

Havsplanering med hänsyn till klimatförändringar

An Assessment of the Theoretical Basis, and Practical Options, for
Incorporating the Effects of Projected Climate Change in Marine Spatial
Planning of Swedish Waters



Havs- och vattenmyndigheten
Datum: 2017-06-27

Ansvarig utgivare: Jakob Granit
Omslagsfoto: Maja Kristin Nylander
ISBN 978-91-87967-75-7

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

Rapporten är skriven av Jon Havenhand och Thomas Dahlgren vid Göteborgs Universitet på uppdrag av Havs- och vattenmyndigheten. Författaren svarar själv för tolkningar och slutsatser.

Havsplanering med hänsyn till klimatförändringar

An Assessment of the Theoretical Basis, and Practical Options, for
Incorporating the Effects of Projected Climate Change in Marine Spatial
Planning of Swedish Waters

Jon Havenhand, Dept. Marine Sciences, University of
Gothenburg

Thomas Dahlgren, Dept. Marine Sciences, University of
Gothenburg

Havs- och vattenmyndighetens rapport 2017:26

Förord

På uppdrag av regeringen arbetar Havs- och vattenmyndigheten med att ta fram förslag till svenska havsplaner. Inom detta arbete har myndigheten beställt särskilda utredningar i frågor där fördjupad kunskap behövs för att ta fram bättre planförslag. Denna rapport är en sådan rapport, som tagits fram av Jon Havenhand och Thomas Dahlgren vid Göteborgs Universitet. Författaren ansvarar för rapportens innehåll.

1.	SVENSK SAMMANFATTNING.....	9
1.1	Inledning.....	9
1.2	Bakomliggande teori	9
1.2.1	Artdistributionsmodeller och den grundläggande nischen	10
1.2.2	Biologisk mångfald, funktionell redundans, och ekosystemfunktion	11
1.2.3	Ekologisk resiliens.....	12
1.2.4	Konnektivitetsteori.....	13
1.2.5	Miljö-heterogenitet, refuger och "hot-spots"	14
1.3	Praktisk relevans av aktuell teori	14
1.3.1	Artdistributionsmodeller (Species Distribution Models, SDM)	15
1.3.2	Biodiversitet och resiliens	15
1.3.3	Refuger och hot-spots	16
1.3.4	Konnektivitet.....	17
1.4	Ytterligare överväganden	17
1.4.1	Invasiva arter	17
1.4.2	Svarta svanar.....	18
1.5	Några exempel.....	18
1.5.1	Införliva klimatförändringar i MSP	18
1.5.2	Effekter av salthaltförändring i Östersjön.....	19
1.5.3	Klimatpåverkan på vattenbruket.....	20
1.5.4	En kommentar till klimatmodeller och prognoser.....	20
1.6	Betydelse	20
2.	REKOMMENDATIONER	22
3.	INTRODUCTION	24
4.	THEORETICAL UNDERPINNINGS	28
4.1	Species distributions, climate velocities and the fundamental niche ...	28
4.2	Biodiversity, functional redundancy and ecosystem function	29
4.3	Ecological resilience.....	31
4.4	Connectivity theory.....	34
4.5	Environmental heterogeneity: Refugia and Hot-spots.....	35
5.	PRACTICAL RELEVANCE OF CURRENT THEORY	37
5.1	Species distribution models	37
5.2	Biodiversity and resilience.....	38
5.3	Refuges and hot-spots.....	40
5.4	Connectivity	40
6.	ADDITIONAL CONSIDERATIONS	42

6.1 Non-indigenous species	42
6.2 Black swans.....	43
 7. RELEVANT EXAMPLES.....	45
7.1 Incorporating climate change into MSP	45
7.2 Effects of salinity shifts in the Baltic.....	47
7.3 Climate change impacts on aquaculture	48
7.4 A comment on climate models and projections.....	49
 8. SIGNIFICANCE.....	50
 9. RECOMMENDATIONS	51
 BIBLIOGRAPHY	53

1. Svensk sammanfattning

1.1 Inledning

Den globala klimatförändringen orsakar omfattande förändringar i arters utbredning, ekosystemens samhällsstruktur och ekosystemtjänster. Uppvärmningen av havsvattnet flyttar arters utbredning norrut, och stressar fastsittande arter som t.ex. koraller. Havsförsurning påverkar redan kallvattensarter och hotar många andra arter och ekosystem. Inom vår region har temperaturen i Östersjön under de senaste 150 åren stigit med 1-2 grader och årstidsväxlingar har förändrats, med tidigare (och längre) somrar med varma temperaturer under de senaste fyra decennierna. Andra beräkningar baserade på modeller visar på fortsatt ytterligare förändring mot slutet av detta sekel, med ytterligare genomsnittlig uppvärmning med 2-4 °C, genomsnittlig utsötning med upp till 2 salthaltsenheter, och genomsnittlig minskning av syrekonzentrationer i djupvattnet med 0,5-4 mgO₂ .ml⁻¹. Dessa modeller visar också att förändringar kommer att variera mycket över rumsskalor från 10 till 100 kilometer. Modellprognoser indikerar också att 50-80% av havsisen i norra Östersjön kommer att gå förlorad i slutet av seklet.

Även om litteraturen om klimatförändringseffekter i svenska kustvatten fortfarande är relativt liten är det tydligt att klimatförändringarna redan har effekter på svenska marina arter, och att prognoserna indikerar större effekter under de kommande årtiondena. Förutom direkta effekter på enskilda arter har klimatförändringar också indirekta effekter, och potentiellt också kaskadeffekter, på nyckelarter i ekosystemet, vilket för Östersjön kan vara betydande. Sannolikheten för stora förändringar i marina ekosystem och den biologiska mångfalden i hela svenska kustvatten är således hög.

Dessa förändringar i ekosystemets sammansättning och mångfald är kritiska eftersom många skyddade områden är etablerade för att bevara viktiga arter och eftersom ekosystemets funktion och motståndskraft mot klimatförändringarna är starkt relaterade till biologisk mångfald. Förlust av biologisk mångfald har visat sig minska ekosystemets funktion, vilket leder till förlust av produktivitet, resurskollaps och ökad känslighet för störningar. Att införliva relevant teori i havsplanering för att behålla viktiga ekosystemtjänster under ett förändrat klimat är givetvis klok resursanvändning. Vi vill dock påpeka att teori så väl som empirisk kunskap – särskilt när det gäller biologisk mångfald, ekosystemets funktion och klimatets konsekvenser för tillhandahållandet av marina ekosystemtjänster – fortskrider snabbt. För att behålla det framtida värdet av våra marina resurser bör kunskapen uppdateras regelbundet. I detta PM sammanfattar vi relevant teori och kunskap för att ta itu med åtgärder som inriktar sig mot målarter, biologisk mångfald, populationers avgränsningar och potentialen för att arter kan få skydd mot miljöförändringarna i sk ”klimatrefuger”.

1.2 Bakomliggande teori

1.2.1 Artdistributionsmodeller och den grundläggande nischen

Arters utbredning förändras naturligt, men de senaste decennierna har sett snabba och storskaliga förskjutningar i utbredningar av marina arter mot högre breddgrader som är korrelerade med havsuppvärmning. För att kompensera mot uppvärmningen förflyttas marina arters utbredning med upp till tiotals kilometer per år.

Arters utbredning är knuten till artens nisch - ett koncept som nu är 100 år gammalt. Det var dock Hutchinson (1957) som först differentierade det utrymme som en art kan teoretiskt uppta om den befrias från all störning från andra arter - den grundläggande nischen - från delmängden av detta utrymme som en art faktiskt upptar som ett resultat av biotiska faktorer som konkurrens, predation, spridningsbegränsningar etc. - dvs den realiserade nischen. Dessa begrepp är centrala för aktuell teori om utbredningsförflyttningar under klimatförändringarna, eftersom artdistributionsmodeller ("Species Distribution Models", SDM, även kallade "nischmodeller") typiskt beräknar den grundläggande nischen. Dessa SDM identifierar miljö-korrelationer för dagens distribution av arter och kombinerar dessa korrelationer med klimatprognoser för att modellera fördelningen av arter under framtida klimatscenarier. Eftersom dessa modeller använder korrelationer av artens närvaro eller frånvaro med abiotiska data, förutsäger de den grundläggande nischen hos en art under framtida klimat. Detta överskattar den sannolika framtida fördelningen eftersom den realiserade nischen är en delmängd av den beräknade nischen då modellerna aldrig kan innefatta alla relevanta parametrar (t.ex. art-art relationer som predation). Vidare kan korrelativa SDM-projekt inte projicera artfördelningar i framtida kombinationer av klimatvariabler som för närvarande inte existerar, och följaktligen har korrelativa SDM-er fått viss kritik. De alternativa, mekanistiska modelleringsmetoderna kräver emellertid väsentliga mängder av artspecifika data och kan bli ohanterbara. Oavsett deras begränsningar anses korrelativa SDM allmänt vara ett användbart och värdefullt verktyg för att projicera de potentiella gränserna för artutbredning, även om osäkerheter i klimatmodeller och klimatscenarier är betydande.

Artutbredningsmodeller (SDM) för svenska kustvatten är relativt få, men de som existerar har projicerat förändringar hos viktiga marina arter. Exempelvis förutsäger en studie av Laugen et al. (2015) temperatur- och salthaltsdriven minskning av populationerna av den invasiva arten Japanskt jätteostron (*Crassostrea gigas*) från västkusten och Leidenberger et al., (2015) projicerade temperatur- och isutbredningsdriven förflyttning norrut hos gråsuggorna *Idotea balthica* och *I. chelipes*. Nyligen förutspådde en omfattande analys av Jonsson m.fl. att klimathastigheter i salthalten i Östersjön sannolikt kommer att vara så stora att de kan överstiga förmågan att anpassa sig hos blåstång (*Fucus vesiculosus*) vilket sannolikt leder till lokal utrotning (Figur 2C,D). Sådana förändringar - om de realiseras - skulle leda till upp till 30 % minskning av nuvarande livsmiljö och betydande förlust av biologisk mångfald och ekosystemtjänster i grunda bottenar i norra Östersjön.

1.2.2 Biologisk mångfald, funktionell redundans, och ekosystemfunktion

Biodiversitet - mätt som artrikedom - spelar en nyckelroll för att upprätthålla ekosystemets funktioner och tjänster. Ökad artrikedom ökar sannolikheten för att ekosystemen kan upprätthålla flera funktioner (Figur 3A) och motstå påverkan från fler stressorer. Således har ekosystem med högre artrikedom en större sannolikhet att fortsätta att fungera över tid och samtidigt vara mer motståndskraftiga för förändringar.

Relationen mellan biologisk mångfald och ekosystemfunktion beror på ett antal interagerande ekologiska principer som i sin tur bygger på observationen att olika arter fyller subtila, eller mycket olika, nischer:

- i) Arter som har liknande överlappande nischer uppfyller liknande överlappande funktioner, så att förlust av en art inte väsentligt påverkar systemets funktion eftersom andra arter kan hoppa in för att upprätthålla funktionen. Det finns således en funktionell redundans i systemet, vilket är ett direkt resultat av artrikedom.
- ii) Fler arter i ett ekosystem ökar sannolikheten för att en art som är mycket effektiv för en given funktion ingår.
- iii) När effektiviteten hos ekosystemfunktionen i en art är högt korrelerad med sin evolutionära fitness, kommer det naturliga urvalet att se till att öka antalet högeffektiva arter i ekosystemet.
- iv) Eftersom olika arter upptar olika ekologiska nischer, ökar det totala nischutrymmet som används när man lägger till fler arter. Detta ökar effektiviteten med vilka ekologiska samhällen utnyttjar resurser, producerar biomassa och cirkulerar viktiga näringsämnen (komplementaritetseffekten).
- v) När denna princip får verka över tid skapas temporär variabilitet och möjlighet till temporär nischdifferentiering där olika arter trivs - och uppfyller en viss ekosystemfunktion - vid olika tidpunkter. Således, medan (t.ex.) biomassa, produktion eller näringsåtervinning av en enskild art kan variera markant över tiden, taget över alla arter i ekosystemet är funktionen relativt stabil. Denna portföljseffekt är en enkel statistisk medelvärde av de olika arternas funktioner över tid.
- vi) Slutligen visar teorin att under vissa omständigheter ökar den biologiska mångfalden en genomsnittlig nivå för en given funktion. Detta beror på att konkurrens kan leda till att mer effektiva arter uppväger effekten av mindre effektiva arters omsättning av en resurs.

Tillsammans samverkar dessa effekter och bidrar till ökad funktion i ekosystem med högre mångfald. Detta är relevant för havsplanering och förvaltning, eftersom det innebär att ekosystemets funktion - och därmed

tillhandahållande av ekosystemtjänster - i hög grad kommer att påverkas av planering för och hantering av biodiversitet.

1.2.3 Ekologisk resiliens

Ökad ekosystemfunktion bidrar till ekosystemets resiliens mot störningar som klimatförändringar. Konceptet ”resiliens” har fått stor uppmärksamhet i litteraturen, inte minst för att det har funnits många tolkningar och definitioner. Här definierar vi resiliens som ett ekosystems kapacitet att reagera på störningar genom att motstå skador och återhämta sig snabbt. Resiliens består därför av två oberoende, men relaterade processer: motstånd och återhämtning (Oliver et al., 2015). Till exempel kan ett ekosystem ha hög resistans mot störningar med resultatet att viktiga ekosystemfunktioner inte påverkas starkt. Återhämtningen kan vara långsam (Figur 4A) eller snabb. Alternativt kan ett system uppvisa lågt motstånd men snabb återhämtning (Figur 4B). I båda fallen är resultatet av störningen liten och följaktligen kan båda systemen beskrivas som resilienta, även om konsekvenserna av de två kombinationerna för underhåll av ekosystemfunktioner är olika (röda områden i Figur 4). Ekosystem som har både lågt motstånd och långsam återhämtning har sannolikt låg resiliens mot förändringar (Figur 4C).

Denna definition av resiliens fokuserar på i vilken utsträckning ett ekosystem kan behålla funktion(er) över en socialt acceptabel nivå (streckad linje, Figur 3) och benämns typiskt ”ekologisk resiliens”. Sålunda återspeglar resiliensen stabiliteten i ekosystemet som funktion över tid, inte stabilitet i artkompositionen. Det här är en viktig punkt: ekosystemets stabilitet, dvs artkompositionen, är uttryckligen inte en förutsättning för ekologisk resiliens eftersom ett förändrad uppsättning arter kan vara den sak som ger funktionell motståndskraft (t.ex. kallanpassade arter som ersätts av varmanpassade arter).

Störningar av marina ekosystem sker naturligt på grund av miljöförändringar, men också på grund av mänskliga aktiviteter som t.ex. fiske eller som förorsakar övergödning och andra föroreningar. Klimatförändringar kommer att ge ytterligare en påverkan utöver de redan befintliga faktorerna. I detta sammanhang är det viktigt att notera att varje åtgärd som ökar biologisk mångfald ökar ekosystemets funktion, dvs flyttar ” Ψ ”-linjen uppåt i Figur 4. Även om nuvarande nivåer av biologisk mångfald kan vara tillräckliga för att upprätthålla ekosystemfunktionen under nuvarande förhållanden, kommer detta inte vara fallet under ytterligare tryck från framtida klimatförändringar.

Skillnader mellan processer på artnivå (första kolumnen, Tabell 1), som känslighet för klimatförändringar, populationstillväxt, fenotypisk plasticitet och genetisk variabilitet (inklusive genetisk strukturering och storlek av populationer) bidrar alla till resistans och/eller återhämtningsförmåga hos ekosystemet. Till exempel ökar den ökade genetiska mångfalden i en population sannolikheten för att genotyper som är toleranta mot klimatförändringar är närvarande, vilket minskar sannolikheten för lokala utrotningar, minskar effekterna av förändringar och främjar motståndskraften i ekosystemfunktionerna. Detta har direkt relevans för havsplanering och förvaltning, eftersom antropogena stressorer - inte minst fisket - minskar populationsstorlek och genetisk mångfald.

Om vi ser till ekologiska samhällsnivåer (andra kolumnen, Tabell 1), är också här omfattningen av funktionell redundans (genom framförallt biologisk mångfald, se ovan) hos ekosystemet en viktig faktor som påverkar motståndsförmågan. Slutligen påverkar effekterna av intra- och interspecifika mekanismer motståndskraften hos det lokala ekosystemet i form av faktorer som omfattningen av miljökomplexitet (t.ex. närvaro av "hotspots" eller "refuger"), närheten till andra lokala och regionala populationer (större spridningsförmåga minskar återhämtningstiden), områdets storlek (större system har större biologisk mångfald och tenderar att reagera långsammare) och potentialen för alternativa stabila tillstånd (dvs sannolikhet för regimskifte).

Alla dessa mekanismer är viktiga för att bestämma de marina ekosystemens resiliens mot klimatförändring, men att översätta denna kunskap till motsvarande förvaltnings-, eller planeringsåtgärder är inte okomplicerat. Som Oliver et al., (2015) noterar saknas i stor utsträckning fortfarande praktiska verktyg för mätning av resiliens, och därför är det mer pragmatiskt att hantera och planera för biodiversitet.

1.2.4 Konnektivitetsteori

Varierande konnektivitet (spridningsförmåga) mellan olika populationer skapar en så kallad populationsstruktur. De variationer som populationsstrukturer skapar mellan populationer och ekosystem är en nyckelkomponent i ekosystemets motståndskraft (kolumn 3, Tabell 1). De flesta marina makroalger, ryggradslösa djur och fiskar producerar fria sporer eller larver som transporteras av strömmar i tidsperioder av dagar upp till månader. Resiliens, och särskilt återhämtningspotentialen hos lokala populationer beror ofta på framgångsrik rekrytering av inflödet av larver från andra samhällen. Å ena sidan ökar denna invandring genflödet, vilket minskar potentialen för lokal anpassning skall kunna ske, men å andra sidan ökar spridningsförmågan populationens demografiska stabilitet och minskar därmed utrotningsrisken. Graden av detta utbyte (eng: connectivity) mellan populationer inom en metapopulation, eller mellan ekosystem, är således en viktig komponent i ekosystemets motståndskraft.

Att bestämma konnektivitet mellan populationer är inte trivial eftersom det innebär att identifiera spridningsbanor och sannolikheter för att etablera sig från larv till vuxen. För den stora majoriteten av marina alger och djur är det inte möjligt att följa enskilda sporer eller larver. Istället modelleras spridningsbanor vanligtvis med hjälp av hydrografiska data och biologisk information om larvutvecklingstid, varifrån konnektivitet mellan platser kan bestämmas. Detta görs vanligtvis över flera årtionden för att eliminera variationer på grund av kortsiktiga klimatoscillationer som nordatlantisk oscillation. Dessa data kan sedan analyseras för att identifiera platser som konsekvent tjänar som viktiga spridningsnoder i miljön.

Modellmetoder för att beräkna framtida utbredningar är lovande, inte minst för Östersjön, där relevanta hydrografiska modeller (både nuvarande och framtida) och biologisk information för de flesta viktiga arterna redan nu är tillgängliga.

1.2.5 Miljö-heterogenitet, refuger och "hot-spots"

Klimatrefuger är regioner där effekten av klimatförändringen är liten (dvs långsam medelförändring och/eller långsam förändring i varians) i förhållande till omgivande livsmiljö och därmed kan tillåta en högre överlevnad av arter som ligger nära deras miljötoleranser. Konceptet klimatrefug har fått stor uppmärksamhet, inte minst från terrestriska ekologer men är också allmänt erkänt inom ramen för klimatförändringarna och marina arter. För att effektivt bevara arter och biologisk mångfald behöver refuger inte bara ha ett relativt stabilt klimat, utan också ha en heterogen miljö (många mikrohabiter och nischer), tillräcklig storlek (tillräckligt för att bibehålla stabila populationer), och ge bra möjligheter till spridning (källor till och destinationer för larver). Metoder för att identifiera refuger är relativt väl etablerade för markbundna system och kan i princip tillämpas på marin miljö, även om det idag inte verkar finnas mycket litteratur på området.

I motsats till refuger är "klimat hot-spots" regioner där klimatförändringarna fortskrider, eller förväntas fortsätta, snabbast. Dessa "tidiga varningsslägen" delar några av egenskaperna och restriktionerna för refuger: genflöde till hot-spots minskar potentialen för lokal anpassning och storleken på hot-spot blir viktig för att bestämma dess värde som ett tidigt varningssystem (större hot-spots blir mer representativa för framtida förändringar). Inom dessa begränsningar är hot-spots perfekta platser för att undersöka effekterna av ett förändrat klimat på marina arter och ekosystem och för att bedöma potentiella konsekvenser av adaptiv förvaltning och havsplanering inom marin miljövard, fiske och vattenbruk. Forskning i regionala hot-spots i SE Australien har till exempel bekräftat att tidig identifiering av klimatförändringar och dess biologiska effekter underlättar utvecklingen och främjandet av samhällelig anpassning till klimatförändringen. Prioritering av forskning i regioner där hot-spots och marina skyddade områden sammanfaller kommer således att ge fördelar både till klimatforskning och havsplanering. Metoder för att identifiera hot-spots har huvudsakligen baserats på analyser av temperaturtrender i historiska data, men prognoser för framtida hot-spots är också möjliga från klimatmodeller. Denna metod identifierar regioner där ökningen av medelvärde (och/eller variansen av) temperaturen är störst i flera klimatmodeller och scenarier. Hobday & Pecl (2014) identifierade till exempel stora områden (~ 300.000 km²) av havet som sannolikt kommer att bli föremål för snabb uppvärmning inom en snar framtid, och Levy & Ban (2013) använde ett liknande tillvägagångssätt för att identifiera regionala hot-spots. Annat arbete har illustrerat möjligheten att använda flera klimatvariabler för att identifiera hot-spots där (t.ex.) salthalt och pH samt temperatur förändras snabbt. Liknande arbete för att identifiera potentiella hot-spots med hjälp av svenska klimatmodeller har inte genomförts, men det är troligen möjligt.

1.3 Praktisk relevans av aktuell teori

En omfattande granskning av praktiska metoder som används för att integrera klimatförändringar i planering av bevarandeåtgärder, (Jones et al., 2016) identifierade fem huvudområden (Tabell 2), som i stort sett

överensstämmer med de som beskrivits i föregående avsnitt. Här sammanfattas tillämpligheten av teorin på dessa områden, och belyser hur de (globala) förutsättningar och begränsningar som beskrivs i Tabell 2 gäller för havsplanering i svenska kustvatten.

1.3.1 Artdistributionsmodeller (Species Distribution Models, SDM)

SDM har varit de vanligaste verktygen för att integrera klimatförändringar i prioriteringsmålen. Metoden innebär att man använder rumsliga verktyg såsom Marxan (och eventuellt Symphony) för att införa prognoser av framtida utbredningar i planeringssystem. Flera studier har använt SDM för flera arter samtidigt och belyser potentialen för detta tillvägagångssätt för att överbrygga klyftan mellan artsbaserade SDM och planering för skydd av biologisk mångfald. Begränsningar av detta tillvägagångssätt är de uppenbara osäkerhetsfaktorerna hos nuvarande klimatmodeller och scenarier (även om denna kritik i lika hög grad gäller alla åtgärder som kräver klimatprognoser). Till exempel har studier i USA visat att uppvärmningsdriven förflyttning av kommersiellt viktiga hummer- och fiskbestånd var 3-10 gånger större än hastigheterna hos motsvarande fiskeri. Detta tyder på att förändringar i havsplanering måste tillgodose potentialen för tidsplaner i takt med människors beteende, såsom social och infrastrukturell förändring.

Styrkan i SDM-metoder inkluderar användarvänlighet, potentiell tillämplighet på ett brett sortiment av arter och potential att identifiera områden där nuvarande artsbaserade planerings- och hanteringsåtgärder kan vara överflödiga i framtiden (Tabell 2). Exempel på SDM från svenska kustvatten särskilt i kombination med spridningsanalyser demonstrerar den funktionaliteten, trots de begränsningar som anges i Tabell 2 (se t.ex. Jonsson et al., submitted).

1.3.2 Biodiversitet och resiliens

Prioriteringar för marina skyddade områden tar utgångspunkt i en praktisk tillämpning av biologisk mångfaldsteori. Vi kommer inte att se över dem här, men noterar att de anledningar som finns att skydda biologisk mångfald i sig också bevarar ekosystemets funktion, produktivitet och resiliens. Etablerade mekanismer och prioriteringar för att identifiera MPAs är tydligt värdefulla i ett framtida sammanhang, men utmaningen att skydda den framtida biologiska mångfalden från klimatpåverkan är hur man på ett meningsfullt sätt tar med osäkerheter i projicerat framtida klimat, artfördelningar och ekologiska interaktioner. Biodiversitet, snarare än resiliens, har kanske varit fokus för arbetet hittills eftersom det inte är enkelt att översätta förståelse för mekanismerna som ligger till grund för resiliens i motsvarande förvaltnings- eller planeringsåtgärder. Planering för vissa faktorer kommer sannolikt att innebära avvägningar mellan långsiktiga och kortsiktiga fördelar med åtgärder. Exempelvis kan åtgärder som gynnar genetisk mångfald och spridningsförmåga (t.ex. skydd av spridningsnoder) för att maximera motståndskraften hos ekosystemfunktioner minska sannolikheten för lokalt anpassade genotyper. Sådana avvägningar blir kanske vanliga under relativt restriktiva förhållanden (t.ex. när lokal anpassning och klimat heterogenitet

sammanfaller så att spridning introducerar nya genotyper till en population som inte är anpassad till de lokala förhållandena) och bör därför inte ses som en anledning att inte vidta åtgärder. Det är snarare viktigt att erkänna att en viss planeringsåtgärd kan ha motstridiga resultat vid korta och långa tidsramar.

I Tabell 2 faller planeringen för biologisk mångfald och resiliens under kategorierna "Increasing heterogeneity" och "Incorporating indirect effects". Här refererar heterogenitet till topografisk heterogenitet: dvs tillgängligheten av flera nischer. Planering och hantering för att skydda heterogenitet kommer också att skydda biologisk mångfald och resiliens - ett förhållande som har visat sig vara starkt över flera miljöer - och kommer att överlappa vissa krav på refuger (se nedan).

Begränsningar av planeringen för heterogenitet i miljön inkluderar att det inte kommer att skydda eventuella historiska sammansättningar av arter och ekosystem (Tabell 2). Som tidigare nämnts fokuserar planeringen av biologisk mångfald och ekologisk resiliens på stabiliteten i ekosystemets funktion, inte artssammansättningen. Därför är det inte möjligt att skydda historiska sammansättningar och ekosystem under klimatförändringar. Vidare skapas ibland variation i miljön genom habitatbyggande arter, såsom blåstång, och därför förändras miljön när andra habitatbyggande arter gynnas av klimatet.

Att planera för indirekta effekter av klimatförändringar (Tabell 2) adresserar flera av begränsningarna i planeringen för variation, inte minst för att detta syftar till att bevara ekosystemets funktion, ekologisk resistens och ekosystemtjänster (representerad i kolumn 2, Tabell 1). Således definierar Jones et al (2016; Tabell 2) indirekta effekter som inte bara effekter som medieras av andra arter inom ekosystemet (Figur 1B,C) utan också som effekter mellan ekosystemet och det mänskliga samhället, dvs ekosystemtjänster och samhällsrelaterade svar på förändringar i dem. Detta ligger i kärnan i havsplaneringen.

1.3.3 Refuger och hot-spots

Att identifiera refuger har varit ett mål för havsplanering inför klimatförändringar. Tillvägagångssätt har inkluderat skyddsområden där nuvarande och framtida fördelningar av nyckelarter överlappar varandra, och där prognoser för framtida klimatförändringar visar på låg effekt. Alternativa metoder har identifierat områden med väsentlig topografisk heterogenitet som en proxy för refuger. Man har också använt historiska klimatdata för att identifiera dagens tillflyktsorter.

Svenska marina refuger har hittills studerats i samband med existerande refuger för arktiska arter. Kanske är det mest ikoniska exemplet den vikaresälen i Östersjön, som klimatiskt "fångades" och isolerades från arktiska populationer under den senaste istiden och som kommer att drabbas hårt av att utbredningsområdet minskar i det kommande århundradet på grund av förlust av havsis. Andra arter som den för Östersjön ekologiskt viktiga arktiska isopoden skorv (*Saduria entomon*) kan komma att fångas i en återvändsgränd av sina fysiologiska krav på relativt hög salthalt och låg temperatur.

1.3.4 Konnektivitet

Konnektivitet mellan livsmiljöer är avgörande för att arter ska klara klimatiförändringar. Arbetet hittills visar att spridning (eller genetisk koppling mellan populationer) - som vanligtvis härrör från beräkningar eller modeller av spridningsmönster - kan vara ett värdefullt verktyg för havsplanering under klimatiförändringar. Flera studier, bland annat från Göteborgs Universitet, har visat att modelleringsberäkningar i kombination med SDM är ett effektivt sätt att identifiera spridningsnoder.

1.4 Ytterligare överväganden

1.4.1 Invasiva arter

Klimatiförändringarna kommer inte bara att förskjuta arters utbredningsområden, men kommer även att öppna nya vägar och möjligheter för invasiva arter som i sin tur skapar nya samhällen och ekosystem. Etableringen av en invasiv art sker genom de fyra stegen framgångsrik transport, kolonisering, etablering och spridning. Klimatiförändringar kan påverka olika delar av denna process på olika sätt, och inkluderar: förändringar i spridnings- och introduktionsvektorer; etablering av nya invasiva arter som gynnsats av förändrat klimat; förändringar i effekterna av redan etablerade invasiva arter; förändrade utbredningsområden hos befintliga invasiva arter; och förändringar i effektiviteten av olika begränsande åtgärder.

Förlusten av flerårig havsis i Arktis och den därmed följande öppningen av Arktiska Oceanen för frakt kommer radikalt att ändra spridningsvektorer för invasiva arter. Denna nya vektor är sannolikt mycket mer effektiv vid transporter av arter mellan Stilla Havet och Nordatlanten (och hamnar i Skagerrak-Kattegatområdet och i Östersjön) av två skäl: för det första de kalla temperaturerna i Arktis kommer att öka överlevnaden av sporer, larver eller vuxna individer som transporteras av fartyg i förhållande till de höga temperaturer som de utsätts för genom Panama eller Suez kanalerna. För det andra är transporter från Stilla havet till Atlanten via Arktis flera veckor snabbare, vilket minskar exponeringstiden för ogynnsamma förhållanden och ökar deras överlevnad. Mer lokalt kan den minskade utbredningen av havsis i Östersjön också förlänga sjöfartssäsongen där, vilket ytterligare ökar etableringstrycket från invasiva arter.

Potentiella klimatdrivna förändringar av hur redan etablerade invasiva arter påverkar svenska ekosystem och arter inkluderar: det europeiska ostronet (*Ostrea edulis*) som hotas av den invasiva japanskt jätteostron (*Crassostrea gigas*) - även om SDM visar att detta hot eventuellt kan minska; den europeiska hummern, (*Homarus gammarus*) hotas av amerikansk hummer (*Homarus americanus*); och torsken (*Gadus morhua*) hotas av amerikansk kammanet (*Mnemiopsis leydi*). I alla dessa fall kommer inhemska arter genom ökad återhämtningspotential och större populationsstorlekar att dra nytta av lokalt skydd, såsom skyddade områden, eller minskat från andra stressorer, såsom fiskedödighet.

Det senaste arbetet av Holopainen et al., (2016) indikerar att klimatiförändringen kommer att leda till ökningar av invasiva arter i den bräckta och kalla norra Östersjön. Minskande salthalt och uppvärmning

kommer sannolikt att gynna invasiva musslor med bättre tolerans mot låg salthalt, såsom *Dreissena* och *Mytilopsis*, än den inhemska mer marina blåmusslan (*Mytilus trossulus* & *M. edulis*). Som bottenlevande filtrerare uppfyller dessa nya arter liknande ekosystemfunktioner och följaktligen bör detta skifte inte i sig påverka ekosystemets funktion. Emellertid kan förlusten av en ikonisk art (*Mytilus* spp.) från norra Östersjön ha kaskadeffekter som bör undersökas som t.ex. tillgång till mat för dykande sjöfågel. Samtidigt kommer utsötningen av vattnet i Östersjön sannolikt leda till att andra invasiva arter, såsom havsborstmasken *Marenzelleria*, kommer minska i utbredning, åtminstone i de nordliga delarna av sitt nuvarande utbredningsområde. Även om detta i första hand kan ses som en fördel, inte minst för att bioturbation av *Marenzelleria* kan frigöra tungmetaller och toxiner från sedimentet (se nedan), minskar också ekosystemfunktionerna hos *Marenzelleria*. Denna grävande mask har visat sig minska effekten av syrebrist i bottenvatten och öka den näringshållande förmågan hos bottensedimenten, och därför kan förlusten av arten i vissa områden ha allmänt negativ påverkan på ekosystemets funktion. Detta illustrerar tydligt konflikten mellan planering för ekologisk motståndskraft och planering för stabilitet i ekosystemfunktion, som nämnts tidigare, och leder till bredare frågor om inte bara syftet med havsplanering och bevarandeåtgärder, utan också den bakomliggande motiveringen för dessa mål.

1.4.2 Svarta svanar

Eftersom klimatdrivna processer som påverkar den marina miljön är komplexa, varierbara i rummen och tiden, och i sig är olika för olika livsmiljöer och arter, är det troligt att flera effekter förblir oförutsägbara. Kombinationer av stressorer som ökad frekvens av extremt väder, förändring av havsnivå, andra antropogena stressorer som föroreningar och invasiva arter kommer också att interagera på oförutsägbara sätt. Oförutsägbara händelser, som ibland kallas "svarta svanar", är inte förutsägbara i statistiska modeller eller expertutlåtanden och behöver andra strategier för förvaltningen. Komplexa och oförutsägbara system är förmodligen inte 100% hanterbara genom en planerad strategi utan kräver snarare en "förutseende styrning" som innefattar en adaptiv och inkrementell (eller iterativ) strategi.

1.5 Några exempel

1.5.1 Införliva klimatförändringar i MSP

Även om det finns många publikationer som rekommenderar olika strategier för att integrera klimatförändringsåtgärder i miljöplanering och förvaltning finns det relativt få relevanta exempel från den marina miljön. I NW Europa är ett exempel från en artikel av Queiros et al. (2016), som använde rumslig meta-analys av klimatpåverkande modeller utvecklade från en omfattande databas av SDM för 63 viktiga marina arter eller funktionella grupper i Nordsjön. Denna analys identifierade rumslig sårbarhet för klimatförändringar och havsförsurning, med fokus på områden med sårbarhet i låg sårbarhet ($\approx$ refuger) och hög sårbarhet ($\approx$ hot-spots). Resultaten presenterades i form av detaljerade kartor som sedan analyserades för samverkan med planerade skyddade områden och vindkraftsparker (Figur 7). Artikeln var dock resultatet

av ett EU-finansierat projekt i 100 miljonerskalan och låter sig troligen inte enkelt upprepas.

Ett alternativt, enklare sätt att integrera klimatförändringar i planeringen är den för Ningaloo Marine Park, Australien, där man använde en kombination av litteraturbaserad information och expertutlåtande för att prioritera bland olika åtgärder i förvaltningen (Davies et al., 2016). Denna studie identifierade en serie med 18 potentiella ekosystemparametrar som kan förbättra korallrevets resiliens, varifrån de 6 viktigaste funktionerna valdes med hjälp av expertutlåtande (Tabell 3). Dessa plottades sedan över den marina parken (Figur 8), och de resulterande skikten införlivades i planeringsprioritering med användning av modelleringsverktyget Marxan. Man kunde på så sätt identifiera de mindre områden med hög motståndskraft som redan hade skydd och andra refuger som lättast kan ges ytterligare skydd.

Medan detta tillvägagångssätt inte är så omfattande som det som beskrivs av Queiros et al. (2016), har denna metod fördelen att vara flexibel, användarvänlig och brett tillämpbar. Metoden kan exempelvis lätt integreras i Symphony MSP-verktyget som utvecklas av HaV. Med tanke på osäkerhet i klimatscenarier, klimatmodellprognoser och effekter på olika arter kommer eventuell ytterligare osäkerhet som införs genom enkelheten i denna metod, inte vara av signifikant betydelse.

1.5.2 Effekter av salthaltförändring i Östersjön

Den projicerade utsötningen av Östersjöns vatten kommer påverka den biologiska mångfalden. Nuvarande utbredning av strömming begränsas till exempel av 3 PSU-isohalinen, som förväntas flytta söderut till Kvarken-regionen. Isohalinerna för 4, 5 och 6 PSU, som i stort sett överensstämmer med blåmusslans, ålgrässets och strandkrabbans toleransnivåer kommer att flytta hundratals kilometer i söder och i öst (Figur 1). Den för ekosystemet viktiga brunalgens blåstång kommer också att påverkas starkt.

Sannolikheten för att dessa nyckelarter kommer att följa med i salthaltens förflyttning påverkas av flera faktorer som diskuterats tidigare, inklusive habitat heterogenitet, lokal genetisk mångfald, spridningsförmåga, anpassningspotential hos de berörda arterna och förändringar i ekosystemens struktur (t.ex. trofiska samband).

Vuorinen et al. (2015) noterar att det finns en möjlighet att vissa salthaltståligna hoppkräftor och ersättning av marina arter med sötvattensarter skulle kunna bibehålla en del av den ekologiska funktionen och utgöra föda för viktiga fiskarter som t.ex. strömming. Liknande förändrade artsammansättningar kan förekomma bland snäckor, vilket i kombination med den potentiella förlusten av vissa betande kräftdjur kan leda till en ökning av betning från snäckor i vissa regioner. I andra delar av Östersjön verkar dock motsvarande komplementär förändringar i samhällsstrukturen mindre sannolik och förlusten av viktiga fiskarter, såsom torsk och skarpsill, liksom längre söder ut, tagghudingar och kräftdjur, kommer leda till en generellt minskande biologisk mångfald till och därmed eroderade ekosystemfunktioner. Att identifiera områden, tiden och storleken av sådana förändringar kommer att vara centrala för havsplanering.

1.5.3 Klimatpåverkan på vattenbruket

Biotiska och fysiska förhållanden som är nödvändiga för att upprätthålla och utveckla akvakultur påverkas av ett föränderligt klimat. Viktiga faktorer är tillgången till arter som används för produktion av fiskmjöl (foder), högre färskvattenavrinning, ökad stormfrekvens och ökande exponering för patogener och parasiter. Högre temperaturer och ökat sötvattenpåverkan i kustzonen har redan bidragit till signifikant minskade syrgashalter i bottenvattnet genom en högre stratifiering.

I Sverige är den nuvarande marina vattenbruksproduktionen i stor utsträckning begränsad till blåmusslor (*Mytilus*) och regnbåge. Det finns dock aktiv forskning om möjligheter att expandera marint vattenbruk till andra arter (t.ex. havskatt, *Anarhichas*), hummer, europeiska ostron och storbladiga alger (t.ex. *Saccharina*). Projicerade marina klimatförändringar kan påverka Sveriges nordöstra kust negativt, vilket kan påverka syrgashalter (som minskar med ökande temperaturer) men kan också ge negativa effekter på planerade storskaliga odlingar av hummer och makroalger, eftersom dessa också är temperaturkänsliga.

En viktig och i stort sett ostuderad potentiell effekt av klimatförändringar på förutsättningarna för marin akvakultur är kapaciteten för de omgivande vattnen att "ta emot" avfallsprodukter från vattenbruk i form av fast partikelfoderavfall och nitrater och fosfater från utsöndring och defekering. Värme ökar skiktningen av vattnet i fjordsystemen. Detta leder till lägre syrgashalter i fjordbassängerna, vilket kan förändra den bottenmiljöerna från dominerade av musselarter till havsborstmaskdominerade samhällen. Arbete som beskriver denna process pågår i Norge (Dahlgren och medförfattare), även om liknande fall redan har rapporterats från platser med intensivt vattenbruk i Japan.

1.5.4 En kommentar till klimatmodeller och prognoser

Under hela arbetet har klimatförändringarnas effekter beräknats med hjälp av en rad regionala prognoser som härrör från globala cirkulationsmodeller och prognoser (IPCC, 2014). De regionala modellerna för Östersjön är bland de bästa tillgängliga, men alla sådana modeller innehåller betydande osäkerhet, både när det gäller modellerna själva och de utsläppsscenarier som används för att driva dem. Dessa modeller är grundläggande för diskussionen och litteraturen om de sannolika effekterna av klimatförändringar på svenska kustvatten som vi presenterar här. Således har fortsatta framsteg inom forskningen stor potential att ändra många av slutsatserna i detta dokument.

1.6 Betydelse

Nuvarande arbetet med klimatförändringar i havsplaneringen har fokuserat på geografiska prioriteringar, baserade på klimatförändringarnas direkta effekter (t.ex. genom förändringar av artutbredning, spridningspotential, biologisk mångfald), snarare än indirekta effekter som kommer av ekosystemet (t.ex. ekologiska interaktioner) och det mänskliga samhället (t.ex. i vilken utsträckning mänskliga aktiviteter följer viktiga arter eller ekosystemtjänster). Endast genom att ta itu med hela spektrumet av effekter kommer

bevarandeplanerna att ha en verklig chans att begränsa klimatförändringarnas inverkan på biologisk mångfald. För många myndigheter är emellertid införlivandet av klimatförändringarnas direkta effekter i planeringen ett avgörande och viktigt första steg i utvecklingen av mer sofistikerade. "Learning by doing" kommer att vara centralt för framgångsrik planering och hantering av klimatförändringar i svenska kustvatten.

2. Rekommendationer

I denna rapport lyfter vi fram några teoretiska underlag som kan bidra till arbetet med att integrera klimatförändringar i havsplanering och som vi hoppas också har en praktisk tillämpbarhet:

- i) Artdistributionsmodeller (SDM) kan vara värdefulla verktyg för att undersöka de potentiella effekterna av klimatförändringar på utbredningen av viktiga marina arter. Att använda SDM i havsplaneringsverktyg som t.ex. Symphony kommer sannolikt att ge stora fördelar.
- ii) Konnektivitetsmodellering har redan visat sig vara ett användbart verktyg för planering av nätverk av skyddade områden. Den senaste utvecklingen av konnektivitetsmodellering kan även beräkna nätverkens förändring under det framtida klimatet och integrera dessa i SDM. Detta tillvägagångssätt ger en värdefull ytterligare nivå av information för havsplanering.
- iii) Ekosystem med större biologisk mångfald – särskilt större funktionell mångfald – tenderar att ha ökad resiliens mot störningar som klimatförändringar. Planering som upprätthåller eller främjar biologisk mångfald ökar således ekosystemets motståndskraft. Viktigheten av resiliens framhävs i utkastet till Havsplaner för Bottniska viken, Östersjön och Västerhavet (HaV, 2016), som betonar att miljöskadliga aktiviteter skall vara begränsade till områden med hög ekologisk resistens och elasticitet. Det är emellertid svårt att kvantifiera nivån av resiliens, och därför kan biologisk mångfald och till och med miljöns heterogenitet (som bidrar med flera nischer och därmed ökar biologisk mångfald) användas som mått. Förvaltnings- eller planeringsåtgärder som bidrar till att bibehålla eller främja biologisk mångfald eller heterogenitet i miljön kan vara fysiska modifieringar av områden (t.ex. avlägsnande av vägbankar), storlek på och antal av skyddade områden, införande av fiskebegränsningar, förändringar i fartygsrutter (t.ex. för skydd av tumlare), eller skapande av nya livsmiljöer (t.ex. hummerrev).
- iv) Planeringsåtgärder för att specifikt skydda klimatreferger eller säkerställa spridning till och från spridningshubbar och andra hot-spots kräver ytterligare analys av befintliga regionala klimatmodeller för att identifiera relevanta platser och regioner. Detta är önskvärt, men kommer kräva ytterligare investeringar. Åtgärder för att skydda eller förbättra miljöns heterogeniteten (punkt iii ovan) kommer sannolikt också att bidra till skydd av klimatreferger.

- v) Ekologisk resiliens är delvis beroende av förändringen av artsammansättningen: en nyintroducerad art kan ersätta funktionen av en "inhemsk" art som hotas av klimatförändringar. Således behöver planeringsåtgärder som generellt begränsar introduktionen av introducerade arter inte alltid vara till nytta. Å andra sidan kommer inhemska nyckelarter sannolikt att dra nytta av åtgärder som begränsar invasiva arter. Att hitta en balans mellan dessa motstridiga processer är inte okomplicerat och tillgänglig teori ger idag inte en tydlig riktning.
- vi) Identifiering av hur sedimentens biogeokemi påverkas av klimatförändringar i svenska kustvatten kan hjälpa oss att uppskatta framtida kapacitet för dessa vatten att "ta emot" ytterligare näringsbelastning via landavrinning eller akvakultur. Tillgängliga regionala hydrografiska modeller ger redan indikationer på hur marin biogeokemi kommer att förändras under projicerade klimat t.ex. genom förändrad bottenfauna. Ytterligare resurser för att analysera dessa modeller och integrera resultaten i havsplanering är önskvärt.

3. Introduction

Global climate change is causing widespread shifts in species distributions, community composition, and ecosystem services (Pereira et al., 2010, Pereira et al., 2012). In the oceans, warming is shifting species distributions toward cooler waters (Molinis et al., 2016, Pinsky et al., 2013) and stressing sessile species in-situ (e.g. coral bleaching (Donner et al., 2017), while acidification is already impacting some cold-water species (Manno et al., 2017) and threatening many other species and ecosystems (Pecl et al., 2017, Sunday et al., 2017). Patterns of climate change at regional scales are far less well understood, not least because global climate signals interact with regional processes to produce more complex patterns. Nonetheless, there are many relevant data and regional climate models for Scandinavia that have addressed these issues. Recent analysis shows that over the last 150 years or so the Baltic¹ has warmed by 1-2 degrees (Meier et al., 2014), and there have been marked shifts in the seasonality of Baltic waters, with earlier onset (and longer periods) of warm temperatures over the last 4 decades (Kahru et al., 2016). Results from a comprehensive suite of projections from regional atmosphere: ocean models (Meier et al., 2012a, Meier, 2015, SMHI, 2017) show even greater future change, with average additional warming by 2-4°C average additional freshening by up to 2 salinity units, and average decrease in deep oxygen concentrations by 0.5-4 mg O₂.ml⁻¹ by the end of this century (Meier et al., 2012c, Neumann, 2010, Vuorinen et al., 2015). These models also project that changes will be highly heterogeneous over scales of 10's to 100's of kilometers. Model projections indicate with a relatively high degree of certainty that 50-80% of winter sea ice in the northern Baltic will be lost by the end of the century (Andersson et al., 2015).

These shifts in seasonality and climate are already having effects on some species in Swedish coastal waters (Appelqvist et al., 2015, Appelqvist & Havenhand, 2016), and are projected to have even greater impacts in the coming decades (Meier et al., 2012b). Notable among these projections are freshening-driven shifts in the range boundaries of key species such as eel-grass, blue mussels, and cod (Vuorinen et al., 2015; and see Fig 1), substantial ice-loss driven reductions in populations of ringed seal (Sundqvist et al., 2012), and combinations of changing ice-cover, salinity, and temperature leading to range-shifts of key crustacean species (Leidenberger et al., 2015).

Although the literature on climate-change effects in Swedish coastal waters is still relatively small, it is clear that climate change is already having effects on Swedish marine species, and that projections indicate greater effects in coming decades [with the caveat that there is likely a strong reporting bias toward significant effects: studies that found small, or no, effects of projected climate on species distributions in Swedish coastal waters (e.g. Laugen et al., 2015) are less frequently reported]. In addition to direct effects on individual species, climate change also has indirect – and potentially cascading – effects on

¹ throughout, the term “Baltic” is used consistent with the HELCOM definition of the Baltic Sea System (i.e. Baltic + Kattegat). The term “Swedish coastal waters” is used to refer to the Baltic (*sensu* HELCOM) plus the Skagerrak.

interacting species in the ecosystem, which for the Baltic may be substantial (Vuorinen et al., 2015). Thus, the likelihood of substantive shifts in marine ecosystem composition and diversity throughout Swedish coastal waters is high (Elliott et al., 2015, Niiranen et al., 2013).

These likely shifts in ecosystem composition and diversity are critical because many marine protected areas are established to protect key species, and because ecosystem functioning and resilience to climate change are strongly related to biodiversity (Gamfeldt et al., 2015, Lefcheck et al., 2015). Loss of biodiversity has been shown to reduce ecosystem functioning, leading to loss of productivity, resource collapse, and greater sensitivity to disturbance (Cardinale et al., 2012, Worm et al., 2006). Thus, in a broad sense, biodiversity confers resilience on ecological communities (Campbell et al., 2011) and is therefore also critical to the long-term sustainability of ecosystem services in the face of environmental change (Loreau & Mazancourt, 2013).

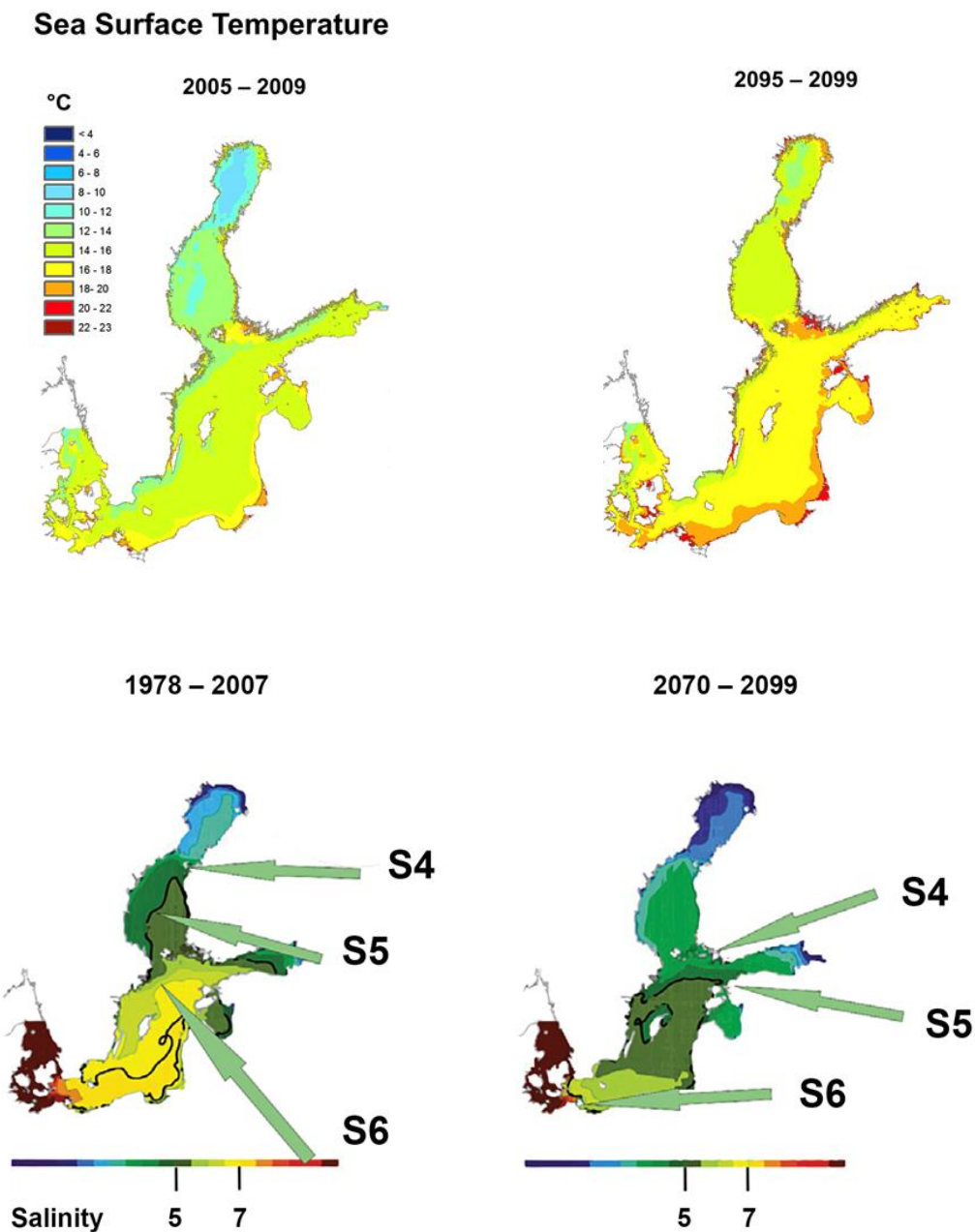


Figure 1 Example of projected marine climate shifts in the Baltic: upper panel sea surface temperature, lower panel salinity. Lower panel arrows indicate the salinity 4, 5, and 6 haloclines, which correspond to lowest tolerable salinities for blue mussels (*Mytilus*), seagrass (*Zostera*) and shore crabs (*Carcinus*) respectively. Data are ensemble means from multiple model projections (upper panel modified from Holopainen *et al* 2016, lower panel modified from Vuorinen *et al* 2015) [NB: SMHI models, on which these projections are based, do not include the Skagerrak]

Figur 1 Exempel på förväntade marina klimatförändringar i Östersjön. Överst ytvattentemperatur, nederst salthalt. Salthalterna 4, 5 och 6 motsvarar salthaltsgränser för blåmussla (*Mytilus*), ålgräs (*Zostera*) respektive strandkrabba (*Carcinus*).

Incorporating relevant theory into marine spatial planning measures in order to retain key ecosystem services (a subset of all ecosystem functions) under changing marine climate is, of course, wise use of resources. We caution, however, that the relevant theory and knowledge – especially in biodiversity, ecosystem functioning, and the impacts of climate change on provision of marine ecosystem services – are advancing rapidly. Therefore, in order to retain future value, this process of incorporating theory to help “climate-proof” marine spatial planning must itself be updated regularly with the latest theory.

Here we address the relevant theory that underpins existing management and planning measures, for which climate change impacts have been considered. Specifically, we address the potential for theory to inform practical tools to address measures focusing on target species, on biodiversity per se, on connectivity, and on the potential for climate “refuges”.

4. Theoretical underpinnings

4.1 Species distributions, climate velocities and the fundamental niche

Species distributions change naturally, however the last decades have seen rapid, large-scale shifts in distributions of marine species correlated to ocean warming (Hiddink et al., 2015, Molinos et al., 2016, Pinsky et al., 2013). Distributions of marine species are typically shifting poleward (Poloczanska et al., 2016), and at rapid rates. Applying the concept of climate velocities – i.e. the instantaneous velocity across the Earth’s surface needed to maintain constant temperature (Loarie et al., 2009) – shows that the velocities of range-shifts in marine species are tracking climate velocities consistently (Burrows et al., 2014, Pinsky et al., 2013), and at speeds of several 10’s of km per year (Beaugrand et al., 2009, Jonsson et al., submitted).

The distributions of species are inherently linked to their niche – a concept that is now 100 years old (Grinnell, 1917). However it was Hutchinson (1957), who first differentiated the space a species could theoretically occupy if freed from all interference from other species – the fundamental niche – from the subset of this space that a species actually occupies as a result of biotic factors such as competition, predation, dispersal limitations, etc. – i.e. the realized niche. These concepts are central to current theory on species range-shifts under climate change because species distribution models (SDM, also called “climate envelope models” or “niche models”) typically model the fundamental niche (Dormann et al., 2012, Robinson et al., 2011). These SDMs identify environmental correlates of present day species distribution and then combine those correlations with climate projections to model the distribution of species under future climate scenarios. Because these models use correlations of species presence or abundance with abiotic data, they predict the fundamental niche of a species under future climate. This overestimates the likely future distribution because the realized niche is a subset of this projection. Moreover, correlative SDMs cannot project species distributions in future combinations of climate variables that currently don’t exist, and hence correlative SDMs have received some criticism (Dormann et al., 2012, Kearney & Porter, 2009). The alternative, mechanistic modelling approaches require substantial amounts of species-specific data, however, and can become unwieldy (Merow et al., 2014). Thus, despite their limitations, correlative SDMs are widely regarded to be a tractable and valuable tool for projecting the potential boundaries of spread, especially since uncertainties in climate models and climate scenarios are already considerable (Pearson & Dawson, 2003).

SDMs for Swedish coastal waters are relatively few, however those that exist have projected shifts in key marine species. For example, Laugen et al (2015) projected temperature- and salinity-driven reductions in populations of the invasive Pacific oyster *Crassostrea gigas* from the west coast, and Leidenberger et al (2015) projected temperature- and ice-cover-driven northward range shifts in the Baltic isopods *Idotea balthica* and *I. chelipes*. Most recently, a comprehensive analysis by Jonsson et al (submitted) projected that climate

velocities of salinity in the Baltic are likely to be so large that they may outstrip the capacity for the foundation macroalga *Fucus vesiculosus* to disperse, leading to substantial southward and eastward range contractions and likely local extinction (Figure 2). Such changes – if realized – would lead to up to 30% reductions in current habitat, and substantial loss of biodiversity and ecosystem functioning in shallow benthic ecosystems of the northern Baltic (Jonsson et al., submitted). Clearly, such models are potentially powerful tools to address the likely impacts of climate change on key foundation species such as *Fucus* (Figure 2C,D) or *Mytilus* (Figure 1, lower panel). Alternate approaches, such as identifying the likely positive or negative impacts of different climate drivers (Takolander et al., 2017) are perhaps less informative for planning, but are nonetheless valuable in identifying likely shifts in species distributions.

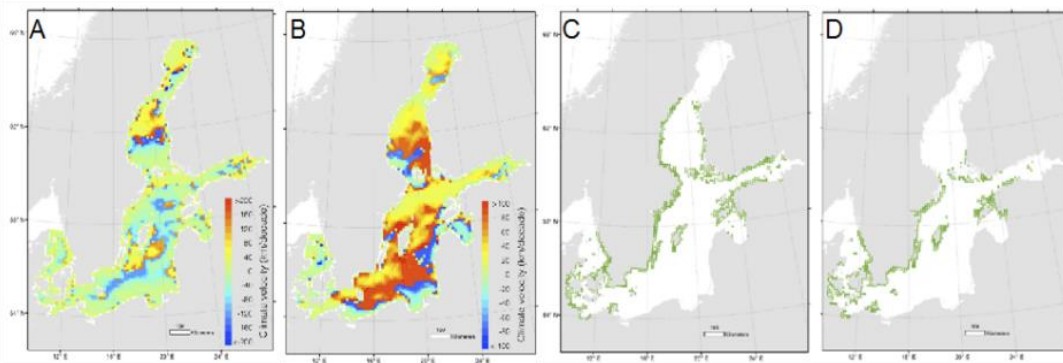


Figure 2 Climate velocities (A, B) and SDMs (C, D) for the macroalga *Fucus vesiculosus* in the Baltic over the period 1978-2007 (“current”) to 2070-2099 (“projected”). Projections obtained from SRES A1B scenario. From Jonsson et al., (submitted). A), latitudinal temperature velocity. B), latitudinal salinity velocity. C) modelled current distribution of *F. vesiculosus*. D), projected *F. vesiculosus* distribution 2070-2099.

Figure 2 Klimathastigheter (A,B) och SDM's (C,D) för brunalgen *Fucus vesiculosus* i Östersjön i perioden mellan 1978-2007 (nuvarande) till 2070-2099 (framtida). A) Temperaturdriven hastighet i latitud. B) Salthaltsdriven hastighet i latitud. C) Modellerad nuvarande utbredning för blåstång. D) Framtida projucerad utbredning för blåstång (2070-2099).

4.2 Biodiversity, functional redundancy and ecosystem function

Biodiversity – measured as species richness – plays a key role in sustaining ecosystem functions and services (Loreau et al., 2002). Increasing species diversity increases the likelihood that ecosystems can support multiple functions (Fig. 3a), and withstand multiple stressors (Vinebrooke et al., 2004). Thus, ecosystems with higher species diversity are more likely to maintain functioning over time (Gamfeldt et al., 2015, Lefcheck et al., 2015), and be more resilient (Folke et al., 2004, Walker et al., 2004).

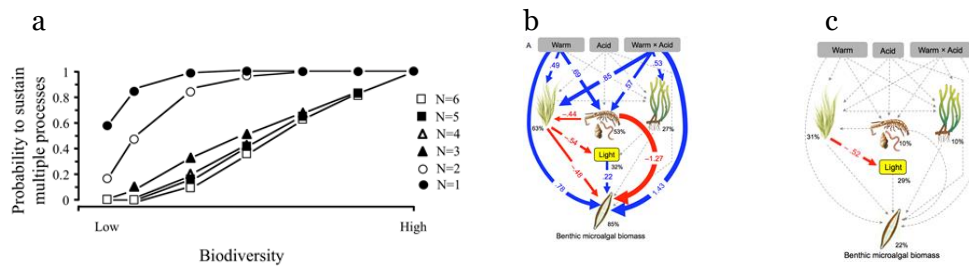


Figure 3 a) The probability that an ecosystem can sustain multiple ecosystem processes declines with decreasing biodiversity, and the number of ecosystem functions (N) (Gamfeldt et al., 2008); b) Direct effects of climate change on benthic microalgal biomass in seagrass ecosystems are counteracted by multiple indirect (ecosystem) effects. Blue arrows = positive effects, red arrows = negative effects, dashed arrows = n-sig. (Alterberg et al., 2013); c) Increasing trophic complexity reduces effects of climate change. Figure represents same mesocosms as in (b) but with addition of mesograzers (Alsterberg et al., 2013).

Figur 3 a) Sannolikheten för att ett ekosystem kan bibehålla flera ekosystemprocesser minskar med minskad biologisk mångfald. b) Direkta effekter av klimatförändringar på benthisk mikroalgalbiomassa i ålgräsekosystem motverkas av flera indirekta effekter. Blå pilar = positiva effekter, röda pilar = negativa effekter, streckade pilar = icke signifikant. c) Ökande trofisk komplexitet minskar effekterna av klimatförändring.

This biodiversity - ecosystem functioning relationship rests on a number of interacting ecological principles that in turn rest on the observation that different species fill subtly – or very – different niches:

- i) species that have similar, overlapping, niches fulfil similar, overlapping, functions. Consequently, loss of one species may not substantially influence provision of the function because other species can “step-in” to maintain the function. Thus, there is a functional redundancy in the system, which is a direct result of species diversity, [strictly it is the functional diversity, not the species diversity, of an ecosystem that determines its overall functioning (Tilman et al., 1997)];
- ii) as an ecosystem accrues more species, the probability of including a species that is highly efficient at a given function increases. This simple statistical property creates a sampling effect (Tilman et al., 1998);
- iii) when the efficiency of ecosystem function in a species is highly correlated with its fitness, natural selection will operate to increase the numbers of highly efficient species in the ecosystem, creating a selection effect (Loreau et al., 2002);

- iv) because different species occupy different ecological niches, adding more species increases the total niche-space that is occupied. This increases the proficiency with which ecological communities capture resources, produce biomass, and recycle essential nutrients (Loreau & Mazancourt, 2013). This principle of niche-partitioning forms the basis of the complementarity effect (Loreau et al., 2002);
- v) extending this principle over time, temporal variability creates the possibility for temporal niche differentiation in which different species thrive – and fulfil a given ecosystem function – at different times. Thus while the (e.g.) biomass, production, or nutrient recycling of an individual species may vary markedly over time, taken across all species in the ecosystem the function can be relatively stable. This portfolio effect is a simple statistical averaging of the different species' functions over time (Doak et al., 1998);
- vi) lastly, theory shows that in some circumstances increasing biodiversity increases the mean level of a given function. This arises because biological interactions such as competition can cause the positive effect of high-functioning species to outweigh the negative effect of low-functioning species, resulting in higher overall functioning – a so-called insurance effect (Yachi & Loreau, 1999).

Together, these effects interact and sum to create the emergent property of increased functioning in more biologically diverse ecosystems. This is relevant to planning and management because it implies that ecosystem functioning – and hence provision of ecosystem services – will be influenced by planning for, and management of, biodiversity.

4.3 Ecological resilience

Increased ecosystem functioning underpins ecosystem resilience to perturbations such as climate change (Oliver et al., 2015). The concept of ecosystem resilience has received much attention in the literature (Gunderson, 2000, Scheffer et al., 2015), not least because there have been many interpretations and definitions. Here we define resilience as the capacity of an ecosystem to respond to a perturbation or disturbance by resisting damage and recovering quickly. Hence, resilience comprises two independent, but related, processes: resistance and recovery (Oliver et al., 2015). For example, an ecosystem may have high resistance to disturbance with the result that key ecosystem functions are not strongly affected. Recovery may be slow (Fig 4A) or rapid. Alternatively, a system may exhibit low resistance and, e.g., rapid recovery (Fig 4B). In both cases the result of disturbance is small and hence both systems may be described as “resilient”, even though the consequences of the two combinations for maintenance of ecosystem functions are subtly

different (red areas in Fig 4). Ecosystems that have both low resistance and slow recovery are likely to have low resilience (Fig 4C).

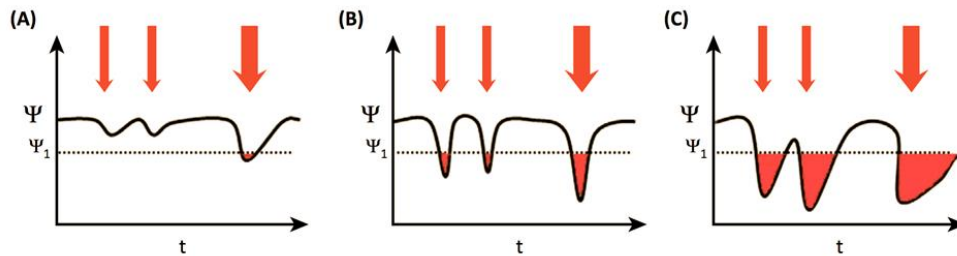


Figure 4 Schematic showing varying resilience levels of an ecosystem function (Ψ) to environmental perturbations (red arrows) over time (t). A) Ecosystem with high resistance but slow recovery; B) Ecosystem with low resistance but rapid recovery; C) Ecosystem with both low resistance and slow recovery. Lack of resilience could be quantified as the length of time that ecosystem functions are provided below some minimum threshold set by resource managers (Ψ_1 - dotted line), or by the total deficit in ecosystem function (red area). Modified from Oliver *et al* (2015).

Figure 4 Schematisk visar varierande resiliensnivåer för en ekosystemfunktion (Ψ) för miljöstörningar (röda pilar) över tiden (t). A) Ekosystem med hög resistans men långsam återhämtning. B) Ekosystem med låg resistans men snabb återhämtning. C) Ekosystem med både lågt motstånd och långsam återhämtning. Brist på motståndskraft kan kvantifieras som den tid som ekosystemfunktionerna befinner sig under en viss miniminivå (Ψ_1 streckad linje) eller av det totala underskottet i ekosystemfunktionen (rött område). Modifierad från Oliver m.fl. (2015).

This definition of resilience focuses on the extent to which an ecosystem can maintain function(s) above some socially acceptable level (dotted line, Figure 4), and is typically referred to as “ecological resilience” (Oliver *et al.*, 2015). Thus resilience reflects the stability of ecosystem functioning over time, and by this definition does not imply stability of ecosystem composition. This is an important point: stability of ecosystem – i.e. species – composition is expressly not a prerequisite for ecological resilience because species turnover may be the very thing that imparts resilience of functions (e.g. cold-adapted species being replaced by warm-adapted species).

Perturbations to marine ecosystems occur naturally due to environmental variability, but also due to anthropogenic activities such as eutrophication, pollution, fishing etc. Climate change will add another perturbatory pressure over and above these existing activities. In this context it is important to note that any action that increases biodiversity will increase ecosystem functioning, i.e. move the “ Ψ ” line upwards in Figure 4. This will strengthen the ecosystem such that perturbations (red arrows, Fig. 4) have lower impacts on ecosystem function (red areas, Fig. 4). Thus, while current levels of biodiversity may be sufficient to maintain ecosystem function under current conditions, this may not be the case under additional pressure from future climate change. Consequently, planning to not only preserve biodiversity, but also protect low-biodiversity habitats that are amenable to remediation (Eriander *et al.*, 2016), may ameliorate future impacts of climate change.

While biodiversity plays a central role in ecosystem functioning and resilience, the resilience of ecosystems is driven by multiple levels of biological organization, of which (interspecific) biodiversity is only one (Table 1; Oliver et al., 2015). These levels are interconnected such that impacts at one level will often transfer to others: for example, responses of individual species to climate change can influence population size, and hence change ecological interactions, community structure, and ecosystem functions and responses. The effect of these changes on resilience are in turn mediated by additional factors such as local environmental heterogeneity and/or habitat connectivity.

Table 1. Mechanisms Underpinning the Resistance and Recovery of Ecosystem Functions to Environmental Perturbation From Oliver *et al.*, (2015)

Species (Intraspecific)	Community (Interspecific)	Landscape (Ecosystem Context)
Sensitivity to environmental change (RES)	Correlation between response and effect traits (RES)	Local environmental heterogeneity (RES)
Intrinsic rate of population increase (RES/REC)	Functional redundancy (RES/REC)	Landscape-level functional connectivity (RES/REC)
Adaptive phenotypic plasticity (RES/REC)	Network interaction structure (RES)	Potential for alternative stable states (RES/REC)
Genetic variability (RES/REC)	–	Area of natural habitat cover at the landscape scale (RES/REC)
Allee effects (RES/REC)	–	–

The abbreviations RES, REC, and RES/REC indicate the importance of each mechanism for resistance, recovery, or both, respectively.

Differences among species-level processes (first column, Table 1) such as sensitivity to climate change, population growth rates, phenotypic plasticity, and genetic variability (including genetic structuring, and size, of populations) all contribute to resistance and/or recovery potential of the ecosystem. For example, greater genetic diversity in a population increases the likelihood that genotypes tolerant to climate change are present, which reduces likelihood of local extinctions, reduces the impacts of change, and promotes resistance of ecosystem functions. Persistence of tolerant genotypes also increases rates of population recovery from climate change (Vinebrooke et al., 2004). This has direct relevance to marine spatial planning and management because anthropogenic pressures – not least fishing – are reducing population sizes and genetic diversity (Bellard et al., 2012, Booy et al., 2000, Pinsky & Palumbi, 2014, Schiffrers et al., 2013).

Moving to the level of ecological communities (second column, Table 1), the extent of functional redundancy – broadly equivalent to the biodiversity (see above) – of the ecosystem is also a major factor influencing resilience. Here, ecosystem complexity in the form of network structure, and correlations among traits such as those influencing the selection effect, also influence ecosystem resilience. This can be fundamentally important in ecosystem resilience, as these network interactions create indirect responses to climate change, which can strongly mediate, and sometimes eliminate, the direct responses of a species or ecosystem to climate variables (Fig 1B,C; Alsterberg et al., 2013). Lastly, (third column, Table 1) the effects of these intra- and inter-specific mechanisms on resilience are mediated by the local context of the ecosystem in the form of factors such as the extent of local environmental heterogeneity (e.g.

presence of “hot-spots” or “refugia”), connectivity with other local and regional species pools (greater connectivity reduces recovery time), the area of cover of the habitat (larger systems have greater biodiversity and tend to respond more slowly), and the potential for alternate stable states (i.e. likelihood of regime shifts; (Oliver et al., 2015).

All of these mechanisms are important in determining the resilience of marine ecosystems to climate, change, yet translating this knowledge into corresponding management – or planning – actions is not straightforward (Oliver et al., 2015). Importantly, Oliver et al. (2015) note that practical tools for measuring resilience are still largely lacking, and therefore it is more pragmatic to manage and plan for maintaining biodiversity, acknowledging that this is a proxy for ecosystem resilience.

4.4 Connectivity theory

Landscape-level connectivity among populations and ecosystems is a key component of ecosystem resilience (column 3, Table 1). Most marine macroalgae, invertebrates, and fish produce free-swimming spores or larvae that are transported by currents for days to months (Havenhand & Styan, 2009, Thorson, 1950). Resilience, and especially recovery potential, of local populations often depends on the successful recruitment of these propagules from other communities (Burgess et al., 2015). On the one hand, this immigration increases gene-flow, which reduces potential for local adaptation (Hellberg, 2009), but on the other it increases genetic diversity and the demographic stability of the population, and thereby reduces extinction risk (Kritzer & Sale, 2004). Thus, the degree of this exchange – the connectivity – among populations within a meta-population, or among ecosystems, is an important component of ecosystem resilience (Trembl et al., 2012).

Determining connectivity among populations is not trivial as it involves identifying the dispersal trajectories and probabilities for many individuals. For large organisms, such as birds, that are marked and recaptured (or individuals identified in different locations) this is relatively straightforward as these data provide a direct indication of dispersal, (although for migratory birds this is challenging and typically introduces trans-national collaborations). For the great majority of marine algae and animals, however, “tracking” individual spores or larvae is impossible. Instead, dispersal trajectories are typically modelled using hydrographic data and biological information on development rates, from which connectivity among locations can be determined. This is typically done over several decades to eliminate variance due to short-term climate oscillations such as the North Atlantic Oscillation. These data can then be analysed to identify locations that consistently serve as connectivity “hubs” in the environment (e.g. Berglund et al., 2012, Jacobi & Jonsson, 2011). Combining this method with the philosophy underpinning correlative SDMs, permits the evaluation of how projected climate will change the connectivity patterns for a given species, although to our knowledge this has only been done once, for the Baltic alga *Fucus vesiculosus* (Jonsson et al., submitted; Figure 5).

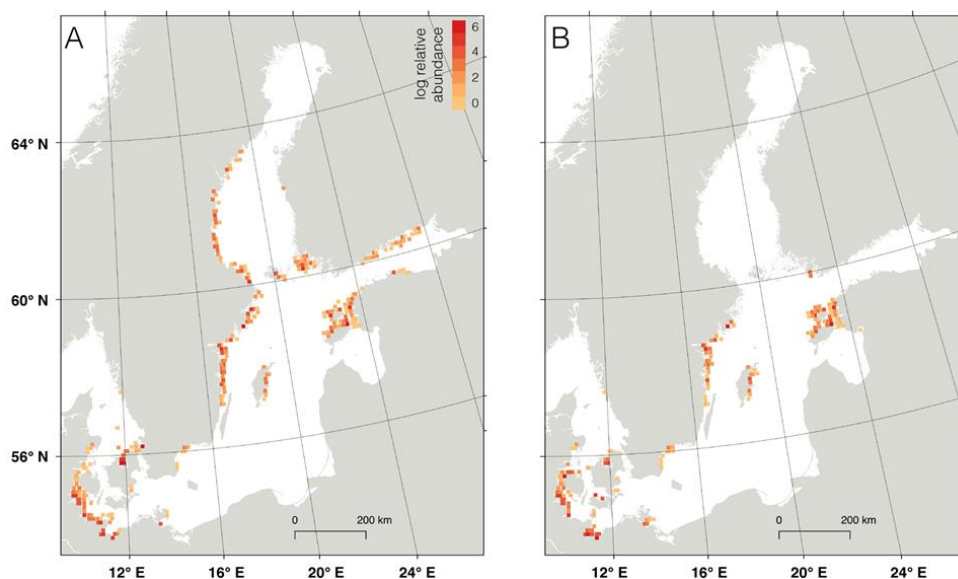


Figure 5 Distribution & density of *Fucus vesiculosus* in the Baltic predicted from a metapopulation model that combines connectivity models and SDM. A) “current” population density (1978-2007 climate); B) “future” population density (projected 2070- 2099 climate under SRES scenario A1B). NB: Population density is in log relative abundance, and is therefore on an exponential scale; the Skagerrak is not included in the model area. Modified from Jonsson et al (submitted).

Figur 5 Utbredning och täthet hos blåstång (*Fucus vesiculosus*) i Östersjön beräknat från en metapopulationsmodell som kombinerar spridning och SDM. A) "nuvarande" populationstäthet (1978-2007). B) "Framtida" population (projicerat 2070-2099 klimat under SRES scenario A1B).

These methods show considerable promise – not least for the Baltic, where the relevant hydro-graphic models (both current and future), and biological information for most key species is already available (Corell et al., 2012, Jacobi et al., 2012, Jacobi & Jonsson, 2011, Moksnes et al., 2014).

4.5 Environmental heterogeneity: Refugia and Hot-spots

Climate refugia are regions where climate change is slow (i.e. slow mean change and/or slow change in variance), relative to the surrounding habitat, and hence may allow persistence of species that are close to their environmental tolerances. The concept of climate refugia has received much attention, not least from terrestrial ecologists (e.g. Petit et al., 2008), but is also widely recognised in the context of climate change (Moritz & Agudo, 2013), and marine species (Assis et al., 2016, Lourenco et al., 2016, Maggs et al., 2008, Smith et al., 2016). To be effective at conserving species and biodiversity, refugia need not only to have relatively stable climate, but also to have small-scale environmental heterogeneity (many micro-habitats and niches), sufficient size (they must be large enough to maintain stable populations), and connectivity (sources of, and destinations for, propagules; Keppel et al., 2015,

Moritz & Agudo, 2013). Methods to identify refugia are relatively well established for terrestrial systems (Keppel et al., 2015, Keppel et al., 2012) and can, in principle, be applied to the marine environment, although a literature search revealed no comprehensive application of these methods.

Converse to refugia, climate “hot-spots” are regions where climate change is proceeding, or is projected to proceed, most rapidly (e.g. Hobday & Pecl, 2014, Wernberg et al., 2011). These “early-warning” locations share some of the properties and constraints of refugia: gene-flow into hot-spots will reduce the potential for local adaptation, and the size of the hot-spot will be important for determining its value as an early-warning system (larger hot-spots will be more representative of future change). Within these constraints, hot-spots are ideal locations for investigating the effects of changing climate on marine species and ecosystems, and for assessing potential impacts of adaptive management and planning in marine conservation, fisheries, and aquaculture (Hobday & Pecl, 2014). For example, research in regional hotspots in SE Australia has confirmed that early identification of climate change and its biological impacts facilitated the development and promotion of societal adaptation to climate change (Doubleday et al., 2013, Frusher et al., 2014). Thus, prioritising research into regions where hotspots and marine protected areas coincide will bring benefits both to climate change science and spatial planning. Methods to identify hotspots have been mostly based on analyses of temperature trends in historical data, however projections of future hotspots are also possible from climate models. This approach identifies regions where the increase in mean (and/or variance of) temperature is greatest in multiple climate models and scenarios. For example, Hobday & Pecl (2014) identified large areas (~300,000 km²) of ocean likely to be subject to rapid warming in the near-future, and Levy & Ban (2013) used a similar approach to identify regional hotspots. Other work has illustrated the possibility of using multiple climate variables to identify “hot-spots” where (e.g.) salinity and pH, as well as temperature, are changing rapidly (Frusher et al., 2014). Equivalent work to identify potential hot-spots – and indeed potential refuges – using Swedish ocean climate models has not been undertaken, but is possible (H. Andersson, SMHI, pers. comm.).

5. Practical relevance of current theory

A comprehensive recent review of practical methods used to incorporate climate change into spatial planning of conservation actions, (Jones et al., 2016), identified five major areas (Table 2), which correspond broadly to those outlined in the previous section. Here we summarise the applicability of theory in these areas, highlighting how the (global) strengths and limitations outlined in Table 2 apply to marine spatial planning in Swedish coastal waters [while noting that only 12 of the 46 studies reviewed by Jones et al. (2016) were from marine habitats and none were from Europe].

5.1 Species distribution models

SDMs have been the most commonly used tools to incorporate climate change considerations into prioritisation goals (Jones et al., 2016). Methods typically involve the use of spatial tools such as Marxan (e.g. Game et al., 2008, Mumby et al., 2011 – and, potentially, Symphony) to incorporate projections of future species distributions into planning decision support systems. Several of these studies incorporated SDMs for multiple species, highlighting the potential for this approach to bridge the gap between species-based SDMs and planning for protection of biodiversity. Limitations of this approach include the obvious constraints and uncertainties imposed by current climate models and scenarios (although this critique applies equally to all measures that require climate projections), and the constraints imposed by modelling fundamental, rather than realized, niches noted earlier, which preclude this approach from addressing shifts in species interactions and hence shifts in ecosystem structure, function, and services (see “Prioritise for future distributions”, Table 2). In addition, work in the USA has shown that warming-driven climate velocities of commercially important lobster and finfish were 3-10x greater than the velocities of the corresponding fisheries (Pinsky & Fogarty, 2012). This indicates that changes in spatial planning will need to accommodate the potential for time-lags in rates of behavioural, social, and infrastructural change.

The strengths of the SDM approach include its ease of use, potential applicability to a wide range of species, and potential to identify areas where current species-based planning and management actions may be redundant in future (Table 2). Examples of SDMs from Swedish coastal waters (Laugen et al., 2015, Leidenberger et al., 2015), particularly when combined with connectivity analyses (Jonsson et al., submitted; Figures 2, 5), demonstrate the considerable power and value of this approach, notwithstanding the limitations noted in Table 2. While not strictly a species distribution model, Sundqvist et al’s (2012) modelling of the impact of future reductions in sea-ice coverage on ringed seals in the northern Baltic also demonstrates clearly the capacity for this approach to provide valuable information for planning and conservation. Broader application of this approach – and in particular using the methodologies of Jonsson et al (submitted) – to other foundation and keystone species in

Swedish coastal waters would be of considerable value to future marine spatial planning.

Table 2 Strengths and limitations of different published approaches to identify spatial priorities for including climate change considerations into conservation actions and planning. n = 46 studies, n = 63 prioritisation goals [NB: only 12 of the 46 studies were from marine ecosystems]. References in the text can be found in Jones et al. (2016). From Jones et al. (2016).

Planning approach	Strengths	Limitations
Prioritise for future distributions	• Applicable to a wide range of taxa at various spatial scales (Pacifi et al., 2015). • Can be targeted to single (e.g. Adams-Hosking et al., 2015) or multiple species (e.g. Struebig et al., 2015). • Species specific predictions of future distributions can inform a variety of planning strategies, such as identifying priorities for future protected areas (e.g. Nakao et al., 2013; Shen et al., 2015), or identifying where existing conservation efforts can be scaled back or abandoned as species move with climate change (Alagador et al., 2014).	• Climate data are often not sufficiently fine-scaled for modelling rare species or species with small geographic distributions (Guisan and Thuiller, 2005; Wiens et al., 2009; Lawler et al., 2010). • Modelling technique and ecological predictor choice can greatly influence results (Beaumont et al., 2005; Heikkinen et al., 2006). • Correlative approaches make uncertain assumptions about species biology (Pacifi et al., 2015; Bellard et al., 2012). • Mechanistic approaches require detailed data that are lacking for most species (Pacifi et al., 2015; Bellard et al., 2012). • As species respond individually to climate change, the current system of species interactions will change in the future, so predictive models based on current species interactions may be inaccurate (Pearson and Dawson, 2003).
Representing refugial habitats	• Can be identified without forecasts of climate or species distributions, by using historical or current climatic factors (e.g. Hermoso et al., 2013) or landscape topography (James et al., 2013). • Useful for large-scale prioritisations (e.g. Ban et al., 2012), where predicting future distributions of many species is difficult due to data requirements and uncertain assumptions about species biology (Pacifi et al., 2015; Bellard et al., 2012).	• Difficult to define and target specific conservation features (e.g. species specific refugia). • If refugia are identified using forecasts of species distributions, the limitations in the above section also apply.
Increasing connectivity	• Not reliant on uncertain climate and species distribution forecasts. • Can be used to increase physical connectivity, to allow species to track suitable habitat under climate change (e.g. Game et al., 2011), or ecological connectivity, to facilitate gene flow (Mumby et al., 2011).	• General lack of understanding of exactly what types of connectivity are most important for climate change driven species movement (Cross et al., 2012a, 2012b). • For most species, little is known about their actual movements, so it is difficult to determine an appropriate level of connectivity to aim for (Groves et al., 2012). • Not useful for species restricted to rare habitat, as there is unlikely to be a sufficient suitable habitat for species to move amongst as the climate changes. (Heller and Zavaleta, 2009). • Difficult to accommodate connectivity requirements of multiple species when they differ, and trade-offs among species would be required unless it is feasible to conserve a large area.
Increasing heterogeneity	• Not reliant on uncertain climate and species distribution forecasts. • Avoids Linnean and Wallacean shortfalls (Bini et al., 2006), and/or costly collection of biological data (Sutcliffe et al., 2015).	• Unlikely to retain historical assemblages of species and ecosystems as species mix under new climate regimes (Stein et al., 2014). • Conserving abiotic diversity alone likely to be insufficient to protect biodiversity under climate change, because it does not capture species responses to biodiversity (Lawler et al., 2015), and conservation plans that incorporate some form of biological information will be more effective (Sutcliffe et al., 2015).
Incorporating indirect effects	• Incorporating the full range of climate impacts is likely to be more successful, as indirect impacts can significantly alter species vulnerability to climate change (Segan et al., 2015). • Allows avoidance of maladaptation – where interventions that address climate vulnerability for biodiversity may exacerbate climate impacts to humans (Stein et al., 2014). • Some conservation actions can provide benefits to humans and biodiversity, e.g. ecosystem based adaptation (Maxwell et al., 2015b).	• Factors driving indirect impacts are often complex, and vary across regions. • Very few existing methods for forecasting indirect impacts

5.2 Biodiversity and resilience

Practical application of biodiversity theory underpins established mechanisms and priorities for MPAs (Day et al., 2012). We will not review those here, but note that for the reasons outlined earlier, protecting biodiversity per se will also protect ecosystem functioning, productivity, and resilience. Established mechanisms and priorities for identifying MPAs – and indeed the MPAs themselves – are clearly valuable in a future context, however the challenge of protecting future biodiversity from the impacts of climate change is how to meaningfully incorporate uncertainties in projected future climate, species distributions, and ecological interactions. Biodiversity, rather than resilience, has perhaps been the focus of work to date because translating understanding of the mechanisms underpinning resilience into corresponding management or planning actions is not straightforward (Oliver et al., 2015). Nonetheless, some of the factors that influence resilience (Table

1), such as genetic variability of populations, connectivity, landscape heterogeneity, and biodiversity itself, will be more amenable to management & planning than factors such as variation in species' responses to climate change (Oliver et al., 2015). Planning for these factors is likely to involve trade-offs between long-term and short-term benefits of actions. For example, planning for genetic diversity and connectivity to maximise resilience of ecosystem functions can reduce the likelihood of locally-adapted genotypes (Kettenring et al., 2014). Such trade-offs are only likely under relatively restrictive conditions (e.g. when scales of local adaptation and climate heterogeneity coincide such that connectivity introduces new genotypes to a population that are not adapted to the local conditions), and hence shouldn't be seen as reason to not take action. Rather, it's important to recognise that any given planning action may have conflicting outcomes at short and long timescales.

In the context of Table 2, planning for biodiversity and resilience falls under the categories "Increasing heterogeneity" and "Incorporating indirect effects". Here, "heterogeneity" refers to topographical heterogeneity: i.e. the availability of multiple bioclimates and, thereby, niches. In this context, planning for heterogeneity has often been described as conserving the "stage" upon which biodiversity (and resilience) "plays", and the goal is almost always to represent a heterogeneous set of current conditions (Jones et al., 2016). Thus, planning and management to protect heterogeneity will also protect biodiversity and resilience – a relationship that has been shown to be strong across multiple environments (Rosenzweig, 1995) – and will overlap with some of the requirements for refugia (see below).

Limitations of planning for environmental heterogeneity include that it will not protect historical assemblages of species and ecosystems (Table 2). As noted earlier, planning for biodiversity and ecological resilience focuses on stability of ecosystem functioning, not species composition, and therefore protecting historical assemblages and ecosystems under climate change may not be an attainable priority. Moreover, sometimes environmental heterogeneity itself is created by habitat-building "foundation" species, such as *Fucus vesiculosus*, and therefore heterogeneity changes as distributions of foundation species change with climate (Jonsson et al., submitted). Lastly, planning for heterogeneity only conserves the "stage": the ensuing "play" of biodiversity will depend critically on which actors (species) are present, and hence will be dependent on species' responses to climate change, invasion by new species, and novel interactions.

Strengths of planning for environmental heterogeneity include that it doesn't require knowledge of future climate because the physical structure of the environment is unlikely to change, and that it doesn't require prior knowledge of species distributions (so called "Wallacean shortfalls", Table 2, Jones et al., 2016). Planning for heterogeneity also increases the likelihood of protecting climate refugia (see below). Notwithstanding the limitations above, environmental heterogeneity can be an important component in planning for biodiversity and resilience (Davies et al., 2016).

Planning to incorporate indirect effects (Table 2) addresses many of the limitations in planning for heterogeneity, not least because this aims to conserve ecosystem functioning, ecological resilience, and ecosystem services

(represented in column 2, Table 1). Thus, Jones et al (2016; Table 2) define indirect effects as not only effects mediated by other species within the ecosystem (Figure 1B,C), but also as effects between the ecosystem and human society, i.e. ecosystem services and societal responses to shifts in those. This lays at the core of marine spatial planning. Examples include using approaches such as identifying and mapping multiple drivers of resilience within Marxan-based spatial planning (Davies et al., 2016, Jones et al., 2016).

5.3 Refuges and hot-spots

Representing refugia has been a common goal in spatial planning for climate change (Jones et al., 2016). Approaches have included protecting areas where current and future distributions of key species overlap, and where projections of future climate change variability are lowest (Game et al., 2008). Alternative approaches have identified areas with substantial topographical heterogeneity as a proxy for refugia (Davies et al., 2016). There are relatively few limitations to this approach that are not mentioned above for SDMs (see “Representing refugial habitats”, Table 2). Strengths include the capacity to use historical climate data to identify current-day refuges, and the clear potential for using existing climate data for Swedish coastal waters to identify low-change (refuge) regions for protection, as well as rapid-change (hot-spot) regions to prioritize changes in extant protection measures.

Swedish marine climate refugia have to date been studied in the context of extant refugia for Arctic species. Perhaps the most iconic example is the ringed seal in the northern Baltic, which became climatically “trapped” and isolated from Arctic populations during the last de-glaciation, and which will suffer accelerating range contractions in the coming century due to loss of sea-ice (Sundqvist et al., 2012). Other species such as the ecologically important Arctic isopod, *Saduria entomon*, may be trapped by its physiological requirements for relatively high salinity and low temperature – trends of which will drive in opposite directions in the future Baltic (Meier et al., 2014). Given the established regional marine climate models for the regions, the potential for investigating the location of future refugia and hot-spots in Swedish coastal waters is considerable. Nonetheless, this would require substantial investment in time and resources (H. Andersson, SMHI, pers. comm.).

5.4 Connectivity

Connectivity among habitats is essential if species are to track climate change in space, and match climate velocities. Work to date shows that connectivity – typically derived from estimates or models of dispersal pattern – can be a valuable tool for spatial planning under climate change (e.g. Mumby et al., 2011). Many of the limitations of connectivity approaches (“Increasing connectivity”, Table 2) are not relevant for marine habitats: most marine species disperse primarily by means of pelagic spores or larvae, and therefore there is only one relevant aspect of connectivity to model; and accommodating multiple connectivity patterns for marine species with different dispersal abilities has been addressed using categorisation and consensus modelling (see Corell et al., 2012, Moksnes et al., 2014). Modelling connectivity among

populations of rare species remains an issue in marine habitats, however this may not be a priority. In addition, approaches that combine connectivity modelling with SDMs (e.g. Jonsson et al., submitted) are subject to the same uncertainties related to climate models and scenarios noted earlier. Nonetheless, the strengths of this approach in the marine realm are many, not least in Sweden where most of the necessary hydrographic modelling and biological information for key species is already available (Berglund et al., 2012, Jacobi et al., 2012, Jacobi & Jonsson, 2011, Jonsson et al., submitted, Moksnes et al., 2014). Consequently, this approach shows considerable promise for incorporating the impacts of climate change into the identification of key connectivity hubs in Swedish coastal waters.

6. Additional considerations

6.1 Non-indigenous species

Climate change will not only shift species distributions, but will also open up novel pathways and opportunities for non-indigenous species (NIS) that will, in turn, create novel assemblages and ecosystems (Hellmann et al., 2008). Classically, the pathway that leads to the successful spread of NIS across a broad region involves successful transport, colonization, establishment, and spread (Williamson, 2006). Climate change can impact different components of this pathway in different ways, and include: changes in dispersal and introduction vectors; establishment of new and different NIS; changes in the impact of existing NIS; changes in the distribution of existing NIS (e.g. Laugen et al., 2015); and changes in the effectiveness of control strategies for NIS (Hellmann et al., 2008; Figure 6).

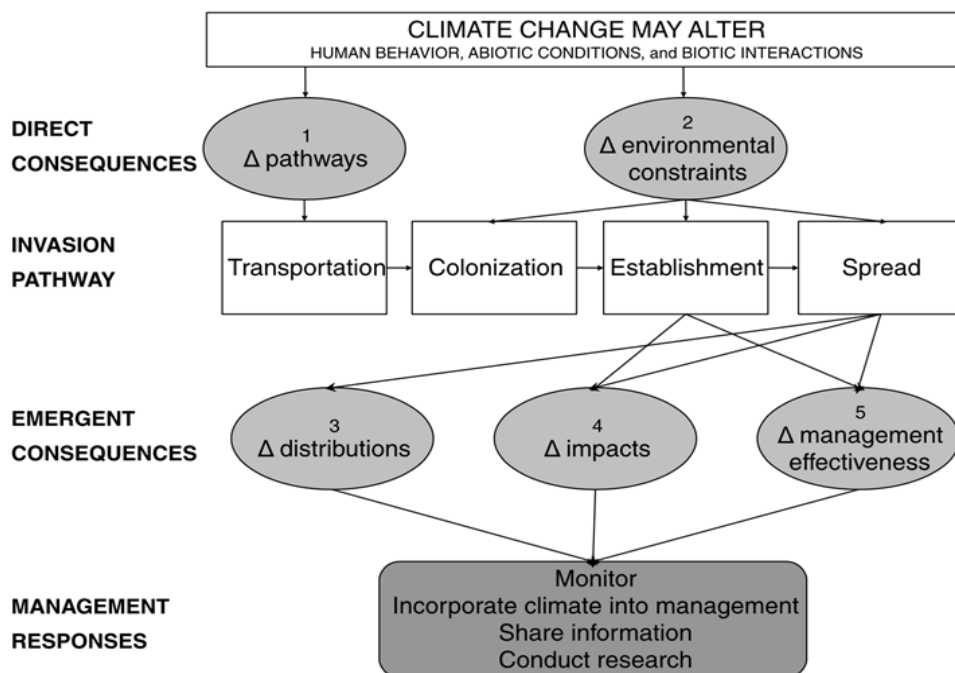


Figure 6 Mechanisms by which climate change impacts invasion by non-indigenous species (NIS). Δ = “change in”. From Hellmann *et al.* (2008).

Figur 6 Mekanismer genom vilka klimatförändringar påverkar etablering och effekt av invasiva arter.

For example, warming-induced loss of multi-year sea-ice and the consequent opening up of the Arctic Ocean to shipping (Smith & Stephenson, 2013) will radically change dispersal vectors for NIS. Although the North East passage was first discovered nearly 150 years ago, it has only recently become available for summer shipping. This new vector is likely to be far more effective in the transport of NIS between the North Pacific and the North Atlantic (and ports in

the Skagerrak-Kattegat area as well as in the Baltic) for two reasons: first, the cold temperatures of the Arctic Ocean will enhance survival of propagules (spores or larvae) or adults transported by ships relative to the warm temperatures experienced transiting the Panama or Suez canals; second, transport from the Pacific to the Atlantic via the Arctic is several weeks quicker, thereby reducing exposure time of propagules to sub-optimal conditions and increasing their survival (Miller & Ruiz, 2014). In both cases this will increase NIS propagule pressure in the N Atlantic. More locally, reductions in winter sea-ice in the Baltic may also extend the shipping season, further increasing propagule-pressure of NIS (Hellmann et al., 2008).

Potential climate-driven changes to extant NIS in Swedish coastal waters include: the flat oyster, *Ostrea edulis*, which is threatened by the invasive Pacific oyster, *C. gigas* (Diederich et al., 2004) – although SDMs indicate this threat may decline with climate change (Laugen et al., 2015), the European lobster, *Homarus vulgaris*, threatened by the American lobster, *Homarus americanus* (Katsanevakis et al., 2014), and the Baltic sea cod, *Gadus morhua*, threatened by the ctenophore *Mnemiopsis leydi* (Haslob et al., 2007). In all these cases, native species are likely to benefit from local protection, such as MPAs, or the relaxation of other stressors such as fishing mortality, to increase recovery potential (Worm et al., 2006).

Recent work by Holopainen et al (2016) suggests that climate change will lead to increases in NIS in the brackish and cold northern Baltic. For example, declining salinity and warming are likely to favour low-salinity NIS mussel species such as *Dreissena* and *Mytilopsis* over the current indigenous “marine” bivalve *Mytilus trossulus* × *edulis*. As benthic filter-feeders, these species fulfil similar ecosystem functions and consequently this shift may not substantively impact ecosystem resilience. However the loss of an “iconic” species (*Mytilus*) from the northern Baltic may have cascading effects that should be investigated (e.g. availability of food for diving sea birds). At the same time, freshening will cause other NIS, such as the benthic polychaete *Marenzelleria*, to contract their current ranges. While this might at first be seen as a benefit, not least because bioturbation by *Marenzelleria* can release heavy metals and toxins from the sediment (Granberg et al., 2008; see below), the ecosystem functions of *Marenzelleria* also reduce hypoxia in bottom water and increase nutrient retention in the benthos, and therefore in some areas the loss of this species may have overall negative impacts on ecosystem functioning (Holopainen et al., 2016). This illustrates clearly the conflict between planning for ecological resilience, and planning for stability of ecosystem composition, mentioned earlier, and begs broader questions about not only the aims of marine spatial planning and conservation actions, but the underlying rationale for those aims.

6.2 Black swans

Since climate change driven processes affecting the marine environment are complex, variable in space and time, and inherently different for different habitats and species, it is likely that some effects will be unpredictable. Combinations of stressors such as increased frequency of severe weather, sea level change, other anthropogenic stressors such as pollution, and invasive species will also interact in unpredictable ways. Such events, often referred to

“Black Swans”, are not foreseeable in statistical models or expert opinion and need different strategies for management (Nafday 2009). One example of an unpredicted event associated with climate change, is the reworking of sediments caused by the invasive worm *Marenzelleria* spp. in the Baltic and subsequent release of pollutants previously considered buried and of little threat to the environment (Granberg et al. 2008). This complexity is probably not 100% manageable with a predict-and-plan strategy but rather requires an “anticipatory governance” that includes an adaptive and incremental (or iterative) approach (Quay 2010).

7. Relevant examples

7.1 Incorporating climate change into MSP

Although there are many publications recommending strategies for incorporating climate change actions into environmental planning and management (reviewed by Jones et al., 2016), there are relatively few relevant examples from the marine environment. In NW Europe, the obvious example is that of Queiros et al. (2016), who used spatial meta-analysis of climate-impact models developed from an extensive database of mechanistic SDMs for 63 key marine species or functional groups in the North Sea region. This analysis identified spatial vulnerability to climate change and ocean acidification, with a focus on areas with low ecosystem vulnerability ($\approx$ refuges) and high ecosystem vulnerability ($\approx$ hotspots). Results were presented in the form of detailed maps that were then analysed for co-occurrence with planned conservation and wind-farm areas (Figure 7). This impressive, and highly practical, tool was a primary deliverable from the EU-VECTORS project, a 16 nation €12 million programme under the EU FP-7 framework. Although an extremely valuable tool for the region, constructing each of the 63 SDMs was a substantial undertaking alone, and therefore it is likely that this approach will not be repeated on this scale without equivalent trans-national funding. Nonetheless, extension of the methodology of Jonsson et al (submitted) to the remaining (and far fewer) key species in the relatively low-diversity Baltic Proper, combined with a spatial meta-analysis similar to that used by Queiros et al (2016), might be tractable with moderate resources, and would deliver considerable benefits for marine spatial planning in that region.

This method was based on existing reef characteristics that were deemed from the literature to confer resilience to climate change. However, the method also has the potential to include spatial distributions of future climate variables that will influence resilience, such as SST or maximum SST, likely refuge locations, and other resilience features such as connectivity (Davies et al., 2016). While this approach is nowhere near as comprehensive and detailed as that of Queiros et al (2016), this method has the benefit of flexibility, and ease of use and application. This approach might, for example, be readily integrated into the Symphony MSP tool being developed by the Swedish Agency for Marine and Water Management. Importantly, given uncertainties in climate scenarios, climate model projections, and species responses to future climate, any additional uncertainty introduced by the relative simplicity of this approach is not likely to be of consequence.

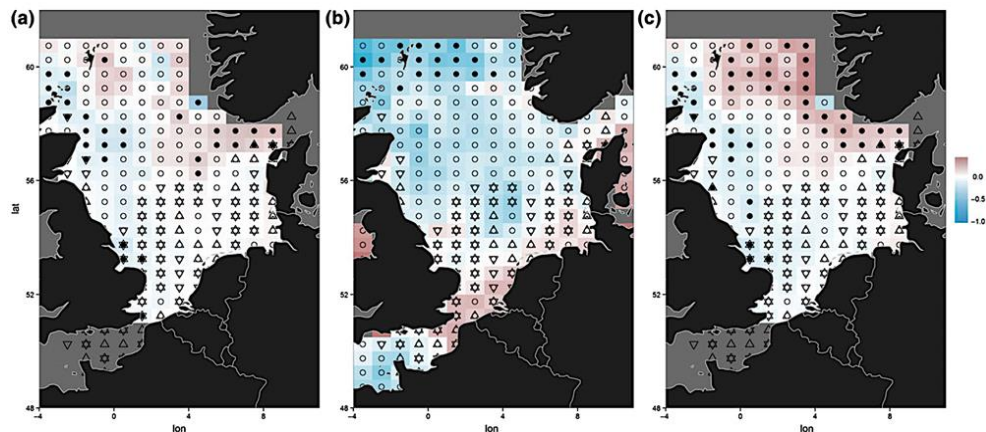


Figure 7 Ecosystem vulnerability to climate change and ocean acidification by 2050 determined from multiple ensemble models for a) fish & top predators (n=52), b) invertebrates (n= 11), c) all species (n=63). Decreased vulnerability to climate change and ocean acidification indicated in pink, increased vulnerability in blue. Black dots indicate regions of high consistency in magnitude and direction of change among model results. For more detail see Queiros *et al* (2016).

Figur 7 Ekosystemets sårbarhet för klimatförändringar och havsförurning före 2050 bestämd av flera modeller för a) fisk och toppredatorer (n = 52), b) ryggradslösa djur (n = 11), c) alla arter (n = 63). Minskad sårbarhet mot klimatförändringar och havsförurning som anges i rosa, ökad sårbarhet i blått. Svarta prickar indikerar regioner med hög samstämmighet i storlek och förändringsriktning bland modellresultat. För mer detaljer se Queiros *et al* (2016).

Resilience feature	Priority for Ningaloo Reef	Resilience value		
		High (1)	Moderate (2)	Low (3)
Depth	Areas deeper than 8 m [19,39]	>8 m	6–8m	<6 m
Structural complexity	Structurally complex areas with high rugosity values [19]	Rugosity value 4–5	Rugosity value 2–3	Rugosity value 0–1
Water mixing	Reef pass areas with high mixing [15]	Reef pass present	N/A	No reef pass present
Macro-algal cover	Areas with low macro-algal cover [13]	Sparse macro-algal cover (<35%)	Patchy macro-algal cover (35–65%)	Dominant macro-algal cover (>65%)
Live coral cover	Areas with high live coral cover [16,39]	Continuous coral(>65%)	Patchy coral(35–65%)	Sparse coral(<35%)
Proximity to human activities	Areas furthest from human activity nodes [10,39]	Low human activity	Moderate human activity	High human activity

Table 3 Six climate change resilience features relevant for Ningaloo Marine Park, and definitions of resilience values assigned to each feature. Scores for 1x1 km grids were mapped (Figure 8) and combined in Marxan to prioritize areas for additional protection. From Davies *et al.* (2016).

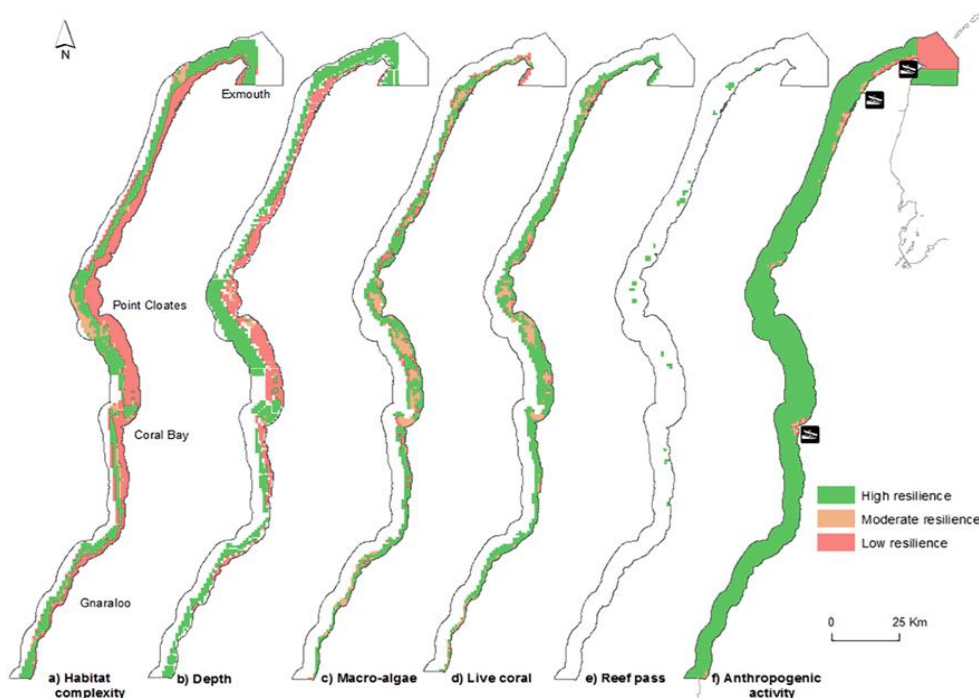


Figure 8 Spatial distribution of ecosystem resilience features (characteristics) used to incorporate resilience into Marine Spatial Planning of protected areas of Ningaloo Marine Park, Australia (from Davies et al 2016).

Figur 8 Rumslig fördelning av ekosystemens känslighet som används marin planering av skyddade områden i Ningaloo Marine Park, Australien (från Davies et al. 2016).

7.2 Effects of salinity shifts in the Baltic

In addition to the impacts of climate – and especially salinity – change on NIS in the Baltic note earlier, projected freshening in the Baltic (Figure 1) will cause substantial range-shifts in many species. Current distributions of Baltic herring, for example, are limited by the 3 PSU isohaline, which is projected to shift southward to the Kvarken region resulting in a minor range contraction (Vuorinen et al., 2015). In contrast, the 4, 5, and 6 PSU isohalines, which correspond broadly to the low salinity tolerance limits of the mussel, *Mytilus trossulus* × *edulis*, the eelgrass *Zostera marina*, and the shore crab, *Carcinus maenas*, respectively, are projected to shift hundreds of kilometres to the south and east (Figure 1). Additional salinity- and connectivity-driven changes in the distribution of the foundation macroalga *Fucus vesiculosus* are also projected (Jonsson et al., submitted; Figure 5).

The likelihood that these key species will track the salinity climate velocity is mediated by several factors discussed earlier, including habitat heterogeneity, local genetic diversity, connectivity, adaptation potential of the species concerned, and changes in ecosystem network (e.g. food-web) structure. Nonetheless, the magnitude of the projected salinity changes is both large and rapid and could result in substantial changes in ecosystem composition – and in some cases changes in ecosystem functioning and resilience.

Taking examples from a recent review on this topic (Vuorinen et al., 2015), the new, low salinity, Baltic might encourage range-expansions of species from

the relatively fresh waters of the Gulf of Finland and Bothnian Bay. In some regions, this may maintain biodiversity and productivity that otherwise would have declined due to the loss of some (but not all) “marine” species. Vuorinen et al. (2015) note the possibility that retention of some euryhaline copepod species, and the replacement of lost marine species with invading freshwater species, could retain ecological function and food supply for key fish such as Baltic herring. Similar species-turnover may occur among gastropod molluscs, which, combined with the potential loss of some isopod grazers (Leidenberger et al., 2015), may lead to an increase in gastropod grazing in some regions (Vuorinen et al., 2015). The section on NIS notes similar species turnover and potential retention of ecosystem function among filter-feeding bivalves (Holopainen et al., 2016). In other parts of the Baltic, however, equivalent species turnover seems less likely and loss of key fish species, such as Baltic cod and sprat, as well as (in more southern parts of the Baltic) echinoderms and crustaceans, seems likely to lead to reduced overall biodiversity and ecosystem functioning (Vuorinen et al., 2015). Identifying the locations, ranges, and magnitudes of such shifts will be central to marine spatial planning.

7.3 Climate change impacts on aquaculture

Biotic and physical conditions necessary to maintain and develop intensive finfish aquaculture will change in a changing climate. Pertinent factors include changes in abundance of species used for fishmeal (feed) production, higher freshwater runoff, increased storm activity and increased pathogens and parasitic loads (Handisyde et al., 2006; Table 4). Higher temperatures and increased freshwater influence in the coastal zone have already been suggested to have caused significantly reduced oxygen levels through higher stratification (e.g. Schmidtke et al., 2017, Stortini et al., 2017).

In Sweden, current marine aquaculture production is largely limited to bivalves (*Mytilus*) and rainbow trout. There is, however, active research into possibilities to expand marine aquaculture into other marine finfish (e.g. wolf-fish, *Anarhichas*), lobsters (*Homarus*), native oysters (*Ostrea*), and macroalgae (*Saccharina*). Projected marine climate change may negatively impact rainbow trout cultivation, most of which occurs on the north-east coast of Sweden, which can be highly sensitive to dissolved oxygen (which declines with increasing temperatures), and may also have negative impacts on planned large-scale production of finfish such as *Anarhichas*, lobsters, and macroalgae, as these are also temperature-sensitive. For each species, however, trade-offs between the variables in Figure 4 must be addressed: for example between decreased physiological performance due to reduced O₂ content of the water, and increased physiological efficiency due to increased temperatures.

A key – and largely unaddressed – potential impact of climate change on marine aquaculture operations is the capacity for the surrounding waters to “receive” waste-products in the form of solid particulate feed waste, and nitrates & phosphates from excretion and defaecation. Warming increases stratification in fjord systems. This has the effect of reducing, or even blocking, exchange of deep high salinity water over the fjord sill, leading to increased hypoxia in the fjord basins. This can change fjord benthic community structure from bivalve-dominated to polychaete-dominated assemblages. Work

describing this process is underway in Norway (Dahlgren and coauthors), although similar cases have already been reported from sites with intensive aquaculture in Japan (Tsutsumi, 1995, Yokoyama, 2002).

Drivers of change	Impacts on culture systems	Operational impacts
Sea surface temperature changes	Increase in harmful algal blooms Decreased dissolved O ₂ Increased disease and parasites Longer growing seasons Changes in locations and ranges of suitable species Reduced winter natural mortality Enhanced growth and food conversion rates Competition, parasitism and predation from altered local ecosystems, competitors, and exotic species	Changes in infrastructure and operation costs Increased fouling, pests, nuisance species and predators Expanded geographic ranges for species Changes in production levels
Changes in other oceanographic variables	Decreased flushing rates and food availability to shellfish Changes in abundance of species used for food and fishmeal	Accumulation of wastes under nets Increased operating costs
Sea level rise	Loss of areas for aquaculture Loss of areas providing physical protection Greater flooding risks Salt intrusions into groundwater	Infrastructure damage Change in aquaculture zoning Increased insurance costs Reduced freshwater availability
Increased storm activity	Larger waves Higher storm surges Flooding from precipitation Salinity changes Structure damage	Loss of stock Facility damage Higher costs for designing new facilities Increased insurance costs
Drought and water stress	Salinity changes Reduced water quality Increased diseases Uncertain water supplies	Loss of stock Facility damage Conflicts with outer water users Reduced production capacity Change in cultured species

Table 4 Potential impacts of climate change on aquaculture systems (from Cochrane et al., 2009).

7.4 A comment on climate models and projections

Throughout this work, the impacts of climate change have been estimated using a variety of down-scaled regional projections derived from global circulation models and scenario projections (IPCC, 2014). The regional models for the Baltic (e.g. Andersson et al., 2015, Meier et al., 2012b, Meier & Eilola, 2011, Meier et al., 2012c, Meier et al., 2014) are among the best available, however like all such models they contain considerable uncertainty, both in terms of the models themselves and the scenarios used to drive them. These models are fundamental to the discussion and literature on the likely impacts of climate change on Swedish coastal waters that we present here. Thus advances in modelling, scenarios, as well as in biological understanding of the mechanisms and consequences of projected climate change, have the potential to meaningfully change many of the conclusions drawn in this document. This is not to imply that this document has limited value: it is summarised from the best available science at present. However, the rapid rate of advance in modelling, scenarios, and biological understanding of the mechanisms and consequences of climate change (Gattuso & Hansson, 2011), will require that these issues are all revisited, ideally within the next 5 years.

8. Significance

Work to date on the incorporation of climate change into marine spatial planning has focussed on spatial prioritization approaches based on the direct impacts of climate change (e.g. through shifts in species distributions, connectivity, biodiversity), rather than indirect effects mediated by the ecosystem (e.g. ecological interactions) and society (e.g. the extent to which human activities track key species, or ecosystem service, velocities). Partly, this has arisen because knowledge of indirect effects is very limited (Jones et al., 2016), but this highlights a shortcoming in our current ability to project the impacts of climate change, and hence in our ability to design planning and management measures to address those shortcomings. As the recent review by Jones et al (2016) concludes: “an intensive focus on forecasting the effects of climate change with more certainty, including discrete impacts, and predictions of the human response, is now urgently needed . . . Only by addressing the full range of impacts will conservation plans have a real chance at effectively addressing the impacts of climate change on biodiversity”. For many agencies, however, incorporating the direct impacts of climate change into marine spatial planning is, nonetheless, a tractable and essential first step in the development of more sophisticated climate change planning tools, and we join many other authors in recommending this step be taken at the earliest opportunity. “Learning by doing” will be central to successful planning and management for climate change in Swedish coastal waters.

9. Recommendations

It is not appropriate for this report to recommend changes to current marine spatial planning practices. We do, however, highlight below some theoretical underpinnings that can contribute meaningfully to the aim of integrating climate-change into marine spatial planning, and which have clear practical applicability:

- i) Species-distribution models (SDMs) are valuable tools to investigate the potential impacts of climate change on spatial distributions of key marine species. Incorporating future climate projection SDMs (e.g. Laugen et al., 2015; Leidenberger et al., 2015) into marine spatial planning tools is likely to provide substantial benefits.
- ii) Connectivity modelling has already been demonstrated to be a useful tool for planning MPA networks (Moksnes et al., 2014). Recent development of these techniques has projected climate-driven shifts in connectivity networks, and then mapped the results onto SDMs for key species (e.g. Jonsson et al., submitted). Although more complex than “classic” SDMs, this approach provides a valuable additional level of information for marine spatial planning. All the tools needed for connectivity network modelling in Swedish coastal waters are already available, and therefore incorporating combined connectivity-SDMs for key species into marine spatial planning tools such as “Symphony” should be considered.
- iii) Ecosystems with greater biodiversity – especially greater functional diversity – tend to have greater ecosystem resilience to disturbances such as climate change or invasion by non-indigenous species. Thus, planning that maintains or promotes local, and/or regional, biodiversity will increase ecosystem resilience. The importance of resilience is highlighted in the Draft Marine Spatial Plans for the Gulf of Bothnia, Baltic, and Kattegat-Skagerrak (HaV, 2016), which emphasize that environmentally harmful activities are restricted to areas with high ecological resistance and elasticity. However, as noted above, resilience is difficult to quantify and therefore biodiversity (typically in terms of species richness, but preferably in terms of functional diversity), and/or environmental heterogeneity (which provides multiple niches, and hence aids biodiversity) may be valuable proxies. Management or planning actions that serve to maintain or promote biodiversity and/or heterogeneity might include changes to the locations, sizes, or numbers of MPAs, changes to fishing restrictions, changes to shipping lanes, or creation of new habitat. For example, planning measures that are

likely to enhance resilience to climate change include minimizing negative impacts on biodiversity (e.g. moving shipping lanes to reduce disturbance to key predators such as porpoises), and promoting biodiversity through increased environmental heterogeneity (e.g. by creation of artificial reefs). A key measure that could be applied within the Symphony tool is to protect areas that meet multiple resilience criteria: this method has already been shown to be highly valuable in Australia (Davies et al., 2016; see “Relevant Examples” above), and deserves close consideration.

- iv) Planning actions to specifically protect climate refuges or ensure connectivity for climate hot-spots will require additional analysis of existing regional climate models in order to identify relevant locations/regions with abnormally low, or high, climate variation (see above). This is highly desirable but will require considerable investment, which is perhaps not likely in the short term. Nonetheless, measures to protect or enhance environmental heterogeneity (point iii above) are also likely to capture a component of climate-refuges, and hence such planning measures may serve more than one function.
- v) Ecological resilience is, in part, dependent on species-turnover: a newly introduced species may have environmental tolerances that allow it to fulfil the same functions as a “native” species threatened by climate change. Thus planning measures that limit the introduction of non-indigenous species (NIS) may not always be beneficial. On the other hand, key native species are likely to benefit from measures that limit the establishment of NIS, such as planning for biodiversity. Finding a balance between these conflicting pressures is not straightforward and available theory does not permit a clear recommendation.
- vi) Identification of substantial climate-driven shifts in the biogeochemistry of Swedish coastal waters and bottom sediments will help to estimate the future capacity of these waters to “receive” additional nutrient loading from coastal eutrophication or aquaculture. Available regional hydrographic models already provide some indications of how marine biogeochemistry will change under projected climates (Meier et al., 2012c). Additional resources to further analyse these models, and incorporate the results into marine spatial planning is desirable.

Bibliography

- Alsterberg C, Eklof JS, Gamfeldt L, Havenhand JN, Sundback K (2013) Consumers mediate the effects of experimental ocean acidification and warming on primary producers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**, 8603-8608.
- Andersson A, Meier HM, Ripszam M *et al.* (2015) Projected future climate change and Baltic Sea ecosystem management. *Ambio*, **44**, 345-356.
- Appelqvist C, Al-Hamdani ZK, Jonsson PR, Havenhand JN (2015) Climate Envelope Modeling and Dispersal Simulations Show Little Risk of Range Extension of the Shipworm, *Teredo navalis* (L.), in the Baltic Sea. *PloS one*, **10**, e0119217.
- Appelqvist C, Havenhand JN (2016) A phenological shift in the time of recruitment of the shipworm, *Teredo navalis* L., mirrors marine climate change. *Ecology and Evolution*. DOI:10.1002/ece3.2126.
- Assis J, Coelho NC, Lamy T, Valero M, Alberto F, Serrao EA (2016) Deep reefs are climatic refugia for genetic diversity of marine forests. *Journal of Biogeography*, **43**, 833-844.
- Ball IR, Possingham HP, Watts M (2009) Marxan and relatives: software for spatial conservation prioritisation. *Spatial conservation prioritisation: quantitative methods and computational tools*. Oxford University Press, Oxford, 185-195.
- Beaugrand G, Luczak C, Edwards M (2009) Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*, **15**, 1790-1803.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, **15**, 365-377.
- Berglund M, Jacobi MN, Jonsson PR (2012) Optimal selection of marine protected areas based on connectivity and habitat quality. *Ecological Modelling*, **240**, 105-112.
- Booy G, Hendriks RJJ, Smulders MJM, Van Groenendael JM, Vosman B (2000) Genetic diversity and the survival of populations. *Plant Biology*, **2**, 379-395.
- Burgess SC, Baskett ML, Grosberg RK, Morgan SG, Strathmann RR (2015) When is dispersal for dispersal? Unifying marine and terrestrial perspectives. *Biological Reviews*. DOI:10.1111/brv12198.

- Burrows MT, Schoeman DS, Richardson AJ *et al.* (2014) Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature*, **507**, 492-495.
- Campbell V, Murphy G, Romanuk TN (2011) Experimental design and the outcome and interpretation of diversity-stability relations. *Oikos*, **120**, 399-408.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A *et al.* (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59-67.
- Cochrane K, De Young C, Soto D, Bahri T (2009) Climate change implications for fisheries and aquaculture. FAO Fisheries and aquaculture technical paper, **530**, 212.
- Corell H, Moksnes P-O, Engqvist A, Döös K, Jonsson PR (2012) Depth distribution of larvae critically affects their dispersal and the efficiency of marine protected areas. *Marine Ecology Progress Series*, **467**, 29-46.
- Davies HN, Beckley LE, Kobryn HT, Lombard AT, Radford B, Heyward A (2016) Integrating climate change resilience features into the incremental refinement of an existing marine park. *PloS one*, **11**, e0161094.
- Day J, Dudley N, Hockings M, Holmes G, Laffoley DDA, Stolton S, Wells SM (2012) *Guidelines for applying the IUCN protected area management categories to marine protected areas*, IUCN.
- Diederich S, Nehls G, Beusekom JV, Reise K (2004) Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers? *Helgoland Marine Research*, **59**, 97-106.
- Doak DF, Bigger D, Harding E, Marvier M, O'malley R, Thomson D (1998) The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*, **151**, 264-276.
- Donner SD, Rickbeil GJ, Heron SF (2017) A new, high-resolution global mass coral bleaching database. *PloS one*, **12**, e0175490.
- Dormann CF, Schymanski SJ, Cabral J *et al.* (2012) Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*, **39**, 2119-2131.
- Doubleday ZA, Clarke SM, Li X *et al.* (2013) Assessing the risk of climate change to aquaculture: a case study from south-east Australia. *Aquaculture Environment Interactions*, **3**, 163-175.
- Elliott M, Borja A, Mcquatters-Gollop A *et al.* (2015) Force majeure: Will climate change affect our ability to attain Good Environmental Status for marine biodiversity? *Marine Pollution Bulletin*, **95**, 7-27.

- Eriander L, Infantes E, Olofsson M, Olsen JL, Moksnes PO (2016) Assessing methods for restoration of eelgrass (*Zostera marina* L.) in a cold temperate region. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **479**, 76-88.
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling CS (2004) Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 557-581.
- Frusher SD, Hobday AJ, Jennings SM *et al.* (2014) The short history of research in a marine climate change hotspot: from anecdote to adaptation in south-east Australia. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **24**, 593-611.
- Game ET, Watts ME, Wooldridge S, Possingham HP (2008) Planning for persistence in marine reserves: A question of catastrophic importance. *Ecological Applications*, **18**, 670-680.
- Gamfeldt L, Lefcheck JS, Byrnes JE, Cardinale BJ, Duffy JE, Griffin JN (2015) Marine biodiversity and ecosystem functioning: what's known and what's next? *Oikos*, **124**, 252-265.
- Gattuso J-P, Hansson L (2011) Ocean acidification: background and history. In: *Ocean acidification*. pp Page. Oxford, U.K., Oxford Univ. Press.
- Granberg, M. E., Gunnarsson, J. S., Hedman, J. E., Rosenberg, R., & Jonsson, P. (2008). Bioturbation-Driven Release of Organic Contaminants from Baltic Sea Sediments Mediated by the Invading Polychaete *Marenzelleria neglecta*. *Environmental Science & Technology*, **42**(4), 1058–1065.
- Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**, 427-433.
- Gunderson LH (2000) Ecological resilience—in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 425-439.
- Handisyde N, Ross L, Badjeck M, Allison E (2006) The effects of climate change on world aquaculture: a global perspective. *Aquaculture and Fish Genetics Research Programme*, Stirling Institute of Aquaculture. Final Technical Report, DFID, Stirling. 151pp.
- Haslob H, Clemmesen C, Schaber M *et al.* (2007) Invading *Mnemiopsis leidyi* as a potential threat to Baltic fish. *Marine Ecology Progress Series*, **349**, 303-306.
- HaV (2016) Havsplan - Bottenhavet, Havsplan – Östersjön, och Havsplan – Västerhavet, Statlig planering i territorialhav och ekonomisk zon. Hav och Vattenmyndigheten. 2016-12-01.
- Havenhand JN, Styan CA (2009) Reproduction and larvae / spore types. In: *Biofouling*. (eds Dürr S, Thomason JC) pp Page. London, Blackwell.

- Hellberg ME (2009) Gene flow and isolation among populations of marine animals. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **40**, 291-310.
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS (2008) Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology*, **22**, 534-543.
- Hiddink JG, Burrows MT, Molinos JG (2015) Temperature tracking by North Sea benthic invertebrates in response to climate change. *Global Change Biology*, **21**, 117-129.
- Hobday AJ, Peel GT (2014) Identification of global marine hotspots: sentinels for change and vanguards for adaptation action. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **24**, 415-425.
- Holopainen R, Lehtiniemi M, Meier HM, Albertsson J, Gorokhova E, Kotta J, Viitasalo M (2016) Impacts of changing climate on the non-indigenous invertebrates in the northern Baltic Sea by end of the twenty-first century. *Biological Invasions*, **18**, 3015-3032.
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415-427.
- IPCC (2014) Climate Change 2014: The Physical Science Basis. Summary for Policymakers. In: *WG1 AR5*. pp Page.
- Jacobi MN, Andre C, Doos K, Jonsson PR (2012) Identification of subpopulations from connectivity matrices. *Ecography*, **35**, 1004-1016.
- Jacobi MN, Jonsson PR (2011) Optimal networks of nature reserves can be found through eigenvalue perturbation theory of the connectivity matrix. *Ecological Applications*, **21**, 1861-1870.
- Jones KR, Watson JE, Possingham HP, Klein CJ (2016) Incorporating climate change into spatial conservation prioritisation: A review. *Biological Conservation*, **194**, 121-130.
- Jonsson PR, Kotta J, Andersson HC, Herkül K, Virtanen E, Nyström A, Johannesson K (submitted) High climate velocity and population fragmentation may constrain range shift of the key habitat former *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea.
- Kahru M, Elmgren R, Savchuk OP (2016) Changing seasonality of the Baltic Sea. *Biogeosciences Discussions*, **13**, 1009-1018.
- Katsanevakis S, Wallentinus I, Zenetos A *et al.* (2014) Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquatic Invasions*, **9**, 391-423.

- Kearney M, Porter W (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, **12**, 334-350.
- Keppel G, Mokany K, Wardell-Johnson GW, Phillips BL, Welbergen JA, Reside AE (2015) The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **13**, 106-112.
- Keppel G, Van Niel KP, Wardell-Johnson GW *et al.* (2012) Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 393-404.
- Kettenring KM, Mercer KL, Reinhardt Adams C, Hines J, Wilsey B (2014) Application of genetic diversity-ecosystem function research to ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 339-348.
- Kritzer JP, Sale PF (2004) Metapopulation ecology in the sea: from Levins' model to marine ecology and fisheries science. *Fish and Fisheries*, **5**, 131-140.
- Laugen A, Hollander J, Obst M, Strand Å (2015) The Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) invasion in Scandinavian coastal waters in a changing climate: impact on local ecosystem services. In: *Biological Invasions in Aquatic and Terrestrial Systems: Biogeography, Ecological Impacts, Predictions and Management*. (ed Canning C) pp, Versita.
- Lefcheck JS, Byrnes JE, Isbell F *et al.* (2015) Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, **6**.
- Leidenberger S, De Giovanni R, Kulawik R, Williams AR, Bourlat SJ (2015) Mapping present and future potential distribution patterns for a meso-grazer guild in the Baltic Sea. *Journal of Biogeography*, **42**, 241-254.
- Levy JS, Ban NC (2013) A method for incorporating climate change modelling into marine conservation planning: An Indo-west Pacific example. *Marine Policy*, **38**, 16-24.
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD (2009) The velocity of climate change. *Nature*, **462**, 1052-1055.
- Loreau M, Mazancourt C (2013) Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, **16**, 106-115.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P (2002) *Biodiversity and Ecosystem Functioning, synthesis and perspectives.*, Oxford, UK, OUP.
- Lourenco CR, Zardi GI, Mcquaid CD, Serrao EA, Pearson GA, Jacinto R, Nicastro KR (2016) Upwelling areas as climate change refugia for the

- distribution and genetic diversity of a marine macroalga. *Journal of Biogeography*, **43**, 1595-1607.
- Maggs CA, Castilho R, Foltz D *et al.* (2008) Evaluating signatures of glacial refugia for North Atlantic benthic marine taxa. *Ecology*, **89**, S108-122.
- Manno C, Bednaršek N, Tarling GA *et al.* (2017) Shelled pteropods in peril: Assessing vulnerability in a high CO₂ ocean. *Earth-Science Reviews*, **169**, 132-145.
- Meier H, Hordoir R, Andersson H *et al.* (2012a) Modeling the combined impact of changing climate and changing nutrient loads on the Baltic Sea environment in an ensemble of transient simulations for 1961–2099. *Climate Dynamics*, **39**, 2421-2441.
- Meier HEM, Andersson HC, Arheimer B *et al.* (2012b) Comparing reconstructed past variations and future projections of the Baltic Sea ecosystem-first results from multi-model ensemble simulations. *Environmental Research Letters*, **7**. e034005.
- Meier HEM, Eilola K (2011) Future projections of ecological patterns in the Baltic Sea. pp, Norrköping, Sweden, SMHI.
- Meier HEM, Müller-Karulis B, Andersson HC *et al.* (2012c) Impact of Climate Change on Ecological Quality Indicators and Biogeochemical Fluxes in the Baltic Sea: A Multi-Model Ensemble Study. *Ambio*, **41**, 558-573.
- Meier HM, Andersson HC, Arheimer B *et al.* (2014) Ensemble modeling of the Baltic Sea ecosystem to provide scenarios for management. *Ambio*, **43**, 37-48.
- Meier M (2015) Projected Change – Marine Physics. In: *Second Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin*. (ed Team TBIA) pp. Heidelberg, Springer.
- Merow C, Smith MJ, Edwards TC *et al.* (2014) What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography*, **37**, 1267-1281.
- Miller AW, Ruiz GM (2014) Arctic shipping and marine invaders. *Nature Climate Change*, **4**, 413-416.
- Moksnes P-O, Jonsson P, Nilsson Jacobi M, Vikström K (2014) Larval connectivity and ecological coherence of marine protected areas (MPAs) in the Kattegat-Skagerrak region. *Hav och Vatten Report* 2016:9.
- Molinos JG, Halpern BS, Schoeman DS *et al.* (2016) Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nature Climate Change*, **6**, DOI:10.1038/nclimate2769.

- Moritz C, Agudo R (2013) The future of species under climate change: resilience or decline? *Science*, **341**, 504-508.
- Mumby PJ, Elliott IA, Eakin CM *et al.* (2011) Reserve design for uncertain responses of coral reefs to climate change. *Ecology Letters*, **14**, 132-140.
- Nafday, A. M. (2009). Strategies for managing the consequences of black swan events. *Leadership and Management in Engineering*. **9**, 191-197
- Neumann T (2010) Climate-change effects on the Baltic Sea ecosystem: A model study. *Journal of Marine Systems*, **81**, 213-224.
- Niiranen S, Yletyinen J, Tomczak MT *et al.* (2013) Combined effects of global climate change and regional ecosystem drivers on an exploited marine food web. *Global Change Biology*, **19**, 3327-3342.
- Oliver TH, Heard MS, Isaac NJ *et al.* (2015) Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 673-684.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361-371.
- Pech GT, Araújo MB, Bell JD *et al.* (2017) Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, **355**, eaai9214.
- Pereira HM, Leadley PW, Proença V *et al.* (2010) Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, **330**, 1496-1501.
- Pereira HM, Navarro LM, Martins IS (2012) Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. In: *Annual Review of Environment and Resources*, Vol 37. (eds Gadgil A, Liverman DM) pp. Palo Alto, Annual Reviews.
- Petit RJ, Hu FS, Dick CW (2008) Forests of the past: a window to future changes. *Science*, **320**, 1450-1452.
- Pinsky ML, Fogarty M (2012) Lagged social-ecological responses to climate and range shifts in fisheries. *Climatic Change*, **115**, 883-891.
- Pinsky ML, Palumbi SR (2014) Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. *Molecular Ecology*, **23**, 29-39.
- Pinsky ML, Worm B, Fogarty MJ, Sarmiento JL, Levin SA (2013) Marine Taxa Track Local Climate Velocities. *Science*, **341**, 1239-1242.
- Poloczanska ES, Burrows MT, Brown CJ *et al.* (2016) Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science*, **3**, 62.

- Quay, R. (2010). Anticipatory Governance. *Journal of the American Planning Association*, 76(4), 496–511.
- Queirós AM, Huebert KB, Keyl F *et al.* (2016) Solutions for ecosystem-level protection of ocean systems under climate change. *Global Change Biology*, **22**, 3927-3936.
- Robinson LM, Elith J, Hobday AJ, Pearson RG, Kendall BE, Possingham HP, Richardson AJ (2011) Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 789-802.
- Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*, Cambridge University Press.
- Scheffer M, Carpenter SR, Dakos V, Van Nes EH (2015) Generic indicators of ecological resilience: inferring the chance of a critical transition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **46**, 145-167.
- Schiffers K, Bourne EC, Lavergne S, Thuiller W, Travis MJJ (2013) Limited evolutionary rescue of locally adapted populations facing climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **368**.
- Schmidtko S, Stramma L, Visbeck M (2017) Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature*, **542**, 335-339.
- SMHI (2017) RCO - Rossby Centre Ocean Model.
<https://www.smhi.se/forskning/forskningsomraden/klimatforskning/rcao-1.406>.
- Smith LC, Stephenson SR (2013) New Trans-Arctic shipping routes navigable by midcentury. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, E1191-E1195.
- Smith TB, Gyory J, Brandt ME, Miller WJ, Jossart J, Nemeth RS (2016) Caribbean mesophotic coral ecosystems are unlikely climate change refugia. *Global Change Biology*, **22**, 2756-2765.
- Stortini CH, Chabot D, Shackell NL (2017) Marine species in ambient low-oxygen regions subject to double jeopardy impacts of climate change. *Global Change Biology*, **23**, 2284-2296.
- Sunday JM, Fabricius KE, Kroeker KJ *et al.* (2017) Ocean acidification can mediate biodiversity shifts by changing biogenic habitat. *Nature Climate Change*, **7**, 81-85.
- Sundqvist L, Harkonen T, Svensson CJ, Harding KC (2012) Linking Climate Trends to Population Dynamics in the Baltic Ringed Seal: Impacts of Historical and Future Winter Temperatures. *Ambio*, **41**, 865-872.

- Takolander A, Cabeza M, Leskinen E (2017) Climate change can cause complex responses in Baltic Sea macroalgae: A systematic review. *Journal of Sea Research*, **123**, 16-29.
- Thorson G (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, **25**, 1-45.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**, 1300-1302.
- Tilman D, Lehman CL, Bristow CE (1998) Diversity-Stability Relationships: Statistical Inevitability or Ecological Consequence? *The American Naturalist*, **151**, 277-282.
- Treml EA, Roberts JJ, Chao Y, Halpin PN, Possingham HP, Riginos C (2012) Reproductive Output and Duration of the Pelagic Larval Stage Determine Seascape-Wide Connectivity of Marine Populations. *Integrative and Comparative Biology*, **52**, 525-537.
- Tsutsumi H (1995) Impact of fish net pen culture on the benthic environment of a cove in south Japan. *Estuaries and Coasts*, **18**, 108-115.
- Vinebrooke RD, Cottingham KL, Norberg J, Scheffer M, Dodson SI, Maberly SC, Sommer U (2004) Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *Oikos*, **104**, 451-457.
- Vuorinen I, Hänninen J, Rajasilta M *et al.* (2015) Scenario simulations of future salinity and ecological consequences in the Baltic Sea and adjacent North Sea areas—implications for environmental monitoring. *Ecological indicators*, **50**, 196-205.
- Walker B, Holling CS, Carpenter SR, Kinzig A (2004) Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology & Society*, **9**, 5.
- Wernberg T, Russell BD, Moore PJ *et al.* (2011) Impacts of climate change in a global hotspot for temperate marine biodiversity and ocean warming. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **400**, 7-16.
- Williamson M (2006) Explaining and predicting the success of invading species at different stages of invasion. *Biological Invasions*, **8**, 1561-1568.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N *et al.* (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, **314**, 787-790.
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 1463-1468.

Yokoyama H (2002) Impact of fish and pearl farming on the benthic environments in Gokasho Bay: evaluation from seasonal fluctuations of the macrobenthos. Fisheries science, **68**, 258-268.

An Assessment of the Theoretical Basis, and Practical Options, for Incorporating the Effects of Projected Climate Change in Marine Spatial Planning of Swedish Waters

Effects of Projected Climate Change in Marina Spatial Planning och Swedish Waters

ISBN 978-91-87967-75-7

Havs- och vattenmyndigheten
Postadress: Box 11 930, 404 39 Göteborg
Besök: Gullbergs Strandgata 15, 41104 Göteborg

Havs
och Vatten
myndigheten

Tel: 010-698 60 00
www.havochvatten.se