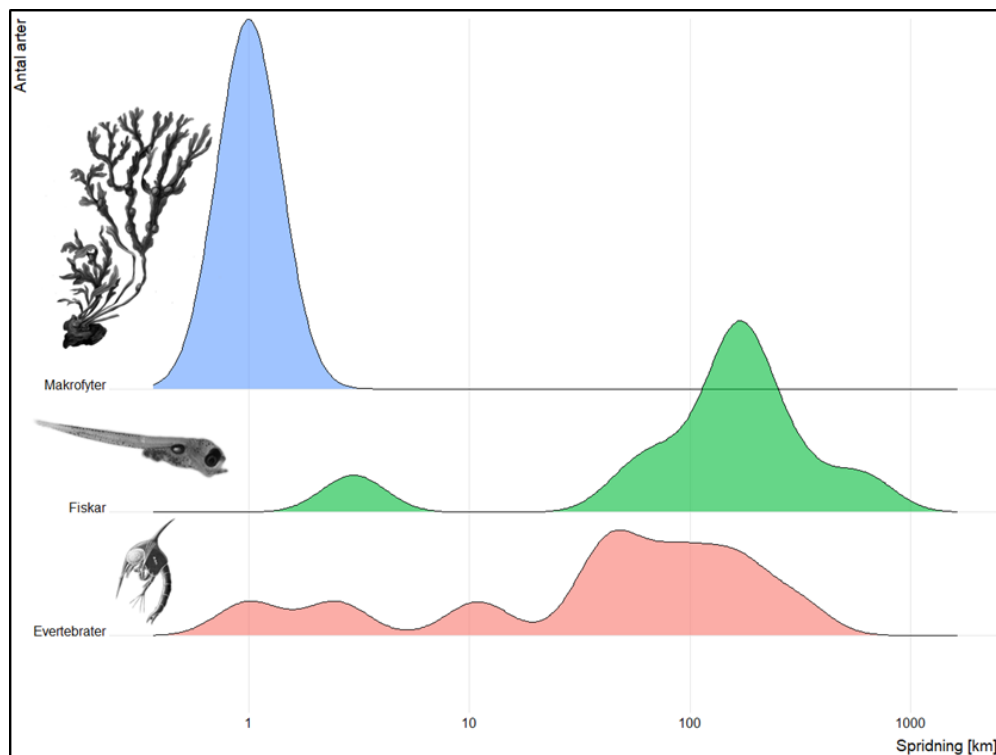
Kinlan & Gaines 2003). Även längden på larvstadiet har visats ha betydelse för spridningsmönstret då längre larvstadie kan skapa förutsättningar för att flyttas längre sträcka (Corell m.fl. 2012) (Figur 2).



Figur 2. Organismers rörelser i vattenmassan kan variera under olika livsstadier. Larver som produceras i ett habitat transporteras passivt i den öppna vattenmassan till ett annat habitat. Juveniler och vuxna individer transporteras aktivt genom att simma inom habitatet. Illustration av Maja Lagervall.

Förutom individuellt beteende styrs aktiv transport framförallt av morfologiska och fysiologiska förändringar hos fiskar och andra organismer under olika livsstadier (Lancaster 1999; Lucas m.fl. 2001). Fiskar och andra organismer migrerar ofta mellan olika födo-, lek- och uppväxtområden på säsongsbasis. Andra centrala faktorer för rörelse och spridning är variationer i temperatur, djup och salthalt som fungerar som naturliga barriärer för spridning och migration i vattenmassan. Detta är påtagligt längs Sveriges kuster och speciellt i övergångszonen mellan Östersjön och Västerhavet där gradienten i salthalt skiftar succesivt från marina förhållanden med hög salthalt till brackvatten.

Transport under olika livsstadier är vanligast bland fisk. De flesta arter av bottenfauna har mindre förmåga och behov än fiskar att aktivt förflytta sig mellan olika habitat för att genomföra sin livscykel, men kan transporteras passivt i larvstadiet. Makroalger sprids ofta kortare sträckor än evertebrater och fisk. (Figur 3). Vid bedömning av konnektivitet kopplat till transport bör fokus vara arter som har ett väl dokumenterat behov av att migrera mellan olika habitat för att fullgöra sin livscykel eller för födosök.



Figur 3. Spridningsavstånd för sporer och pelagiska larver från olika grupper av organismer (makrofyter, fiskar och evertebrater) i Sveriges havsmiljöer (Berkström m.fl. 2019).

Naturliga barriärer

Konnektiviteten kan påverkas av naturliga strukturer och processer, t.ex. ett större sötvattenutflöde som sänker salthalten i ett område eller en tröskel i ett sund där vattendjupet snabbt minskar. Andra hydrodynamiska barriärer som kan vara begränsade faktorer är till exempel sprickdalar, sandbankar, språngskikt och oskyddade habitat. Den kustnära cirkulationen är därför en viktig faktor för spridning av larver och metapopulationens dynamik i kustmiljön (McQuaid and Phillips 2000). Tillförseln av larver till en livsmiljö beror framförallt på hydrodynamisk transport i området och i viss utsträckning larvens simbeteende (Levin 2006, Knights m.fl. 2006). Larvers kapacitet att simma är dock begränsad i förhållande till de barriärer som utgörs av den regionala geomorfologin och strömförhållanden under larvstadiet.

Eftersom hastighet och riktning för kustnära havsströmmar ofta varierar med djup, kan den vertikala positionen i vattenmassan för pelagiska larver och andra organismer påverka deras spridningsmönster. Språngskiktet skapar skiktning i vattenmassan som beror på snabba förändringar i temperatur (termoklin), densitet (pyknoklin) eller salthalt (haloklin). Språngskiktets position i vattenmassan varierar under året, men också längs kusten eftersom salthalten förändras från marint till bräckt för att till slut vara sötvattendominerat i Bottniska viken. Spridning av organismer och larver minskar ofta drastiskt vid gränsen av dessa skikt. Detta leder till artspecifika vertikala fördelningar i vattenmassan, där larver och organismer simmar efter stimuli kopplat till bland annat ljusstillgång, tid på dygnet eller ontogenetiska förändringar (Shanks 1995; Queiroga & Blanton 2005). Beroende på var i vattenpelaren larven befinner sig så påverkas larvens positionering av språngskiktet och de olika havsströmmar som verkar på olika djup. På det här viset skapar språngskiktet en naturlig barriär mellan vattenmassor och har en väsentlig inverkan på larvens transport och var de till slut hamnar.

Det har även visat sig att larver och organismer som befinner sig längre upp i vattnet transporteras dubbelt så långt som larver på djupt vatten (Corell m.fl. 2012; Tremblay m.fl. 1994). Det beror på att den vinddrivna ytströmmens hastighet vida överstiger strömhastigheterna längre ner. Cowen m.fl. (2000) visade även att larver hålls kvar längre i ett lekområde om de befinner sig på djupt vatten.

Cirkulationen i Västerhavet styrs av ytvatten som transporteras norrut längs kusten upp mot Norges södra kust, medan djupt vatten under språngskiktet transporteras i sydlig riktning mot södra Kattegatt. Detta får konsekvensen att grunda habitat längs nordvästra västkusten kan få larver från södra Kattegatt samtidigt som djupa habitat på västkusten, under språngskiktet, får larver från bland annat södra Norge (Moksnes m.fl. 2014).

Cirkulationen i Östersjön beror dels på vattenutbytet med Västerhavet där saltvatten flödar in och sötare vatten ut vid de danska sunden och dels på inflödet av färskvatten från landområdena framförallt från de stora älvorna i norr. Ytströmmen går därför söderut och djupare vatten transporteras norrut. Östersjön är dock indelad i bassänger som avgränsas av höga trösklar som sticker upp från havsbotten. Dessa trösklar bromsar de djupare strömmarna och begränsar vattenutbytet mellan bassängerna.

Artificiella barriärer

Konnektiviteten påverkas av artificiella barriärer på samma sätt som av naturliga barriärer av samma karaktär.

Artificiella barriärer kan ha olika karaktär och påverka konnektiviteten på olika sätt. Invallningar stoppar utbytet med kustvattnet. Vägbankar med kulvert kan begränsa utbytet mellan två områden avsevärt beroende på storlek och placering av kulverten. Pirar och utfyllnader som sträcker sig ut från land kan påverka mönstret för strömmar, vilket kan påverka vattenutbyte och transporten till och från en vik, och därmed förändra sedimentation, erosion och spridning av larver. Dessa kan även hindra spridning av adulta djur som är beroende av grundare bottenar eller vissa typer av substrat.

Muddring skapar istället ett djupare område eller en djupränna som ofta har annan substratsammansättning än bottenarna runt om. Vissa organismer vill inte passera genom eller över en sådan ränna. En muddrad ränna kan även "ryka" sediment vilket skapar en grumlig zon som kan hindra organismer från att röra sig i området.

Flytande barriärer som bryggor eller anläggningar för akvakultur påverkar ytströmmen och vågmönster. Dessa kan i sin tur påverka sedimentationsmönster och vågregim. I skyddade grunda områden kan ytströmmen vara avgörande för cirkulationen, speciellt om barriären ligger nära öppningen.

Anpassning till förändrat klimat

På grund av de effekter som förväntas från klimatförändringar samt de komplexa interaktioner som finns i marina miljöer behöver man i förvaltningen ta höjd för såväl nuvarande miljöförändringar som kommande påverkan på kustnära ekosystem. Försämrade konnektiviteten på grund av mänsklig fysisk påverkan och effekter av klimatförändringar kan förefalla ganska lika. Därför måste detta lyftas så att bedömningar av påverkan inte görs på felaktiga grunder. På grund av klimatförändringar kan det som vi ser som referensförhållandet, det naturliga tillståndet, förändras vilket också förändrar målet med förvaltningen.

Inom den nationella strategin för klimatanpassning identifieras biologiska och ekologiska effekter som påverkar en hållbar utveckling som ett särskilt angeläget område för klimatanpassningsarbetet (Regeringens proposition 2017/18:163). Klimatdrivna förändringar som påverkar exempelvis temperatur, isutbredning, salthalt, sötvattentillförsel, cirkulationsmönster och kusterosion inverkar på arters spridning och fördelning av livsmiljöer (Jonsson m.fl. 2018). Arter kan i takt med förändringarna stanna kvar i en förändrad livsmiljö genom anpassning, så kallad fenotypisk plasticitet (Scheiner 1993), förändra förflyttningsmönster eller lokalt dö ut (Munday m.fl. 2013). För långlivade habitatbildande nyckelarter med lång generationstid såsom blåstång eller ålgräs är fenotypisk plasticitet inte troligt (Jonsson m.fl. 2018). Klimatscenarier visar istället att utbredningen av många saltvattenberoende arter rör sig söderut i Östersjön i takt med förändrad salthalt medan arter beroende av kallt vatten vandrar norrut och ner i djupled (Hammar och Mattson 2017).

Ålgräs påverkas bland annat av interaktioner av ökad temperatur och förändrad ljusstillgång, genom att mer ljus krävs vid varmare temperaturer för att bibehålla en positiv kolbalans i ålgräsplantan (Marsh m.fl. 1986). Samtidigt kan effekter från fysisk påverkan såsom erosion och turbiditet reducera syreproduktionen och leda till anoxiska förhållanden och sulfidförgiftning (Moore m.fl. 1997). Följaktligen kommer kombinerade effekter av klimatrelaterade förändringar i samband med ökad kustexploatering vara avgörande faktorer för ålgräsets uthållighet (Shields m.fl. 2018). Förlust av habitat kan således leda till ökad fragmentering av habitat och därmed bristande konnektivitet och mer isolerade livsmiljöer som kan påverka arters utbredning längs Sveriges kuster (Jonsson m.fl. 2018).

Klimatanpassade åtgärder kan mildra effekten av minskad spridning och fragmenterade och isolerade populationer av habitatbildade nyckelarter. Åtgärder kan exempelvis vara att inrätta områdesskydd för att skydda identifierade klimatreferenser (Havs- och vattenmyndigheten 2017) eller skydda särskilt värdefulla områden såsom identifierade källor (rekryteringsområden) eller sänkor (uppväxtområden) (Moksnes m.fl. 2015). Ett annat alternativ är assisterad spridning och kolonisering genom förflyttning av individer av blåstång eller zygoter (Hiddink m.fl. 2012). Restaurering av ålgräs genom plantering av vuxna skott på utvalda platser är en möjlig åtgärd för att återskapa habitat när ålgräs förstörs i takt med ökad exploatering och klimatförändringar. Detta i kombination med åtgärder som förbättrar miljön och tillväxtförhållandena för ålgräs i kustområdet kan utgöra viktiga komplement som möjliggör och påskyndar en naturlig återhämtning av livsmiljön (Moksnes m.fl. 2016).

Konnektivetsmönster hos de biologiska kvalitetsfaktorerna

Ekologisk status i kustvatten utgår från de tre biologiska kvalitetsfaktorerna bottenfauna, makroalger och gömfröiga växter samt växtplankton. Av dessa är det framförallt bottenfauna och makroalger och gömfröiga växter som kan vara känsliga för bristande konnektivitet eftersom växtplankton har hela sin livscykel i vattenmassan (Tabell 4). Olika arter påverkas på olika sätt och i olika grad av förändringar i konnektivitet. Längs med Sveriges kust varierar förekomsten av arter inom de olika kvalitetsfaktorerna på grund av variationen i salthalt. Hur dessa är beroende av konnektivitet för spridning är ganska lika mellan de olika arterna, men känsligheten för fysisk störning varierar stort. Nedan ges exempel på grupper och arter med olika rörelsemönster som är beroende av bibehållen konnektivitet.

Namn	Art	Fragment spridning		Larv/frö spridning	Population utbredning
		Typiska	Max		
Bottenfauna					
Bakborstig rovmask	<i>Hediste diversicolor</i>	-	-	några meter	-
Blåmussla	<i>Mytilus edulis</i>	-	-	10-50 km	300-600km
Håstmussla	<i>Modiolus modiolus</i>	-	-	10km	-
Ögomkorall	<i>Lophelia pertusa</i>	-	-	40km	<35km
Vanlig strandsnäcka	<i>Littorina littorea</i>	-	-	300km	-
Makroalger och gömfröiga växter					
Blåstång	<i>Fucus vesiculosus</i>	10m-1km	250km	1-2m	10m-500km
Dvärgålgräs	<i>Zostera notlii</i>	-	-	-	65-150?
Ålgräs	<i>Zostera marina</i>	10-100km	150-200km	5m	300km
Hårnating	<i>Ruppia maritima</i>	-	-	-	4m-20km
Knöltång	<i>Ascophyllum nodosum</i>	-	-	>5m	-
Skrunating	<i>Ruppia spiralis</i>	5-20km	180km	-	20km
Smaltång	<i>Fucus radicans</i>	10m-1km	>100km	1-2m	550km
Sågtång	<i>Fucus serratus</i>	-	-	1-2m	2km

Tabell 4. Geografiska avstånd på artnivå för stationära organismer där spridning sker antingen av fragment, larv eller frö samt genetisk populationsutbredning (baseras på Berkström m.fl. 2019).

Makroalger lever på hårbotten och finns längs med hela Sveriges kust, men artsammansättningen förändras med salthaltsgradienten. På Västkusten är artrikedomen stor, i Egentliga Östersjön minskar antalet marina arter och algsamhället domineras av brunalger, medans bottniska viken har fler sötvattenarter så som kransalger. Blåstång (*Fucus vesiculosus*) finns längs hela Sveriges kust, förutom längst norr ut i Bottenviken.

Makroalger sprider sig antingen kortare avstånd via sporer (sexuell förökning) eller längre sträckor via fragment som lossnar från algen (vegetativ förökning) som sedan kan transporteras i veckor till månader i vattenmassan. Fragmenten kan flyta långa sträckor innan de landar i en gynnsam miljö. Flytkraften är möjlig genom att algen har gasfyllda blåsor eller fortplantningsorgan eller både och (Bäck 1993). Algers spridningsvägar varierar stort då de styrs av framförallt ytströmmar. Antingen kan de hamna i en närliggande vik (10 m till 1 km) styrd av vindgenererade strömmar direkt efter att fragmentet lossnat från algen eller så kan de ibland transporteras över stora bassänger. Det har dock visat sig att flytande alger är vanligare i kustområden, nära deras lokala källor, men de kan också transporteras långa sträckor, upp till 200 km längs kusten

(Rothäusler m.fl. 2015). Rygggradslösa djur som vanligtvis är associerade med en alg kan ibland lifta med algen till nya områden (Rothäusler m.fl. 2015).

Den rumsliga fördelningen av fragmentens spridning påverkas av bottenstrukturen hos kustlandskapet, vilken därför kan utgöra hinder för spridning (Rothäusler m.fl. 2015). Om det förekommer olika artificiella strukturer som påverkar strömningen eller skapar fysiska barriärer, kan denna spridning avsevärt försvåras vilket får konsekvenser för populationens motståndskraft och återhämtningsförmåga.

Kransalger växer på mjukbotten i vågskyddade miljöer i grunda vikar eller flodmynningar. De trivs framförallt i vikar som är delvis avsnörda på grund av landhöjningen. De fäster till botten med rötter som kallas rhizoider. Många arter av kransalger är väldigt känsliga för störning så som exploatering och grumling, ofta orsakade av båttrafik eller muddring. Kransalger förökar sig genom sporer som sprids i vattnet eller via fåglar som äter växten. Det kan även förekomma vegetativ förökning genom lösdrivande delar eller hela plantor. Sporer och växtdelar sprids oftast endast kortare avstånd. (Havs- och vattenmyndigheten 2020b).

Ett högt antal arter eller hög täckningsgrad och djuputbredning av kransalger har föreslagits visa på låg antropogen påverkan (Andersson 2000; Appelgren och Mattila 2005; Selig m.fl. 2007; Steinhardt m.fl. 2009). Arter som *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum* och *Potamogeton* sp. anses vara tåliga för antropogen påverkan och hög täckningsgrad av dessa ses som indikatorer på låg ekologisk status (Selig m.fl. 2007; Steinhardt m.fl. 2009)



Bild 5. Makroalger i Kattvik. Foto Mats GE Svensson.

Gömfröiga växter dominerar växtligheten på grunda mjukbotten längs Sveriges kuster. Dessa växter fyller en unik ekologisk roll i grunda mjukbottenområden eftersom de, till skillnad från de flesta alger, kan förankra sig i sedimentet med sina rotstänglar och rötter, och bildar täta bestånd som är mycket viktiga livsmiljöer för många växter och djur. Gömfröiga växter bildar därför mycket artrika miljöer på grunda mjukbotten ner till ca 3-10 meters djup. Att de växer i grunda kustområden gör arterna och habitaterna känsliga för mänskliga aktiviteter. På Västkusten är ålgräs

den dominerande arten av gömfröiga växter. Antalet gömfröiga växter i Östersjön ökar från ett 10-tal i södra Östersjön till ett 40-tal i Bottenviken.

Ålgräs (*Zostera marina*) har frön som sprids med strömmar. De har dock begränsad spridning i vattenmassan då de är tunga och sjunker till botten i närheten av moderplantan. Ålgräset kan föröka sig vegetativt genom rhizom som växer ut från plantan i sedimentet och skapar nya plantor. I Egentliga Östersjön sker förökningen nästan uteslutande via vegetativ förökning genom rhizom (Boström m.fl. 2014). Vegetativa skott med fröställning lossnar lätt från botten och kan transporteras med strömmar långa sträckor, upp till 150 km, innan de släpper sina frön. Denna typ av spridning är dock begränsad i Sverige (Havs- och vattenmyndigheten 2017). Ålgräsängar utgör ett viktigt habitat för många arter, bland annat som uppväxtområde för fisk. Försvinner en ålgräsäng försämras konnektiviteten för många andra arter då avståndet mellan dessa habitat blir längre. Ålgräsängar har också en viktig funktion då de stabiliserar sedimenten och skyddar mot erosion av stränder.

Nate och nating är andra typer av habitatbildande gömfröiga arter vars geografiska och areella utbredning utgör kritiska indikatorer för biodiversiteten i grunda mjukbottensmiljöer.

Borstnate (*Stuckenia pectinata*) är den vanligaste växten på grund mjukbotten i Östersjön. Den förökar sig genom blomning där pollinering sker antingen i vattnet eller på ytan. Den kan även sprida sig genom att små fragment av plantorna driver iväg och rotar sig på nytt.

Natingarna blommar under sensommaren och har hon- och hanorgan i samma blomma.

Skruvnatingens (*Ruppia spiralis*) reproduktion är speciell. Pollen lämnar hanorganen utanpå små luftbubblor som växten producerar, ofta i början på blomningen innan blomstjälken börjat växa ut. Bubblorna åker därefter sakta upp för växtens huvudstam och kommer i kontakt med andra plantors honorgan när vågrörelser gör att de stryker mot luftbubblorna. Om pollen når ytan bildar de större flytande filament som fastnar på honorganen när blomstjälken vuxit sig så långa att den når ytan. Hårnating (*Ruppia maritima*) producerar också luftbubblor, men utan de långa stjälkarna blir graden av självpollinering högre. Båda arter av nating har visat sig vara känsliga mot intensiv småbåtstrafik i till exempel marinor.



Bild 6. Ålgräs i Gullmarsfjorden. Foto: Eduardo Infantes.

Bottenfauna innefattar ett brett spektrum av arter som är direkt beroende av bottensedimentens sammansättning samt de geomorfologiska strukturer som förekommer på botten. Förändringar i hydrografiska förhållanden, djupförhållanden och strömmar kan därför direkt påverka konnektiviteten för dessa arter. Den biologiska kvalitetsfaktorn utgörs av flera större organismgrupper, bland annat leddjur, tagghudingar, nässeldjur, maskar och musslor. Konnektivetsmönster varierar stort mellan organismgrupper, från relativt stationära arter såsom bakborstig rovmask till den mobila krabbtaskan som kan vandra 100 km för lek och där larverna sedan sprider sig med strömmar längs kusten (Ungfors m.fl. 2007; Einfeldt m.fl. 2014). Nedan ges exempel på konnektivetsmönster hos arter från några av de större organismgrupperna.

Musslor har en flexibel reproduktionscykel och kan anpassa lekperioden utefter miljöförhållanden. Larver har observerats både sommar, vinter och höst. Tiden som larverna spenderar i vattenmassan varierar utifrån tillgång på mat, temperatur och salinitet (Gosling 1992). När larverna når en storlek på cirka 0,2 mm landar de och fäster på underlag som skyddar dem från att lossna av strömmar och vågor (McGrath m.fl. 1988). Vad som styr den rumsliga dynamiken i en musselpopulation är kopplat till möjligheten till spridning, reproduktion och överlevnad i larvstadiet och möjlighet till att fästa till underlaget (Folmer m.fl. 2014). Under stadiet då larverna ska fästa är de särskilt känsliga för hydrodynamiska störningar. De viktigaste faktorerna som påverkar och styr var larver hamnar har visat sig vara fysiska och hydrologiska barriärer, exponeringsgrad och temperatur samt predationstryck från mobila epibentiska arter såsom strandkrabba eller hästräka (Folmer m.fl. 2014).

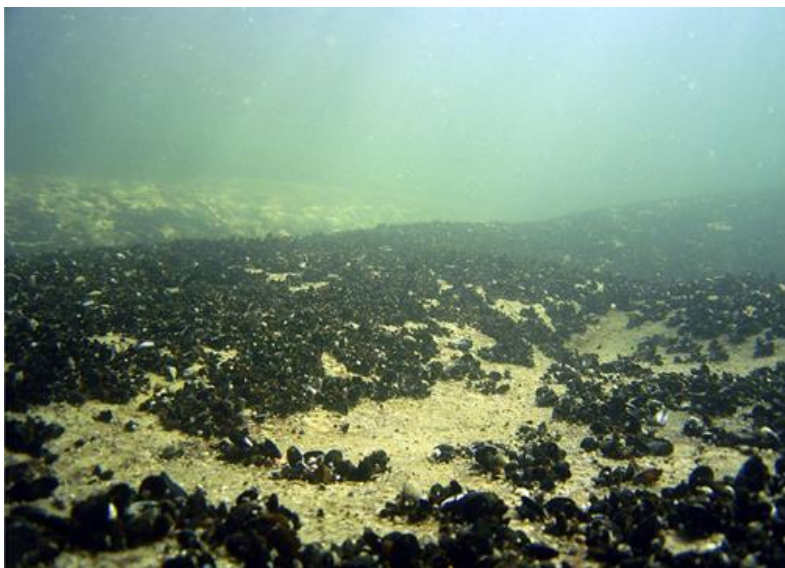


Bild 7. Blåmusslor Vikasgrundens naturreservat. Foto: Länsstyrelsen i Östergötland.

Havskräftor är ett bentiskt kräftdjur som lever på leriga mjukbottnar och som genomgår tre olika pelagiska larvstadier när de transporteras i vattenmassan innan de landar på leriga botten igen (Farmer 1975). Larverna kläcks oftast sen vår då tiden som larven spenderar i vattenkolumnen är starkt temperaturberoende (8°C till 15°C) och varar mellan 26–72 dagar (Smith 1987). Det sista larvstadiet utgör det mest aktiva stadiet då larven är en mer aktiv simmare som rör sig vertikalt i vattenkolumnen. Den vuxna individen kräver leriga sediment för att konstruera sina hålor och den rumsliga fördelningen av dessa sediment utgör en begränsande faktor för var larver kan landa. Larver som misslyckas med att landa i lämpligt habitat antas dö innan de når målhabitatet (Phelps m.fl. 2015).



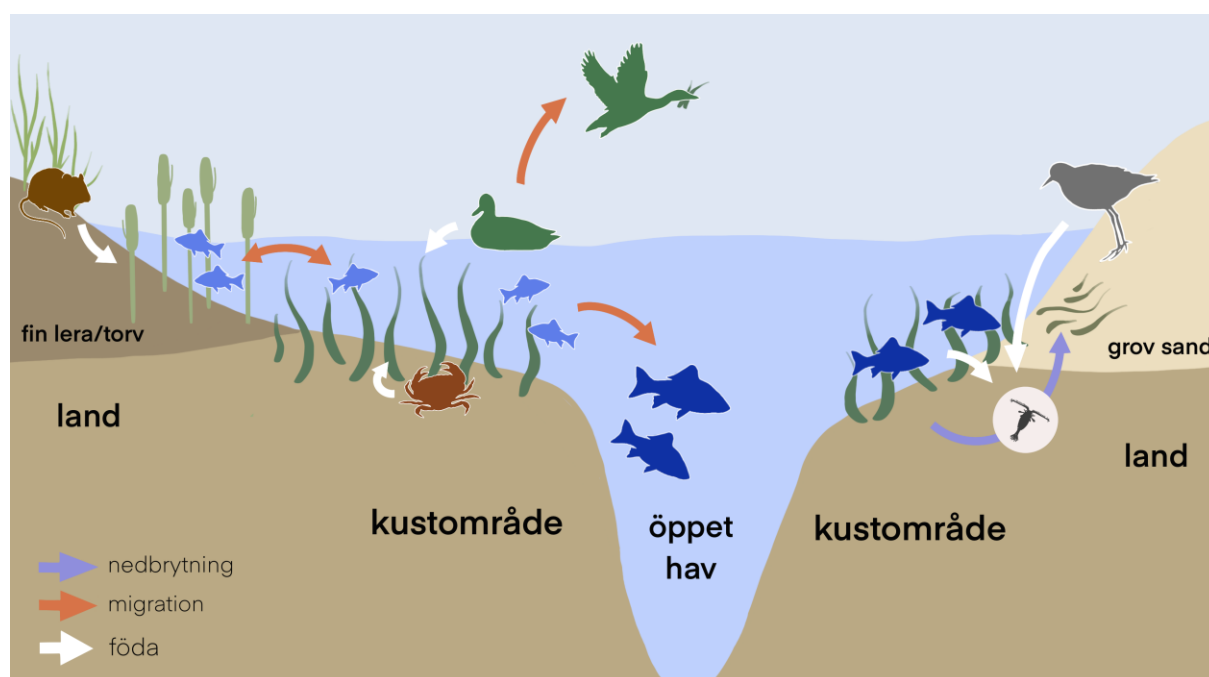
Bild 8. Havskräfta och sjöpenna. Foto: Tobias Dahlin.

Ormstjärnor tillhör organismgruppen tagghudingar, och är mycket vanlig på leriga mjukbottnar längs Sveriges västkust, från södra Öresund till norra Skagerak. Larver transporteras i

vattenkolumnen över stora områden i upp till 88 dagar, oftast under sommarhalvåret mellan juli och november (Sköld m.fl. 1994). Larverna rör sig främst på djupare områden under termoklinen och är inte lika aktiva simmare som andra sjöstjärnelarver vilka har mer utvecklat larvstadium och morfologi som möjliggör aktiva rörelser i vattenmassan (Guillam m.fl. 2020). Eftersom larverna främst befinner sig nära botten och larverna inte rör sig vertikalt i vattenkolumnen i så stor utsträckning är larvernas transport starkt kopplat till lokala hydrodynamiska förändringar och strömmar nära botten. Slutna vikar, estuarier och större fjordar kan hålla kvar larver på grund av mer dynamisk stratifiering av vattenmassan, men bottenströmmar kan också bidra till transport ut ur källor i större utsträckning (Guillam m.fl. 2020).

Konnektiviteten mellan land, kust och hav

Fiskar har en viktig funktion i ekosystemet där de ingår i olika näringskedjor som binder samman många livsmiljöer som återfinns från land till kust och i det öppna havet (Figur 9). Andra organismer, som makrofyter och bottenfauna, kan vara känsliga för bristande konnektivitet som kopplas till fiskars rörelser mellan olika habitat. Det är därför relevant att analysera vilken funktion fiskens rörelser i vattenmassan fyller för kustekosystemens ekologi och hälsa.



Figur 9. Organismer och fiskar rör sig mellan livsmiljöer på land, i kustmiljön och ut i det öppna havet och fyller härigenom en funktion som mobil länk vilket bidrar till att upprätta balans i näringsvävar och ekosystem. Illustration av Maja Lagervall anpassad efter Heck m.fl. (2008).

Fiskar är beroende av att förflytta sig till olika miljöer under hela sin livscykel. De kan förflyttas antingen passivt genom larvstadiet i vattenmassan eller aktivt genom migrationer som styrs bland annat av säsongförändringar, individuellt beteende och morfologiska förändringar under olika livsstadier. Vandring och transport mellan habitat innebär därmed för många arter distinkta rörelser mellan uppväxtområden, rekryteringsområden i kustmiljön, inlandsvatten och öppna havet. Kustekosystemens position i gränssnittet mellan hav och land omfattar en rik mångfald av livsmiljöer som är knutna både till inlandsvatten och marina naturtyper. Dessa fungerar som sammanbundna system och biologiska korridorer mellan den terrestra miljön och havet. Fiskar och andra organismer som rör sig mellan livsmiljöer i kustmiljön och öppna havet fyller därmed en central funktion som mobila länkar, vilka binder samman livsmiljöer och härigenom bidrar till att stärka ekosystemens funktionalitet och motståndskraft (Lundberg och Moberg 2003). Ökad konnektivitet mellan rekryteringsområden och uppväxtområden ökar även förmågan till rekryteringsframgång för många fiskarter, vilket i slutändan leder till ökad produktivitet för kustnära habitat (Sheaves 2009).

Konnektiviteten mellan kust och hav

Förändringar som orsakar störningar i ekosystem och näringsvävar i det öppna havet, från exempelvis kommersiellt fiske eller sjöfart, kan innebära negativa konsekvenser för kustnära ekosystem genom störningar i den top-down kontroll som upprätthåller balansen i kustnära näringsvävar (Ljunggren m.fl. 2010, Eriksson m.fl. 2009). Fiskar spelar härigenom en viktig roll för ekosystemens funktionalitet i marina miljöer genom populationskontroll och för att motverka negativa effekter av trofiska kaskader genom att dynamiken mellan predator och byte störs (Casini m.fl. 2008; Eger och Baum 2020). Väldokumenterade exempel finns i ålgräsängar på västkusten där experiment på plats i havet visat att en minskning av toppredatorer såsom torsk eller rödspätta medför en ökning av mellanstora fiskar. Dessa mellanstora fiskar äter upp betare av fintrådiga alger vilket resulterar i ökad blomning av fintrådiga alger och minskad tillväxt av sjögräs. Förändrade processer som stör strukturen i näringsvävar på detta sätt kan vara en bidragande orsak till den storskaliga förlusten av ålgräs på runt 60 % sedan 1980-talet längs den svenska västkusten (Baden m.fl. 2003, 2012; Mosknes m.fl. 2014). För större rovfisk, som i det tidiga juvenila stadiet lever i kustnära grunda områden, är habitatets tillstånd särskilt viktigt för överlevnaden och även små miljöförändringar kan resultera i stora förändringar i rekryteringsframgång (Juanes 2007). De kustnära ekosystemens tillstånd är således beroende av att konnektiviteten mellan kusten och det öppna havet upprätthålls för att dessa habitat ska kunna fylla sin funktion som livsmiljö för många arter.

De senaste åren har rekryteringen av toppredatorerna gädda och abborre minskat i Egentliga Östersjöns kustzon. Minskningen kan kopplas till fysisk exploatering i kustzonen, överfiske, minskning av rekryteringsområden och bristande konnektivitet, som fått till följd att storskaliga förändringar i näringskedjor och näringsvävar har skett. I centrala Östersjön har det pelagiska ekosystemet skiftat från att vara dominerat av torsk som toppredator till ett system dominerat av skarpsill. Skiftet som orsakats av framförallt överfiske och klimatförändringar har förändrat hela den pelagiska näringskedjan och även fått negativa konsekvenser för livsmiljöer och näringskedjor i kustzonen. (Casini m.fl. 2008; Möllmann m.fl. 2008)

Ökad predation från skarpsill på djurplankton, både i pelagialen och i de kustnära ekosystemen, har bidragit till att larver från toppredatorerna gädda och abborre inte har tillräckligt med mat vilket i sin tur bidragit till minskad rekryteringsframgång hos dessa arter. Den kumulativa nedgången av toppredatorer i kusten har även medfört att den mellanstora fisken storspigg ökat exponentiellt (Donadi m.fl. 2017; Eklöf m.fl. 2020). Storspigg konsumerar även djurplankton och andra herbivorer som är effektiva betare av fintrådiga alger i kustzonen. Idag är stora delar av Egentliga Östersjöns kust dominerad av storspigg (Eriksson m.fl. 2009). Denna effekt, i kombination med ökad fysisk exploatering i kustzonen, har medverkat till nedsatt kondition hos kustnära habitat med ökad överväxt av fintrådiga alger som följd. Det här visar att trofiska kaskadeffekter som spänner över ekosystemgränser genom förändrade konnektivitetssamband kan ha signifikanta effekter på strukturen hos närliggande ekosystem (Ljunggren m.fl. 2010, Knight m.fl. 2005). Det visar också på den väsentliga funktion fiskar har som nyckelarter i marina näringskedjor i kust och hav.

Konnektiviteten mellan land och kust

Det är också viktigt att beakta att konnektiviteten i kustvattenförekomster även är beroende av konnektiviteten till inlandsvatten. Detta gäller inte minst fiskarter som vandrar upp i sötvatten till lekområden för att sedan återvända till kusten i ett senare skede. Bristande konnektivitet kan därför uppstå både i kustvattenförekomsten och i inlandsvatten under själva vandringen till eller från havet. Diadroma fiskarter har en komplex livscykel som kräver att de någon gång under sin livstid vandrar mellan salt- och sötvatten för lek och tillväxt. Arter som lever i saltvatten men som simmar in för att leka i sötvatten är anadroma fiskarter. Typiska sådana arter är lax, havsöring, sik, harr, abborre, flodnejonöga och havsnejonöga. Katadroma fiskarter gör tvärtom och simmar ut i havet för att leka och sedan lever de i och äter sig stora i sötvatten. Ett exempel på en katadrom art är ålen vars larver transporteras med strömmar till våra kuster från Sargassohavet (Figur 10). När ålen vuxit till blankål i vattendragen vandrar den sedan tillbaka till Sargassohavet för att leka, en vandring på flera tusen kilometer.



Figur 10. Diadroma fiskarter är ett samlingsnamn för katadroma och anadroma fiskarter. De har en livscykel som kräver att de någon gång under sin livstid vandrar mellan salt- och sötvatten för lek och tillväxt. Från vänster Lax (*Salmo salar*) och Ål (*Anguilla anguilla*). Illustratör Wilhelm von Wright

Alla diadroma fiskarter är exempel på toppredatorer som fyller en central roll i kustekosystemens näringsvävar genom att de under sina vandringar konsumerar fiskar och andra organismer. Eftersom diadroma arter upptar flera olika trofiska nivåer och ett brett spektrum av habitat från marina till limniska under sina ontogenetiska förändringar innebär det att de fyller viktiga funktioner i många näringsvävar i olika livsmiljöer (Fang m.fl. 2018). Som juvenil fisk i vattendragen lever de flesta diadroma arter på kräddjur och insekter för att sedan efter 1–3 år vandra ut ur vattendraget då de livnär sig på fisk. När de rör sig i den kustnära miljön är tillgången på bytesfisk viktig för att de ska växa sig stora och sedan kunna genomföra sina längre vandringar ut till öppna havet. Migrerande fiskar har också en viktig roll i transporten av material och näring när de utför sina vandringar under olika livsstadier. Exempelvis har de migrerande fiskarna visat sig stå för upp till 18 procent av den årliga omsättningen av fosfor i en älv (Jonsson och Jonsson 2003).

Konnektiviteten mellan kust och land kan också gälla arter som lever i kustnära våtmarker och avsnörda vikar eller som lever både på land och i vatten.

Kustnära våtmarker och avsnörda havsvikar är viktiga biotoper för många fågelarter, både som permanent boplats eller tillfällig viloplats. Delvis avsnörda havsvikar som har visst vattenutbyte

med havet, som framförallt förekommer längs den norra kusten där det pågår landhöjning, är viktigt för bland annat kransalger.

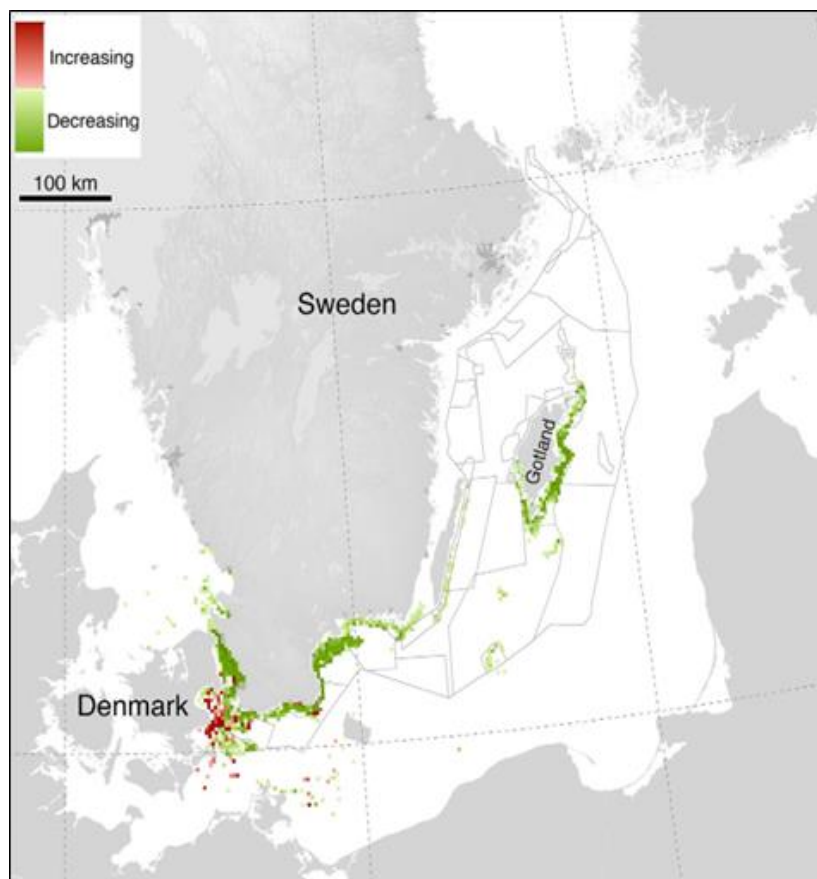
Uttern är en landlevande art som söker föda i vattnet eller på stranden. Den finns längs med hela Sveriges kust, men är vanligast i de norra delarna. Uttern är beroende av en bibehållen konnektivitet i strandzonen. Exploatering och rensning av vegetation längs stranden påverkar uttern då den är beroende av buskar för att kunna söka skydd och ha sitt gryt (Naturvårdsverket 2006).

Fysisk påverkan och konnektivitet

Olika typer av fysisk påverkan längs kusten, såsom byggnation av bryggor, pirar och båttrafik, som har lokal negativ påverkan på värdefulla uppväxt- och rekryteringsområden i ett område kan även orsaka stora miljökonsekvenser i avlägsna områden genom att biologiska korridorer för spridning störs (Aguilera m.fl. 2020). Sambandet mellan hydromorfologiskt tillstånd och biologisk konnektivitet beror på flera processer. Bristande konnektivitet kan uppstå på grund av försämring av både hydrografiska villkor och morfologiskt tillstånd. Dessa bör därför tas i beaktande vid analys av bristande konnektivitet. Frågorna är inte lätta att undersöka och få studier har genomförts vad gäller hur fysisk påverkan kan störa konnektivitet och populationsdynamik. Det finns därmed en stor kunskapslucka och det är svårt att hitta vetenskapligt stöd för att utreda dessa samband. På uppdrag av Havs- och vattenmyndigheten genomförde SLU Aqua därför modelleringsstudier för att titta närmare på detta (Berkström m.fl. 2022). Resultaten visar att fysisk påverkan hade en relativt stor påverkan på konnektivitet, särskilt för de arter som är beroende av grunda vågskyddade områden för sin reproduktion. Där kunde konnektiviteten minska med upp till 25 %. Det är också dessa miljöer som har den högsta fysiska exploateringen i form av bland annat bryggor, bojar och småbåtshamnar. Makroalger och gömfröiga växter visade sig också bli starkt påverkade av fysiska förändringar i SLU Aquas konnektivitetsmodellering. Läs vidare om hur studien genomfördes i avsnitt *Analys av kartor över fysisk påverkan och organismers spridningsmönster* på sidan 36.

Jonsson m.fl. (2021) undersökte genom modellering möjlig påverkan på konnektivitet hos blåmusselsamhällen genom att kombinera en konnektivitetsmatris baserad på strömmar med kumulativa effekter från havsplaneringsverktyget Symphony (Hammar m.fl. 2020). I studien analyserades olika scenarion, dels hur försämrade konnektivitet genom lokala påverkanstryck kan påverka källor genom minskad spridning av larver och dels hur det påverkar sänkor genom att larver hindras från att slå sig ner. Modelleringarna visar att en del områden längs Sveriges södra kust, framförallt söder om Gotland och området runt Södra Midsjöbankarna, är särskilt viktiga ur konnektivitetssynpunkt i ett landskapsperspektiv, och att effekten av konnektivitetsförlust i dessa områden skulle kunna motsvara 10–30% av den kumulativa effekten av alla verksamheter som analyseras i Symphony. Modelleringarna visade också hur konnektiviteten för blåmussla skulle påverkas vid fullt nyttjande av Havsplan Östersjön (Regeringen 2022), då bestånden i svenska vatten skulle få minskad påverkan medan påverkan skulle öka på bestånd i sydöstra Danmark (Figur 11). Det varierar dock på vilket sätt en källa eller sänka påverkas av störningar beroende på vilken typ av störning det är och vilken typ av habitat som störs. Till exempel kan lokal fysisk påverkan orsaka storskalig påverkan på arter vars frön och larver har långa spridningsavstånd, såsom sjögräs och ryggradslösa larver, eller på lek- och uppväxtområden för fisk (Jahnke m.fl. 2018; Jonsson m.fl. 2021). Den storskaliga förlusten av ålgräs på runt 60 % sedan 1980-talet längs den svenska västkusten (Baden m.fl. 2003; Moksnes m.fl. 2018) kan därmed ha bidragit till minskad etablering av nya ängar i andra områden. Bristande konnektivitet hos ålgräsängar, och låg täthet och dålig kondition hos ängarna, kan i sin tur ha minskat möjligheten för andra organismers larver att kolonisera nya områden om deras målhabitat var ålgräsängar. Det är väl känt att bentiska evertebrater och flertalet av våra kommersiellt viktiga fiskarter föredrar

vegetationsklädda bottnar som uppväxtmiljö på grund av god tillgång på mat och predatorskydd (Möller 1986).



Figur 11. Minskad (grön) och ökad (röd) negativ effekt på konnektiviteten för blåmusselsamhällen från modellerad kumulativ påverkan utifrån förslagen i Havsplan Östersjön. Analyserad med havsplaneringsvektyget Symphony av Jonsson m.fl. 2021.

Aguilera m.fl. (2020) undersökte hur konnektivitet mellan habitat påverkades i fragmenterade kustlandskap med utbredd urbanisering. Studien visade att förlust av kustnära ekosystem på grund av ökad infrastruktur har minskat den rumsliga spridningen mellan habitat. En minskning i täckningsgrad av en livsmiljö med en samtidig ökning av fragmenteringen av habitatet resulterar i begränsningar i rörelse, energi och överlevnad för många arter. Detta påverkar i sin tur den rumsliga fördelningen samt mängden och tillgången av organismer i kustlandskapet (Pittman m.fl. 2004). Fysiska strukturer i kustmiljön såsom bryggor och pirar eller mudderrännor (Figur 12) utgör negativa barriärer som kan störa konnektivitet i kustmiljön och leda till att målhabitatet inte nås av organismer och fragment från makrofyter.



Figur 12. Fysiska barriärer som denna mudderränna i Kungsbackafjorden kan utgöra hinder för både aktiv (migrationer) och passiv spridning i kustområden. Från Google Earth.

Mellan land och kust

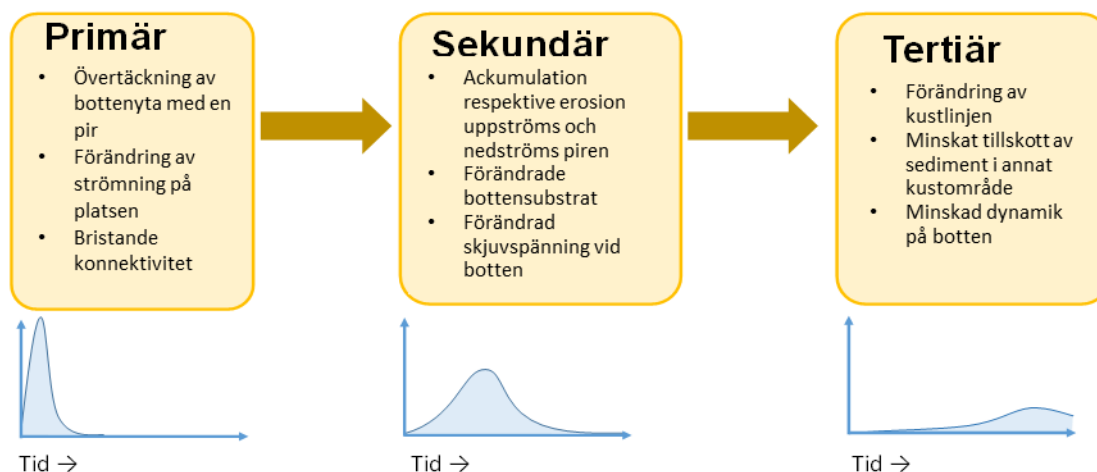
Störningar i gränsområdet mellan kust och land och i inlandsekosystem kan bidra till störningar hos kustekosystemen där näringsvävornas balans till exempel är beroende av större rovfisk som äter storspigg och andra mellanstora fiskar under sina vandringar från vattendrag till kust. Arter som rör sig mellan kustmynnande vattendrag och kust kräver fria vandringsvägar och är även i behov av en hög strukturell komplexitet i vattendraget med forsar, lugnflytande höljor och död ved (Havs- och vattenmyndigheten 2020). Om det förekommer olika artificiella strukturer som påverkar strömningen eller skapar fysiska barriärer kan denna process avsevärt försvåras. Det stora antalet vattenkraftverk i både större och mindre älvar utgör det största hotet mot konnektiviteten för olika arters transport mellan sötvattenhabitat och närliggande marina habitat (Milton 2009). Etableringen av kraftverk och dammar orsakar direkta fysiska förändringar i vattenmiljön. Till exempel genom att strömsträckor däms in samtidigt som nedströmsliggande sträckor rensas och kanaliseras för att minska strömningsförlusterna. I många fall orsakar dammar och vattenkraftsproduktion därmed skada på vattensystemen ända ut till kusten genom att vattenregimen med naturligt fluktuerande flöden störs i samband med reglering. I de fall

fiskvägar anlagts vid kraftverken är dessa framförallt konstruerade för starksimmande arter såsom lax och öring, medan svagsimmande arter som havsnejonöga och ål vanligtvis inte kan passera. Dammkonstruktioner innebär därmed att tidigare strömsträckor med lek- och uppväxtområden dämmts in. Rinnande vattendrag har då ersatts av sjöliknande miljöer (Havs-och vattenmyndigheten 2020).

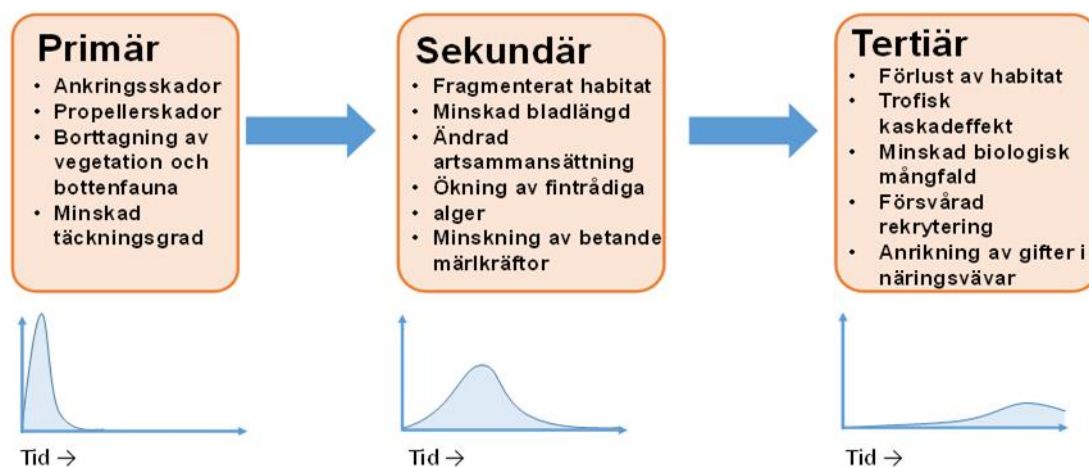
Fysisk påverkan i tre olika stadier

Hur stor förändring ett påverkanstryck orsakar i den marina miljön kan delas in i tre olika stadier utifrån tidpunkt: primär, sekundär- och tertiär effekt. I samband med att en fysisk struktur anläggs i vattnet ger det effekter på de hydromorfologiska processerna (figur 13). Anläggningen ger direkt hydromorfologiska effekter, så kallade primära effekter, så som övertäckning av bottenyta eller ändring av strömningförhållanden. Man kan även se på effekterna ur biologisk synpunkt (figur 14) där fysisk påverkan direkt eller indirekt, genom förändrat hydromorfologiskt tillstånd, ger den primära effekten som orsakas av att habitatet eller arten störs genom exempelvis omstrukturering av botten substrat, muddring, ankringskada eller övertäckning från sedimentation. Den sekundära effekten blir den biologiska följden av detta. I många fall uppstår kumulativa effekter av flera primära effekter vilka kan leda till förändringar såsom fragmenterat habitat, ändrad artsammansättning, minskad fotosyntes och minskad skottäthet.

Den tertiära effekten blir den slutliga följden från primära och sekundära effekter. Den innebär storskaliga biologiska effekter såsom förlust av habitat och förändring på ekosystemnivå, till exempel ändrade näringsvävar och förlust av biologisk mångfald. Dessa successiva förändringar genom de olika stadierna är diffusa med stora temporala och rumsliga variationer. Exempelvis behöver artificiella konstruktioner som en pir eller en vägbank inte innebära stora primära effekter men kan ändå leda till betydande sekundära och tertiära effekter över tid.



Figur 13. Exempel på hydromorfologiska effekter från anläggandet av en pir i tre olika stadier.



Figur 14. Exempel på fysisk påverkan som ger biologiska effekter från på vegetationssamhällen i tre olika stadier över tid.

Förändringar på grund av fysisk påverkan kan ge upphov till beteendeförändringar hos olika organismer som rör sig mellan två habitat, exempelvis att de rör sig ut på djupare vatten där de utsätts för större predationstryck. Ett typiskt exempel på detta är arter som primärt rör sig inom litoralzonen och där målhabitatet kraftigt påverkas av muddringar och andra exploateringar. För att nå ett nytt liknande habitat kan avståndet öka betydligt, vilket i sin tur ökar risken för att konnektiviteten inte bibehålls. Försämring av habitat i framförallt det grunda vattenområdet kan därför leda till en försämrad konnektivitet.

Även direkta förändringar av habitatet, i form av förändrad kornstorlekssammansättning eller förlust av biogena strukturer, till exempel ålgräsängar, kan ge upphov till bristande konnektivitet. Resuspension och erosion från kustexploatering och båttrafik kan också leda till bristande konnektivitet då larver, frön eller fragment kan dö på grund av dåligt siktdjup.

Det ska noteras att barriärer kan uppstå även av visuella och akustiska störningar. Dessa två parametrar faller visserligen in under fysikaliskt-kemiskt tillstånd, men kan mycket väl leda till bristande konnektivitet. Ett vanligt exempel är effekten av propellströmmen från fartyg och fritidsbåtar som både ger upphov till undervattensbuller, ökad grumlighet och ökad turbulens i vattnet. En flytbrygga, som i sig kan ha begränsad effekt, kan ge upphov till en kraftig störning när motorbåtar kontinuerligt lämnar och anlägger vid bryggan. Anläggning av en brygga kan således indirekt leda till bristande konnektivitet.

Metoder för att mäta och analysera konnektiviteten

Organismers rörelser i vattenmassan skiljer sig åt under olika livsstadier, från passiv transport i larvstadiet till aktiva migrationer i det adulta stadiet. Därför bör separata metoder användas för att bedöma dessa former av konnektiviteten. Nedan ges en sammanställning över metoder som är vanligt förekommande i litteraturen för att analysera och bedöma aktiv och passiv transport.

Aktiv transport

För att bedöma konnektiviteten relaterad till aktiv transport i kustlandskap kan man till exempel med ett GIS-verktyg kombinera habitatkartor med spridningsmått och avstånd i vattnet för olika arter. Med ett kostnads-avstånds-verktyg i GIS går det att simulera organismers rörelser runt exempelvis fysiska barriärer såsom öar eller pirar (Sundblad m.fl. 2011). Metoden lämpar sig framför allt för utvärdering av hur strukturen i landskapet påverkar organismers aktiva migrationer i komplexa kustmiljöer där habitatillgången är ojämnt fördelad. För att få en förståelse för vilka miljövariabler som styr organismers rörelser kan denna information kombineras med hydrodynamiska modeller för att exempelvis studera påverkan från vågor, vindar, djup, strömmar, exponeringsgrad, salthalt och temperatur. Denna metod kräver mätdata från fält samt kunskap om habitatutbredning och information om möjliga spridningskorridorer. Nya framtagna habitatkartor för Östersjön och Bottniska viken gör det dock möjligt att utföra denna typ av konnektivetsanalyser.

Märkningsstudier kan göras för att kartlägga var och hur långt arter rör sig i kust- och havslandskapet. Förutom hummer har de flesta märkningsstudier gjorts på fisk och framförallt kommersiellt viktiga arter såsom torsk, skrubbskädda, piggvar, sill, skarpsill, lax, öring, sik, abborre, gädda och gös (Berkström m.fl. 2019). Märkningsstudier som fokuserar på migrationsavstånd kan ge svar på avstånd för organismers rörelser i vattenmassan och även populationsdynamik. Att kombinera genetik och märkning eller modellering kan ge en helhetsbild av dynamiken i en metapopulation och identifiera källor och sänkor. Med exempelvis telemetri i kombination med genetik, otolitkemi eller båda dessa kan fiskars vandringsmönster studeras. Med hjälp av högupplösta genetiska markörer kan individens populationstillhörighet identifieras med stor säkerhet. SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms) associerade med gener utsatta för selektion har använts för att identifiera beståndstillhörighet hos kommersiellt fiskade arter (Nielsen m.fl. 2012).

Passiv transport

Information om larver, sporer och fragments spridning i vattenmassan har främst gjorts med modelleringsstudier i kombination med empiriska data och hydrodynamiska modeller. Flera studier har gjorts i Östersjön och Västerhavet för att identifiera viktiga områden för konnektivitet, det vill säga källor och sänkor (Moksnes m.fl. 2015; Jonsson m.fl. 2016). För att analysera larvers spridningsvägar samt tid och beteende i vattenmassan behövs en mängd information om havsströmmar, vattenkemi och biologiska egenskaper hos larver. Larvers egenskaper såsom

lekperiod, vilka djup de vanligtvis befinner sig på och tiden som larven spenderar i den öppna vattenmassan PLD (Pelagic Larval Duration) kan identifieras genom litteraturen.

Biofysiska cirkulationsmodeller kan sedan användas för att analysera larvers spridning i vattenmassan. Lokala och regionala strömförhållanden är viktiga att identifiera och analysera. Oftast används en cirkulationsmodell som inkluderar information om hur strömmars cirkulation, vattnets salinitet och temperatur varierar i tid och rum. Dessa typer av modeller kan sedan kombineras med en biologisk modell som inkluderar data om larvers egenskaper. Modellerna kan sedan simulera transportvägar för virtuella larver och härigenom identifiera källor och sänkor, vilket återspeglas i en konnektivitetsmatris. (Corell m.fl. 2012; Jonsson m.fl. 2021).

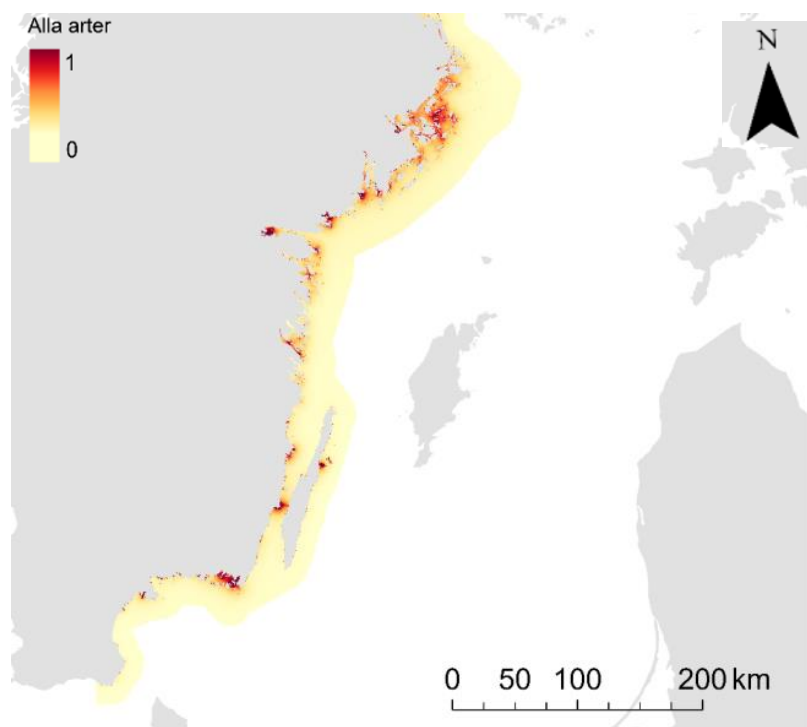
För att studera makrofytors spridning i vattenmassan kan både fältmetoder, experiment och biofysiska modeller användas. Rothhäusler m.fl. (2015) studerade fragment från blåstång längs transekter i Östersjön för att få information om storlek på fragmentet, densitet och abundans. Denna information kombinerades med analyser av spridningsmönster i en biofysisk modell. Harwell och Orth (2002) använde inga modeller utan utförde en kombination av laboratorieexperiment och fältstudier för att studera spridningsmönster för ålgräs. Genom att låta ålgräsfragment med skott och frön flyta fritt i vattenmassan kunde man samla in information om avstånd från gamla ålgräsängar och nyetablerade ängar. I experimentet studerade man också hur länge ålgrässkottet behåller frön i vattenmassan samt vilka miljöfaktorer som främst påverkar ålgräsets spridningsmönster. För att studera spridningsmönster av sjögräs påverkat av störning använde sig Grech m.fl. 2016 av en kombination av GIS-lager över inventerade sjögräsängar med en oceanografisk modell för att analysera spridningsmönster. Denna typ av data skulle kunna kombineras med kartunderlag över fysisk påverkan (Törnqvist m.fl. 2020) för att studera hur och var kustnära exploatering kan leda till bristande konnektivitet.

Analys av kartor över fysisk påverkan och organismers spridningsmönster

Genom att kombinera kartunderlag över fysisk påverkan och GIS-lager över organismers spridningsmöjligheter, habitatutbredning eller båda samt data över lokala ström-, vind- och vågförhållanden går det att analysera och bedöma bristande konnektivitet i kustvatten.

På uppdrag av Havs- och vattenmyndigheten genomförde SLU Aqua denna typ av analys i Östersjön och Bottniska viken. Resultatet redovisades i en rapport av Berkström m.fl. (2022). Fysisk påverkan inkorporerades i konnektivitetsmodeller genom att underlagen över fysisk påverkan från Törnqvist m.fl. (2020) lades in som ett ytterligare kartlager i analysen. För att utvärdera förändringen i konnektivitet beräknades skillnaden mellan modellen med opåverkad konnektivitet och modellen med konnektivitet efter fysisk påverkan. Detta resulterade i en karta som visar var konnektiviteten förändras mest på grund av fysisk påverkan. Högre värden som visas med röd färg i figuren representerar en större konnektivitetsförlust (figur 15). Kombinerade kartor skapades sedan för flera arter genom att den genomsnittliga standardiserade förändringen i konnektivitet beräknades i varje cell över alla arter i gruppen.

Analysen bör genomföras för en gruppering av flera kustvattenförekomster för att kunna undersöka hur påverkanstryck påverkar organismers spridningsmönster över ett större område.



Figur 15. Karta över förutspådd förlust av konnektivitet från fysisk påverkan för alla arter som ingår i undersökningsområdet. Bild från Berkström m.fl. (2022).

Kunskapsluckor

Kunskapen om hur långt organismer sprider sig, både aktivt och passivt, är begränsad. Det finns därmed många outforskade områden. Nedan listas några förslag på utvecklingsbehov som framkommit i denna utredning.

- Det finns en väsentlig kunskapslucka om kopplingen mellan fysisk påverkan och konnektivitet i kustvattenmiljöer, särskilt när det gäller bottenfauna och vegetationsklädda bottenar.
- Kunskapen om hur framtida klimatförändringar påverkar konnektivitetsmönster är bristfällig.
- Majoriteten av studier som rör konnektivitet i Sveriges havsmiljöer har gjorts med modelleringar för att studera passiv transport. För att verifiera modelleringar skulle det vara önskvärt att genomföra konnektivitetsstudier i fält för att studera vad som är typiska och maximala spridningsavstånd i våra havsmiljöer samt hur spridningsmönster ser ut.
- Det finns behov av fler studier om aktiv transport, såsom spridningsmått för enskilda arter, särskilt för evertebrater och icke-kommersiella fiskar. Studierna kan med fördel kombinera olika metoder (märkning, otolitkemi, genetik, modellering) för att få en bredare kunskap om både typiska avstånd som påverkar populationsdynamiken och maxavstånd som påverkar den genetiska avgränsningen av populationer.
- Det finns även ett behov av artutbredningskartor som kan användas för att göra rumsligt högupplösta analyser av konnektivitet. Både genom larvspridningsmodeller och genom analyser av aktiv migration.
- Det finns ett behov av detaljerade långsiktiga rumsliga data om vad som styr passiv transport såsom konkurrens och begränsning av mat, reproduktionskapacitet och produktion, predation i tidigt skede, rekrytering, fysisk- och hydrodynamisk störning samt transport. Hydrodynamiska konnektivitetsmodelleringar och vattenkvalitetsmätningar i kombination med identifierade krav hos larver kan ge en indikation om spridningskorridorer mellan lämpliga livsmiljöer ur larvens perspektiv.

Referenser

Aguilera AM, Tapia J, Gallardo C, Núñez P, Varas-Belemmi K, (2020) Loss of coastal ecosystem spatial connectivity and services by urbanization: Natural-to-urban integration for bay management. *Journal of Environmental Management*: 15; 276

Andersson Å (2000) Grunda vegetationsklädda havsvikar - inventering i tre kommuner i Västerbottens län. Länsstyrelsen i Västerbottens län

Appelgren K, Mattila J (2005) Variation in vegetation communities in shallow bays of the northern Baltic Sea. *Aquatic Botany* 83: 1–13

Baden S, Gullström M, Lundén B, Pihl L, Rosenberg R. (2003) Vanishing seagrass (*Zostera marina* L.) in Swedish coastal waters. *Ambio* 32: 374-377

Baden S, Emanuelsson A, Pihl L, Svensson CJ, Åberg P (2012) Shift in seagrass food web structure over decades is linked to overfishing. *Marine Ecology Progress Series* 451: 61–73.

Berkström C, Wennerström L, Bergström U (2019) Ekologisk konnektivitet i svenska kust- och havsområden - en kunskapsammanställning. *SLU Aqua reports* 2019:15

Berkström C, Sacre E, Berkström U (2022) Ecological connectivity in marine protected areas in Swedish Baltic coastal waters. *Aqua reports* 2022:11

Bäck S (1993) Morphological variation of northern Baltic *Fucus vesiculosus* along the exposure gradient. *Ann. Bot. Fennici* 30:275-283

Caley MJ, Carr MH, Hixon MA, Hughes TP, Jones GP, Menge BA (1996) Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 477–500

Corell H, Moksnes P-O, Engqvist A, Döös K, Jonsson PR (2012) Larval depth distribution critically affects dispersal and the efficiency of marine protected areas. *Marine Ecology Progress Series*, 467, 29–46

Carr MH, Robinson SP, Wahle C, Davis G, Kroll S, Murray S, Schumacker EJ, Williams M (2017) The central importance of ecological spatial connectivity to effective coastal marine protected areas and to meeting the challenges of climate change in the marine environment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 27:6-29

Casini M, Lovgren J, Hjelm J, Cardinale M, Molinero JC, Kornilovs G (2008) Multi-level trophic cascades in a heavily exploited open marine ecosystem. *Proc. R. Soc. B* 275:1791–1801

- Cowen RK, Lwiza KMM, Sponaugle S, Paris CB, Olson DB (2000) Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* 287:857-859
- Crook DA, Lowe WH, Allendorf FW, Erős T, Finn DS, Gillanders BM, Hadwen WL, Harrod C, Hermoso V, Jennings S, Kilada RW (2015) Human effects on ecological connectivity in aquatic ecosystems: integrating scientific approaches to support man-agement and mitigation. *Sci. Total Environ.* 534, 52–64
- Dahlberg K, Mahmoudi N, Pekkarinen-Rieppo H-M, Råberg S, Welander S (2019) Statusklassning av hydromorfologi i kustvatten - Slutrapport för projektet KustHYMO 2016–2019. Vattenmyndigheterna i samverkan
- Donadi S, Austin ÅN, Bergström U, Eriksson BK, Hansen JP, Jacobson P, Sundblad G, van Regteren M, Eklöf JS (2017) A cross-scale trophic cascade from large predatory fish to algae in coastal ecosystems. *Proc. R. Soc. B* 284
- Eger AM, Baum JK (2020) Trophic cascades and connectivity in coastal benthic marine ecosystems: a meta-analysis of experimental and observational research. *Marine Ecology Progress Series* 656: 139–152
- Einfeldt AL, Doucet JR, Addison JA (2014) Phylogeography and cryptic introduction of the ragworm *Hediste diversicolor* (Annelida, Nereididae) in the Northwest Atlantic. *Invertebrate Biology* 133:232-241
- Eklöf JS, Sundblad G, Erlandsson M, Donadi S, Hansen JP, Eriksson BK, Bergström U (2020) A spatial regime shift from predator to prey dominance in a large coastal ecosystem. *Communications Biology* 3:459
- Eriksson BK, Ljunggren L, Sandström A, Johansson G, Mattila J, Rubach A, Råberg S, Snickars M (2009) Declines in predatory fish promote bloom-forming macroalgae. *Ecol. Appl.* 19: 1975–1988
- Fang X, Hou X, Li X, Hou W, Nakaoka M, Yu X (2018) Ecological connectivity between land and sea: a review. *Ecological research* 33: 51-61
- Farmer ASD (1975) Synopsis of biological data on the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). FAO Fish Synopsis FIRS/S112
- Folmer EO, Drent J, Troost K, Buttger H, Dankers N, Jansen J (2014) Large-scale spatial dynamics of intertidal mussel (*Mytilus edulis* L.) bed coverage in the German and Dutch Wadden Sea. *Ecosystems* 17: 550–566
- Gaines SD, Gaylord B, Gerber LR, Hastings A, Kinlan B (2007) Connecting places: the ecological consequences of dispersal in the sea. *Oceanography* 20:90-99

- Gosling EG (1992) Reproduction, settlement and recruitment. In: The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics, and culture. Developments in aquaculture and fisheries science. Amsterdam: Elsevier. pp 131–168
- Grech A, Wolter J, Coles R, McKenzie L, Rasheed M, Thomas C, Waycott M, Hanert E (2016) Spatial patterns of seagrass dispersal and settlement. *Diversity and Distributions* 22:1150-1162
- Guillam M, Bessin C, Blanchet-Aurigny A, Cugier P, Nicolle A, Thiébaud E, Comtet T (2020) Vertical distribution of brittle star larvae in two contrasting coastal embayments: implications for larval transport. *Scientific reports* 10:12033 <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68750-4>
- Hammar L, Molander S, Pålsson J, Crona Schmidtbauer J, Carneiro C, Johansson T, Hume D, Kågesten G, Mattsson D, Törnqvist O, Zillén L, Mattsson M, Bergström U, Perry D, Caldow C, Andersen J (2020) Cumulative impact assessment for ecosystem-based marine spatial planning. *Science of The Total Environment*, 734, 139024
- Harwell MC, Orth RJ (2002) Long-distance dispersal potential in a marine macrophyte. *Ecology* 83: 3319–3330
- Havs- och vattenmyndigheten (2017) Åtgärdsprogram för ålgräsängar (rapport 2017:24)
- Havs- och vattenmyndigheten (2017) Havsplanering med hänsyn till klimatförändringar (rapport 2017:26)
- Havs- och vattenmyndigheten (2020) Åtgärdsprogram för havsnejonöga (*Petromyzon marinus*) (rapport 2020:08)
- Havs- och vattenmyndigheten (2020) Åtgärdsprogram för sällsynta kransalger längs kusten (rapport 2020:17)
- Heck K L, Carruthers TJB, Duarte CM, Kendrick G, Orth RJ, Williams SW (2008) Trophic Transfers from Seagrass Meadows Subsidize Diverse Marine and Terrestrial Consumers
- Hiddink JG, Ben Rais Lasram F, Cantrill J, Davies AJ (2012) Keeping pace with climate change: What can we learn from the spread of Lessepsian migrants? *Global Change Biology*, 18, 2161–2172
- Hood RR, Wang H V, Purcell JE, Houde ED, Harding LW Jr (1999) Modelling particles and pelagic organisms in Chesapeake Bay: convergent features control plankton distributions. *Journal of Geophysical Research*. 104: 1223–1243 and 3289–3290

- Jahnke M, Jonsson PR, Moksnes P-O, Loo L-O, Jacobi MN, Olsen JL (2018) Seascape genetics and biophysical connectivity modelling support conservation of the seagrass *Zostera marina* in the Skagerrak-Kattegat region of the eastern North Sea. *Evol Appl.* 2018;11:645–61
- Jonsson B, Jonsson N (2003) Migratory Atlantic salmon as vectors for the transfer of energy and nutrients between freshwater and marine environments. *Freshwater Biology* 48:21–27
- Jonsson PR, Nilsson Jacobi M, Moksnes PO (2016) How to select networks of marine protected areas for multiple species with different dispersal strategies. *Diversity and Distributions*, 22, 161–173
- Jonsson PR, Kotta J, Andersson HC, Herkül K, Virtanen E, Sandman AN, Johannesson K (2018) High climate velocity and population fragmentation may constrain climate-driven range shift of the key habitat former *Fucus vesiculosus*. *Divers. Distribution.* 24, 892–905
- Jonsson PR, Hammar L, Wåhlström I, Pålsson J, Hume D, Almroth-Rosell E, Mattsson M (2021) Combining seascape connectivity with cumulative impact assessment in support of ecosystembased marine spatial planning. *J. Appl. Ecol.* 58:576-586
- Juanes F (2007) Role of habitat in mediating mortality during the post-settlement transition phase of temperate marine fishes. *J. Fish Biol.* 70:661–677
- Kinlan B, Gaines S (2003) Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: a community perspective. *Ecological Society of America* 84:2007-2020
- Knights AM, Crowe TP, Burnell G (2006) Mechanisms of larval transport: Vertical distribution of bivalve larvae varies with tidal conditions. *Marine Ecology Progress Series* 326:167–174
- Källström B, Nyqvist A, Åberg P, Bodin M, André C (2008) Seed rafting as a dispersal strategy for eelgrass (*Zostera marina*). *Aquatic Botany* 88:148-153
- Lancaster J (1999) Small scale movements of lotic macroinvertebrates with variations in flow. *Freshwater Biology*, 41, 605-619
- Levin LA 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integr. Comp. Biol.* 46:282–97
- Lipcius RN, Eggleston DB, Schreiber SJ, Seitz RD, Shen J (2008) Importance of metapopulation connectivity to restocking and restoration of marine species. *Rev. Fish. Sci.* 16:101-110

Ljunggren L, Sandström A, Bergström U, Mattila J, Lappalainen A, Johansson G, Sundblad G, Casini M, Kaljuste O, Eriksson BK (2010) Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift. *ICES J Marine Science* 67:1587–1595

Lucas MC, Baras E, Thom TJ, Duncan A, Slavik O (2001) Migration and spatial behaviour. *Migration of freshwater fishes* (pp. 1–12). Oxford: Blackwell Science Ltd

Lundberg J, Moberg F (2003) Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6:87–98

Marsh JA, Dennison WC, Alberte RS, (1986) Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1986, 101, 257–267

McGrath D, King PA, Gosling EM (1988) Evidence for the direct settlement of *Mytilus edulis* larvae on adult mussel beds. *Mar Ecol Prog Ser* 47:103–6

McQuaid CD, Phillips TE (2000) Limited wind-driven dispersal of intertidal mussel larvae: in situ evidence from the plankton and the spread of the invasive species *Mytilus galloprovincialis* in South Africa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 201: 211–220

Meekan MG, Milicich MJ, Doherty PJ (1993) Larval production drives temporal patterns of larval supply and recruitment of a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series* 93, 217–225

Milton DA (2009) Living in two worlds: diadromous fishes and factors affecting population connectivity between tropical rivers and coasts. In *Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems* pp. 325–355

Moksnes P-O, Nilsson Jacobi M, Jonsson P (2015) Identifying new areas adding larval connectivity to existing networks of MPAs. Swedish Agency for Marine and Water Management Report 2015:24

Moksnes P-O, Gipperth L, Eriander L, Laas K, Cole S, Infantes E (2016) Handbok för restaurering av ålgräs i Sverige – Vägledning. Havs och Vattenmyndigheten, Rapport nummer 2016:9

Moksnes PO, Jonsson PR, Nilsson Jacobi M, Vikström K (2014) Larval connectivity and ecological coherence of marine protected areas (MPAs) in the Kattegat-Skagerrak region. Swedish Institute for the Marine Environment. Report 2014:2

Moore KA, Wetzel RL, Orth RJ (1997) Seasonal pulses of turbidity and their relations to eelgrass (*Zostera marina* L.) survival in an estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1997, 215, 115–134

- Munday P L, Warner RR, Monro K, Pandolfi JM, Marshall DJ (2013) Predicting evolutionary responses to climate change in the sea. *Ecology Letters*, 16, 1488–1500
- Möller P (1986) Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas. *Marine Ecology Progress Series* 30:33-47
- Möllmann C, Müller-Karulis B, Kornilovs G, St John MA (2008) Effects of climate and overfishing on zooplankton dynamics and ecosystem structure: regime shifts, trophic cascade, and feedback loops in a simple ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 65 302–310
- Naturvårdsverket (2006) Åtgärdsprogram för bevarande av utter (rapport 5614)
- Nielsen EE, Cariani A, Aoidh EM, Maes GE, Milano I, Ogden R, Taylor M, Hemmer-Hansen J, Babbucci M, Bargelloni L, Bekkevold D, Diopere E, Grenfell L, Helyar S, Limborg MT, Martinsohn JT, McEwing R, Panitz F, Patarnello T, Tinti F, Van Houdt JKJ, Volckaert FAM, Waples RS, FishPopTrace c, Albin JEJ, Vieites Baptista JM, Barmintsev V, Bautista JM, Bendixen C, Bergé J-P, Blohm D, Cardazzo B, Diez A, Espiñeira M, Geffen AJ, Gonzalez E, González-Lavín N, Guarniero I, Jérôme M, Kochzius M, Krey G, Mouchel O, Negrisoló E, Piccinetti C, Puyet A, Rastorguev S, Smith JP, Trentini M, Verrez-Bagnis V, Volkov A, Zanzi A, Carvalho GR (2012) Gene-associated markers provide tools for tackling illegal fishing and false eco-certification. *Nature Communications* 3:851
- Orth RJ, Luckenbach M, Moore KA (1994) Seed dispersal in a marine macrophyte: implications for colonisation and restoration. *Ecology*, 75, 1927–39
- Phelps J, Polton JA, Souza AJ, Robinson LA (2015) Behaviour influences larval dispersal in shelf sea gyres: *Nephrops norvegicus* in the Irish Sea. *Marine Ecology Progress Series* 518: 177–191
- Pittman SJ, McAlpine CA, Pittman KM (2004) Linking fish and prawns to their environment: a hierarchical landscape approach. *Mar Ecol Prog Ser* 283:233–254
- Queiroga H, Blanton J (2005) Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod larvae. In: Southward A, Tyler P, Young C, Fuiman L (eds) *Advances in marine biology*, Vol 47. Elsevier Science, San Diego, CA, p 107–214
- Regeringen (2022) Havsplaner för Bottniska viken, Östersjön och Västerhavet—Statlig planering i territorialhav och ekonomisk zon. Bilaga till beslut 2022-02-10. M2019/02215
- Regeringens proposition 2017/18:163 (2018) Nationell strategi för klimatanpassning
- Rothäusler E, Corell H, Jormalainen V (2015) Abundance and dispersal trajectories of floating *Fucus vesiculosus* in the Northern Baltic Sea. *Limnology and Oceanography* 60:2173-2184

- Scheiner SM (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:35-68
- Selig U, Eggert A, Schories D, Schubert M, Blumel C, Schubert H (2007) Ecological classification of macroalgae and angiosperm communities of inner coastal waters in the southern Baltic Sea. *Ecological Indicators* 7: 665–678
- Shanks AL (1995) Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. In: McEdward L (ed) *Biology of marine invertebrate larvae*. CRC Press, Boca Raton, FL, p 323-367
- Sheaves M (2009) Consequences of ecological connectivity: the coastal ecosystem mosaic, *Marine ecology progress series*. Vol, 391, s.107-115
- Shields EC, Moore KA, Parrish DB (2018) Adaptations by *Zostera marina* dominated seagrass meadows in response to water quality and climate forcing. *Diversity*, 10, 125
- Sköld M, Loo L-O, Rosenberg R (1994) Production, dynamics and demography of an *Amphiura filiformis* population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 103:81-90
- Smith R (1987) The biology of larval and juvenile *Nephrops norvegicus* (L.) in the Firth of Clyde. PhD thesis, University of Glasgow
- Steinhardt T, Karez R, Selig U, Schubert H (2009) The German procedure for assessment of ecological status in relation to the biological quality element "Macroalgae & Angiosperms" pursuant to the European Water Framework Directive (WFD) for inner coastal waters of the Baltic Sea. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 22: 7–22
- Sundblad G, Bergström U, Sandström A (2011) Ecological coherence of marine protected area networks: a spatial assessment using species distribution models. *Journal of Applied Ecology* 48:112-120
- Tibblin P, Forsman A, Borger T, Larsson P (2016) Causes and consequences of repeatability, flexibility and individual fine-tuning of migratory timing in pike. *Journal of Animal Ecology* 85:136-145
- Tremblay J, Loder J, Werner F, Naimie C, Page F, Sinclair M (1994) Drift of sea scallop larvae *Placorecten magellanicus* om Georges Bank: a model study of the roles of mean advection, larval behavior and larval origin. *Oceanography* 41:7-49
- Törnqvist O, Klein J, Vidisson B, Häljestig S, Katif S, Nazerian S, Rosengren M, Giljam C. (2020) Fysisk störning i grunda havsområden – Kartläggning och analys av potentiell påverkanszon samt regional och nationell statistik angående störda områden. Havs- och vattenmyndighetens rapport 2020:12, 126 sidor (exklusive appendix)

Ungfors A, Hallbäck H, Nilsson PG (2007) Movement of adult edible crab (*Cancer pagurus* L.) at the Swedish West Coast by mark-recapture and acoustic tracking. Fisheries Research 84:345- 357

Vi arbetar för levande hav och vatten

Havs- och vattenmyndigheten, HaV, är en statlig förvaltningsmyndighet inom miljöområdet. Vi arbetar på regeringens uppdrag för bevarande, restaurering och hållbart nyttjande av sjöar, vattendrag, hav och fiskresurserna