



Aqua reports 2019:15

# **Ekologisk konnektivitet i svenska kust- och havsområden**

- en kunskapssammanställning

Charlotte Berkström, Lovisa Wennerström, Ulf Bergström



Sveriges lantbruksuniversitet  
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser

**Havs  
och Vatten  
myndigheten**

## Ekologisk konnektivitet i svenska kust- och havsområden

- en kunskapssammanställning

Charlotte Berkström<sup>1</sup>, Lovisa Wennerström<sup>1</sup>, Ulf Bergström<sup>1</sup>

<sup>1</sup>**Sveriges lantbruksuniversitet**, Institutionen för akvatiska resurser,  
Kustlaboratoriet, Skolgatan 6, 742 42 Öregrund

Oktober 2019

Aqua reports 2019:15  
ISBN: 978-91-576-9687-8 (elektronisk version)

E-post till ansvarig författare:  
[charlotte.berkstrom@slu.se](mailto:charlotte.berkstrom@slu.se)

Rapportens innehåll har granskats av:

Leonard Sandin, **Sveriges lantbruksuniversitet**, Institutionen för akvatiska resurser

Vid citering uppge: Berkström, C., Wennerström, L., Bergström, U. (2019).  
Ekologisk konnektivitet i svenska kust- och havsområden - en kunskapssammanställning.  
Aqua reports 2019:15. **Sveriges lantbruksuniversitet**, Institutionen för akvatiska resurser,  
Öregrund Drottningholm Lysekil. 65.

Nyckelord: konnektivitet, migration, spridning, länkar, skyddade områden,  
marina skyddade områden, ekologisk koherens.

Rapporten kan laddas ned från:  
<http://pub.epsilon.slu.se/>

Chefredaktör:  
Noél Holmgren, prefekt, Institutionen för akvatiska resurser,  
**Sveriges lantbruksuniversitet**, Lysekil.

Finansiär:  
Havs- och vattenmyndigheten

Framsida: Vanlig sjöstjärna. Foto: Ulf Bergström.  
Baksida: Sill. Foto: Ulf Bergström.

## Sammanfattning

Det finns ett behov av att undersöka hur väl sammanlänkat nätverket av skyddade områden i svenska kust- och havsområden är med avseende på olika organismers möjlighet att sprida sig mellan områdena via larvspridning och/eller aktiv migration. För att skapa en grund för detta arbete görs i denna rapport en sammanställning av olika organismers migrations- och larvspridningsavstånd samt populationsutbredningar. Sammanställningen innehåller information om typiska migrationsavstånd (eng. home range sizes) för adulterna och avstånd för ägg-, frö-, spor- och larvspridning på artnivå för följande organismgrupper; 1) makrofyter (både alger och fröväxter), 2) evertebrater, och 3) fiskar, i den mån information finns tillgänglig för Östersjön och Västerhavet. Även en sammanställning av genetiska studier av populationsstorlekar och utbredning ingår. Hot som kan påverka den ekologiska konnektiviteten beskrivs, då en begränsad spridning mellan skyddade områden kan minska populationers motståndskraft mot miljöförändringar. I tillägg till detta sammanfattas befintliga studier av ekologisk funktionalitet (koherens) hos nätverket av skyddade områden i Sveriges havsmiljöer, och utgående från denna genomgång ges förslag på kompletterande studier.

Graden av konnektivitet varierar mellan arter och miljöförhållanden. Makrofyters frön och sporer sprider sig normalt sett mycket korta avstånd (<10 m), men det finns även mekanismer för långväga spridning. Evertebrater och fiskar har ett brett spann av spridningsförmågor, med både stationära och mobila arter, där arterna kan sprida sig både med pelagiska larver och migrerande adulterna (1-1000 km). Miljöfaktorer som salthalt, temperatur och strömmar har en stor påverkan på spridning, och kan påverkas av klimatförändringar. Kunskapen om hur långt organismer sprider sig, både genom aktiv migration och passiv larvspridning, är generellt sett begränsad. Det är framförallt hos kommersiellt viktiga arter av fisk som man gjort märkningsstudier och kunnat få ett mått på hur långt dessa arter aktivt vandrar. För icke-kommersiella arter, både evertebrater och fiskar, saknas information om spridningsavstånd, även om det ofta kan vara fråga om arter som är viktiga för ekosystemens funktion. Sammanlagt finns 14 studier som på något sätt utvärderat ekologisk koherens av skyddade områden i svenska kust- och havsområden, 10 i Östersjön och 4 i Västerhavet och de flesta studierna fann att nätverket av skyddade områden inte var ekologiskt funktionellt.

Sammanfattningsvis, finns behov av att undersöka spridningsmönster hos enskilda arter, särskilt evertebrater och fiskar som inte har ett kommersiellt värde. Det finns även ett behov av artutbredningskartor, som kan användas för att göra rumsligt högupplösta analyser av konnektivitet, både genom larvspridningsmodeller och genom analyser av aktiv migration. De senaste åren har det gjorts omfattande studier av larvspridning på en övergripande nivå för både Västerhavet och Östersjön som helhet. För arter som främst sprider sig genom aktiv migration, dvs. främst kustlevande evertebrater och fiskar, finns ett behov av att göra motsvarande analyser för både väst- och ostkusten.

*Nyckelord:* konnektivitet, migration, spridning, länkar, skyddade områden, marina skyddade områden, ekologisk koherens

## **Abstract**

There is a growing need to evaluate the ecological coherence of the Swedish MPA network based on active migration and passive dispersal by a range of species. In the following report we therefore review ecological connectivity in Swedish waters and present available information on species specific dispersal and migration distances. Studies on genetic connectivity are also summarised. Summary information on 1) macrophytes (algae and plants), 2) invertebrates, and 3) fishes are included. Threats to ecological connectivity are also described since they may limit dispersal between MPAs and lower the resilience to environmental change. Additionally, a review on studies evaluating the ecological coherence of MPAs and/or MPA networks in Sweden is done and suggestions for future evaluations are presented.

Connectivity differs between species and environmental conditions. Macrophytes generally disperse only short distances by seeds and spores (<10 m), although other means of long-distance dispersal exist. Invertebrates and fishes cover a wider range of movement patterns, including active migration and dispersal by planktonic larvae (1-1000 km). Environmental variables such as salinity, temperature and currents influence dispersal and are likely to be altered in the light of climate change. Knowledge on how far organisms disperse actively or passively is largely limited to commercially important species, while information on other invertebrate and small fish species is scarce. Fourteen studies in total have evaluated the ecological coherence of MPAs in Swedish waters, 10 in the Baltic Sea and 4 on the Swedish west coast. Most studies found that the MPA network is non-coherent. In summary, more information on dispersal and migrations by individual species is needed, particularly on non-commercial invertebrate and fish species. There is also a need for accurate species distribution maps that can be used to perform high-resolution spatial analyses on connectivity, both on larval dispersal and active migration. Recently, general studies on larval dispersal were done in both the Baltic Sea and along the Swedish west coast. Similar studies on coastal species that mainly disperse by active migrations would be highly valuable.

*Keywords:* connectivity, migration, dispersal, mobile links, marine protected areas (MPAs), ecological coherence

## Förord

Projektet ökar vår kunskap om ekologiska länkar i Sveriges havslandskap och bidrar till en förbättrad förvaltning av arter och livsmiljöer. Resultaten utgör en viktig grund för att kunna utvärdera de befintliga nätverken av skyddade områden och bidra till att nå etappmålet om ett ekologiskt representativt och väl sammanhängande funktionellt nätverk av skyddade områden, samt fungera som ett grundunderlag för den gröna infrastrukturen i havet, vattendirektivet (kvalitetsfaktor konnektivitet) och havsmiljödirektivet. Resultaten utgör även ett viktigt kunskapsunderlag för att upprätthålla ett långsiktigt hållbart fiske i Östersjön. Projektet bidrar därmed till uppfyllandet av Havs- och vattenmyndighetens strategiska plan 2018-2020 med vision, mål och strategier för God miljö i sjöar, vattendrag och kustvatten, God miljö i havet, Ett långsiktigt hållbart fiske samt Den kompetenta myndigheten. Projektet relaterar också till miljömålet Hav i balans samt levande kust och skärgård.

# Innehållsförteckning

<b>Ordlista</b>	<b>7</b>
<b>1 Inledning</b>	<b>9</b>
1.1 Syfte	10
<b>2 Metoder</b>	<b>11</b>
<b>3 Ekologisk konnektivitet i svenska vatten</b>	<b>13</b>
<b>4 Aktiva migrationer och passiv spridning</b>	<b>18</b>
<b>5 Genetisk konnektivitet</b>	<b>22</b>
<b>6 Olika spridningsmönster ställer olika krav på nätverken av skyddade områden</b>	<b>26</b>
<b>7 Påverkan av klimatförändringar och annan mänsklig störning på ekologisk konnektivitet</b>	<b>29</b>
<b>8 Utformningen av motståndskraftiga nätverk av skyddade områden</b>	<b>32</b>
<b>9 Ekologisk koherens av skyddade områden i svenska vatten</b>	<b>35</b>
<b>10 Befintlig kunskap samt kunskapsbehov gällande ekologisk konnektivitet i svenska vatten</b>	<b>43</b>
<b>Referenslista</b>	<b>47</b>
<b>Tack</b>	<b>54</b>
<b>Bilaga 1</b>	<b>55</b>





## Ordlista

Allel – variant av gen/DNA-fragment

Anadrom – art som leker i sött vatten, men lever i salt

Bentiska organismer – organismer som lever på botten

Endemisk art – finns bara inom det specifika området och ingen annanstans

Evertebrater – ryggradslösa djur

Haloklin – en skarp horisontell gräns mellan vattenmassor av olika salthalt

Hemområde – eng. home range, ett område vilket en organism rör sig inom

Otolitkemi – studerar den kemiska sammansättningen av fiskars hörselstenar

Katadrom – leker i salt, lever i sött

Klimatrefugier – områden där effekten av klimatförändringen är liten i förhållande till omgivande livsmiljö

Makrofauna – djur som är minst 0.5 mm stora

Makrofyter – vattenlevande fröväxter och storvuxna alger

MPA – eng. Marine Protected Area, marint skyddat område

Språngskikt – en skarp horisontell gräns mellan olika vattenmassor pga. temperatur och/eller salthalt



# 1 Inledning

Havs- och vattenmyndigheten arbetar med genomförandet av en handlingsplan för marint områdesskydd som är utformad för att nå artikel 11 i Aichimålen om 10 % skydd i våra havsmiljöer till 2020. Detta mål, att skydda 10 % av Sveriges havsyta, uppfylldes 2017. Dock uppfylls inte de mål som ingår i de svenska miljömålen och EU:s miljödirektiv om att bevara biologisk mångfald och intakta ekosystem till fullo. Det räcker inte att titta på hur stor yta det marina skyddet uppgår till utan skyddet ska också vara ekologisk representativt och bestå av ett väl sammanhängande funktionellt nätverk av skyddade områden (ekologiskt koherent nätverk) där organismer har möjlighet att sprida sig mellan de skyddade områdena och därmed upprätthålla livskraftiga populationer. För att uppfylla villkoret om att vara väl sammanhängande ska skyddade områden vara integrerade med det övriga havslandskapet med hjälp av korridorer och ekologiska nätverk för att möjliggöra konnektivitet, och därmed öka populationernas motståndskraft mot miljöförändringar. Ekologisk konnektivitet definieras enligt Naturvårdsverket som ”bindning och fungerande processer mellan områden spridda i landskapet. God ekologisk konnektivitet innebär att områden har ett fungerande utbyte, till exempel så att individer av olika arter kan förflytta sig mellan områdena” (Naturvårdsverket, 2013).

Kunskapsläget vad gäller konnektivitet och arters spridningsbiologi är bristfällig och det finns därför en risk att fel områden prioriteras i arbetet med att utvidga och förstärka nätverket av skyddade marina områden. När Havs- och vattenmyndigheten frågade länsstyrelserna vad de tycker hindrar arbetet med marint områdesskydd, hamnade kunskapsbrist långt upp på listan. Förbättrad kunskap om konnektivitet identifierades också som en viktig åtgärd för att stärka det marina områdesskyddet under arbetet med en handlingsplan för att nå etappmålet (och Aichi) till 2020. Denna handlingsplan fick Havs- och vattenmyndigheten i uppdrag av regeringen att ta fram och för att genomföra handlingsplanen tilldelades utökade medel och resurser inom satsningen ”Rent Hav”. Havs- och vattenmyndigheten har som en del av

Rent Hav därför satsat på att stärka kunskapen om konnektivitet och nätverkets koherens. Utökad kunskap om arters spridningsbiologi kan även fungera som underlag för åtgärdsprogrammet inom Havsmiljödirektivet för att nå god miljöstatus, för bevarandeåtgärder inom Art- och habitatdirektivet samt för att stärka den gröna infrastrukturen i havet. Kunskapen kan även tillämpas i utvecklingen av en ekosystembaserad fiskförvaltning för att bättre förstå hur fiskbestånd nyttjar olika delar av havslandskapet och hur de är beroende av fungerande spridningsvägar för att upprätthålla livskraftiga populationer.

## 1.1 Syfte

Syftet med denna rapport är att sammanfatta kunskapsläget gällande ekologisk konnektivitet i Sveriges havsmiljöer, samt identifiera kunskapsluckor för fortsatt arbete. Denna kunskap behövs för att kunna utvärdera och utveckla den ekologiska koherensen hos nätverket av marina skyddade områden. Studier som testar ekologisk koherens av det befintliga nätverket av skyddade områden i Östersjön och västerhavet sammanfattas och förslag ges på ytterligare utvärderingar för att täcka de kunskapsluckor som återstår. Frågan är av stor betydelse för förvaltningen av marina ekosystem och resurser i svenska kust- och havsområden.

## 2 Metoder

För att hitta information om ekologisk konnektivitet i svenska kust- och havsområden samt studier där ekologisk koherens av skyddade områden har utvärderats, gjordes sökningar i sökmotorn Web of Science med en kombination av de engelska orden: *connectivity, dispersal, home range, fish migrations, nursery, spawning, tagging, ecological coherence*. Relevanta hemsidor och databaser genomfördes också för att hitta rapporter eller annan grå litteratur med både engelska och svenska sökord (Bilaga 1). Forskare med kunskap om konnektivitet eller enskilda arter kontaktades också för att göra sökningen så komplett som möjligt.

En databas sammanställdes för arter där kunskap finns tillgängligt gällande spridningsavstånd i form av:

- (1) aktiva migrationer (eng. home range, sv. hemområde),
- (2) passiv spridning av ägg, larver eller sporer och/eller
- (3) populationsutbredning från genetiska studier.

I fall där det fanns kartor över spridning, men där spridningsavstånd inte angivits i texten mättes ungefärliga maxavstånd för larvspridning i kartmotorn Google Earth. Detta gäller fiskarterna torsk, skrubbskädda och piggvar, och baseras på modeller och kartor från Hinrichsen et al. (2017b) och Florin et al. (2013).

För att söka efter litteratur om genetisk konnektivitet användes söksträngarna ”genetic\* AND (differen\* OR structure OR divergen\*) AND (Baltic Sea OR Sweden). I studierna identifierades mått på konnektivitet, migrationsavstånd eller populationsutbredning. Där författarna till studien angav en sträcka över vilken migration eller genflöde förekommer eller en sträcka där populationer signifikant skiljer sig åt angavs denna sträcka som ett mått på övre gräns på populationsutbredning. I de fall då populationsutbredning eller differentiering mellan populationer beskrevs i figur-

eller tabellform mättes ungefärliga avstånd på populationsutbredningen i Google Earth.

I databasen sammanfattas artvis information av relevans för ekologisk konnektivitet och resultaten är sammanfattade i kap 4 och 5. Följande aspekter av arternas ekologi och spridningsbiologi ingår:

- *Utbredning* – Havsområde där arten förekommer och kan reproducera sig. Kategorier: Bottniska viken, Östersjön, Västerhavet
- *Zon* – Huvudsaklig miljö som arten nyttjar. Kategorier: kustnära/littoral, bentisk (>20 m djup), pelagisk - utsjö
- *Lektyp* – Huvudsakligt lekhabitat. Kategorier: bentisk lek, pelagisk lek
- *Adult rörelsemönster* – Spridningsavstånd för aktiv migration under vuxna livsstadiet. Anges som max- och minimumavstånd
- *Ägg/Larv/frö/fragmentspridning* – Spridningsavstånd för passiv spridning av tidiga livsstadier. Anges i m och km
- *Populationsutbredning* – Populationers geografiska utbredning baserat på genetiska studier
- *Lekvandring* – Beskrivning av vandringar i samband med lek
- *Säsongsvandring* – Huvudsakliga lek- och födovandringar under säsongen
- *Habitatanvändning* – Artens livsmiljö under olika livsstadier (adult, juvenilt, lek)
- *Lekdjup*. Djup där artens lek sker
- *Typ av studie* – Metodik som använts för att mäta konnektivitet. Kategorier: märkning, stabila isotoper, modellering, genetik

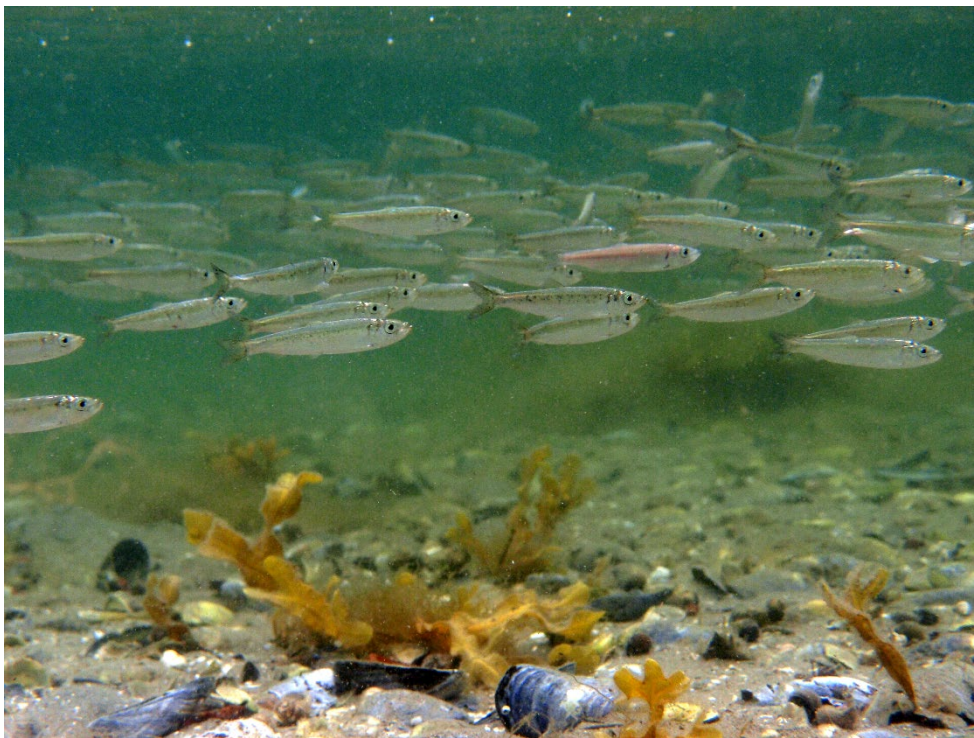
I tillägg till ovanstående sammanställdes studier som utvärderat den ekologiska konnektiviteten eller koherensen av skyddade områden i Östersjön och Västerhavet. Dessa beskrivs och sammanfattas i kapitel 8 tillsammans med en tabell som anger om dessa visade på ekologisk koherens eller ej.

### 3 Ekologisk konnektivitet i svenska kust- och havsområden

Konnektivitet hos vattenlevande organismer kan ske antingen aktivt via adulta och juvenila migrationer eller passivt via spridning med havsströmmar av ägg, larver, sporer, frön och fragment. Makrofyter (alger och fröväxter) och evertebrater (rygg-radslösa djur) kan även spridas genom att fästa sig på, eller hålla fast i, flytande föremål (Källström et al. 2008). Många fiskar och evertebrater har pelagiska larvstadier och kan tillbringa flera veckor i den fria vattenmassan (pelagialen) och därmed spridas långa sträckor, tio- till hundratals kilometer (Kinlan & Gaines 2003). Pelagisk spridning är vanligare bland marina arter än sötvattensarter och är därför mer utbredd på västkusten än i Östersjön. Ungefär 70 % av marina evertebrater sprids med pelagiska larver (Thorson 1950). Även en stor andel av marina fiskar sprids på samma sätt. Många arter som är av marint ursprung i Östersjön, exempelvis torsk, skarpsill och plattfiskar, leker i den fria vattenmassan och har larver som kan sprida sig långt med havets strömmar. Arter med ursprung i sötvatten, å andra sidan, tenderar att leka närmare kusten och lägger ofta ägg på grunda, varma vegetationsbottnar där äggen ligger kvar tills de kläcks. Ofta är dessa arter relativt stationära som adulter och håller sig i kustnära områden till skillnad från de marina arterna som tenderar att simma och sprida sig över större områden. En anledning till att vissa arter saknar larvspridning är att de svenska havsområdena karakteriseras av starka gradienter i miljöfaktorer som temperatur och salthalt, och att många arter är starkt beroende av specifika miljöbetingelser under de tidiga livsstadierna för sin överlevnad (Aro 2002).

Makrofyter, det vill säga alger och fröväxter, har en ännu mer begränsad spridning då deras sporer och frön (från sexuell förökning) ofta är tunga och sjunker till botten inom några meter från själva moderplantan. Ibland kan dock delar av algen gå av och flyta som fragment långa sträckor innan de hamnar i en gynnsam miljö där de kan fästa sig vid underlaget (Tatarenkov et al. 2005). Detta är ett sätt för alger att

föröka sig på asexuell väg och spridas längre sträckor. Även lösdrivande former av alger, exempelvis blåstång, kan vara livskraftiga och föröka sig, och därmed stå för långdistansspridning (Rothäusler et al. 2015). Drivande (flytande) blomskott av ålgräs med frön i har även visat sig kunna spridas långa sträckor (>100 km) i Västerhavet (Jahnke et al. 2018). Fröskott släpper naturligt från botten när de blir äldre och kan flyta i en månad medan fröna mognar. Denna typ av spridning är dock mindre vanlig i Östersjön där ålgräset blommar mer sällan. Man har även funnit att makrofyter kan sprida sig längre sträckor genom att lifta med fisk (Boedeltje et al. 2015) eller genom att lifta med fågel som ätit fisk (Leeuwen et al. 2017). Man har bl.a. hittat att frön från ett antal makrofyter fortfarande är intakta i avföring från karpfisk som ätit makrofyter och skarv som ätit herbivor fisk.



Figur 1. Sill är en art som nyttjar grunda kustnära områden som lek- och uppväxtområden, för att när den blir större vandra ut till födosöksområden i utsjön.

Många arter, framförallt större fiskar, migrerar på säsongsbasis mellan födo-, lek- och uppväxtområden. Lekområden- och uppväxtområden är ofta kustnära och nyttjas främst under sommarhalvåret (Tabell 1). Seitz et al. (2014) fann att hela 44 % av alla kommersiellt nyttjade arter som ingår i Internationella Havsforskningsrådets bedömningar av beståndsstatus, använder grunda kustområden som antingen födo-,



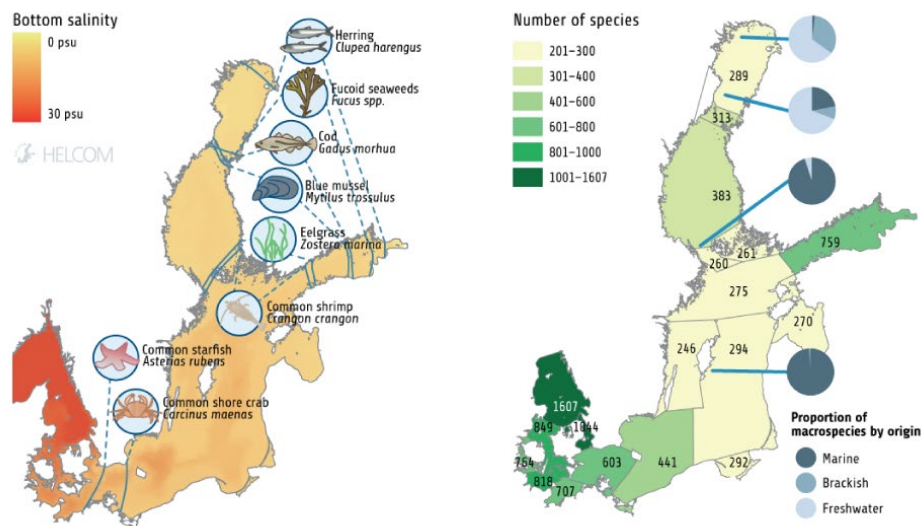
lek- eller uppväxtområden och att dessa bestånd utgör 77 % av de totala fisklandningarna från det kommersiella fisket. Många juvenila fiskar växer upp i dessa grunda kustområden, för att när de blivit större vandra ut i djupare vatten och slå följe med adulta fiskar av samma art. När olika livsstadier nyttjar olika habitat talar man om ontogenetiska skiften av habitat och ontogenetiska migrationer när förflyttningen mellan habitat sker i takt med att fisken blir större och äldre.

En del arter migrerar även till sötvatten från salt- eller brackvatten i samband med leken (anadroma arter) och vissa kan simma flera hundra km från södra Östersjön till älvar i norra Bottenviken för att leka. Detta gäller framförallt lax och öring som födosöker som vuxna individer i delar av Östersjön och återvänder efter några år för att leka i älvarna där de kläckts. De flesta fiskarter av sötvattensursprung i Östersjön såsom gädda, abborre och olika karpfiskar, leker främst i kustnära brackvatten, men vissa bestånd är anadroma och simmar upp i vattendrag för att leka (Tibblin et al. 2012, Larsson et al. 2015). Det mest extrema exemplet på lekvandringar hittar man hos ålen, som lever stora delar av sitt liv i sötvatten för att sedan vandra hela vägen till Sargassohavet för att leka, en vandring på flera tusen kilometer.

Miljövariabler som temperatur och salthalt påverkar när migrationerna sker och hur långt en organism kan spridas. Organismer söker sig till områden med optimala förhållanden för lek och födointag och förflyttar sig då ofta på säsongsbasis (Aro 1989, Candolin & Voigt 2003, Tibblin et al. 2016). Många fiskar migrerar därför till grunda kustområden under våren för att leka och födosöka, då dessa områden är gynnsamma för ägg- och larvutveckling, som ofta är beroende av högre temperaturer än de vuxna livsstadierna, samt förser både larver, juveniler och adulter med mat. När temperaturerna i ytvattnet sjunker framåt hösten/vintern migrerar många fiskar ut till djupare vatten där temperaturerna är stabilare, trots att det finns begränsat med mat.

Förändringar i temperatur och salthalt fungerar som barriärer för spridning och migrationer, då stressen av att utsättas för icke optimala salthalter eller temperaturer (för låga eller höga) stoppar organismer från att simma/spridas vidare. Detta är särskilt påtagligt i övergångszonen mellan Nordsjön och Östersjön där salthalt, djup och strömmar förändras kraftigt över korta avstånd från marina förhållanden (salthalt på 35 ‰) till brackvatten (salthalt på 10 ‰) (Ulrich et al. 2017). Denna saltgradient fortsätter sedan genom hela Östersjön och slutar med nära 0 ‰ i norra Bottenviken. Hur denna gradient begränsar organismers utbredning syns även i genetiska studier på t.ex. torsk (Nielsen et al. 2003), piggvar (Nielsen et al. 2004), sill (Jørgensen et al. 2005), skarpsill (Limborg et al. 2009), abborre (Olsson et al. 2011) och sik (Olsson et al. 2012b) där populationer skiljer sig åt mellan områden med

olika salthalt. Man har även nyligen upptäckt att skrubbskäddan i själva verket består av två olika arter, den europeiska skrubbskäddan *Platichthys flesus* och en helt nybeskriven art, Östersjöskrubbskäddan *Platichthys solemdali*, där utbredning och lek skiljer sig åt. Den europeiska skrubbskäddan leker i djupa syrerika och salta bottenar medan Östersjöskrubbskäddan leker i grunda kustområden och har utvecklats till en egen art i Östersjöns brackvattenmiljö (Nissling et al. 2015, Momigliano et al. 2018). Även äggen skiljer sig åt mellan arterna med olika storlek och flytkraft anpassat till salthalt (Nissling et al. 2017). Den europeiska skrubbskäddan finns främst i de södra delarna av Östersjön och längs västkusten ut mot Nordsjön, medan Östersjöskrubbskäddan har en mer begränsad utbredning från Öland upp till Ålands skärgård (Momigliano et al. 2018). Smaltång är ett annat exempel på en endemisk art som är specifikt anpassad för brackvattenmiljön. Till skillnad från sin nära släkting blåstång, som främst förökar sig sexuellt, sprider sig smaltång främst som fragment och dess utbredning norrut i Bottenhavet utgörs av en enda jätteklon (Bergström et al. 2005, Tatarenkov et al. 2005).



Figur 2. Förändring av salthalt från Västerhavet genom Östersjön samt utbredningsgränser för vissa marina arter i Östersjön (vänster bild) och totala antalet arter av makrofauna (inkl. makrofyter, evertbrater, fisk, däggdjur och fåglar) i de olika havsbassängerna (höger bild). Tårtdiagram visar proportion sötvatten-, brackvatten- och marina arter. Figur från HELCOM (2018).

Temperaturerna skiljer sig också mellan det salta Nordsjön och bräckta Östersjön då Nordsjön har ett mer stabilt klimat medan Östersjön har grundare vatten och mer lokalt påverkade temperaturregimer med stora årliga fluktuationer (Bekkevold et al. 2015b, Berg et al. 2017). Ett resultat av Östersjöns starka miljögradienter och bräckta vatten är en låg artdiversitet med en blandning av söt- och saltvattensarter, och ett litet fåtal brackvattenarter. Trots låg artdiversitet är dock mångfalden i migrations- och spridningsmönster stor, eftersom arterna har unika anpassningar för att kunna hålla sig till de miljöer som erbjuder rätt betingelser för deras tillväxt och fortplantning. Detta skiljer sig från tropiska system där miljön är mer stabil och artdiversiteten hög, där mångfalden av migrations- och spridningsmönster i stället är lägre än i Östersjön.

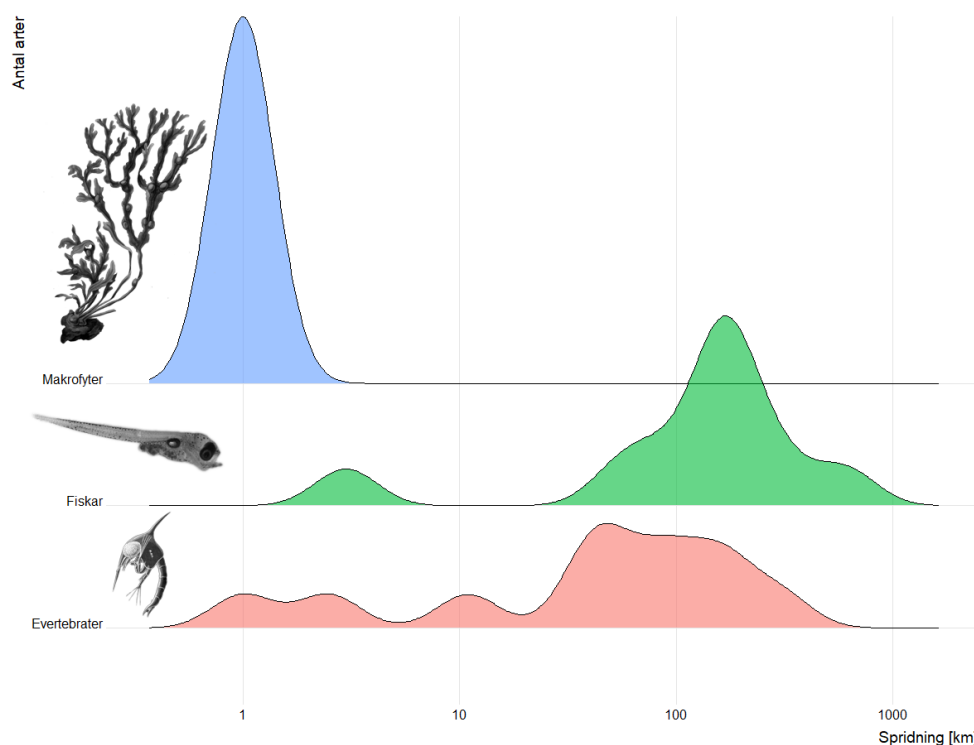
## 4 Aktiva migrationer och passiv spridning

I syfte att skapa en grund för kommande konnektivitetsanalyser har vi utgående från tillgänglig litteratur sammanställt artvis information med relevans för ekologisk konnektivitet i en databas. I sammanställningen ingår olika aspekter av arternas ekologi och spridningsbiologi, bl.a. geografiska mått på aktiv och passiv spridning, populationsutbredning baserat på genetiska studier, samt habitat användning för olika livsstadier och vid lek. Informationen sammanfattas i kommande två kapitel (4 och 5) och visas i tabell 1 och 2.

Jämför man rörelsemönster mellan de stora organismgrupperna makrofyter, evertebrater och fiskar är makrofyter generellt mer stationära och har frön och sporer som sprider sig mycket korta avstånd (<10 m) jämfört med de andra två organismgrupperna. Det gäller både alger och fröväxter (Tabell 2, Fig. 3). Evertebrater har däremot ett större spann av rörelse- och spridningsmönster och kan vara stationära som bakborstig rovmask (*Hediste diversicolor*) med en larvspridning på bara några meter (Einfeldt et al. 2014), eller mobila som krabbtaskan (*Cancer pagurus*) där honorna kan vandra upp till 100 km uppströms för lek och där de pelagiska larverna sedan kan sprida sig långt med vattenströmmarna i den riktning som honan migrerade ifrån (Ungfors et al. 2007). Fiskar har generellt sett större hemområden än evertebrater, men även de skiljer det sig åt i hur långt de aktivt simmar och larverna sprider sig. Abborre, gädda, gös och karpfiskar i Östersjön är exempel på relativt stationära arter som lägger ägg i grunda kustområden där de kläcks och där ynglen sedan stannar kvar i närområdet. Då ynglen inte tillbringar några längre perioder i den fria vattenmassan sprids de inte lika långt som t.ex. torskyngel som tillbringar 1-2 månader i pelagialen. Torsken är samtidigt ett exempel på en art som i det adulta stadiet kan vandra väldigt långt, upp till 1000 km. Lax och öring är också exempel på fiskar som simmar långt, upp till 1500 km mellan lek- och födosöksområden (Tabell 2, Fig. 3). Däremot lägger de ägg på sten- och grusbotten i rinnande sötvatten där larverna och juvenilerna stannar kvar på samma plats tills de är redo att ge sig ut i brackvattenmiljön och sprider sig då inte i den fria vattenmassan. Generellt

sett är juvenila fiskar och evertebrater mer stationära och har mindre hemområden än adult fisk.

Det är viktigt att skilja mellan de typiska avstånden som organismer rör sig inom och de maxavstånd som de kan förflytta sig på. De typiska avstånden återspeglar de skalor som är väsentliga för populationsdynamiken medan maxavstånden är mer betydelsefulla för den genetiska variationen mellan populationer (Bergström et al. 2007). Detsamma gäller spridning av larver eller sporer. Maxavstånd som dessa sprids med strömmar återspeglas ofta i de genetiska studierna (Jonsson et al. opubl.).



*Figur 3.* Spridningsavstånd för sporer och pelagiska larver från olika grupper av organismer (evertebrater, fiskar och makrofyter) i Sveriges havsmiljöer. Avstånd är maxavstånd och kommer från tabell 1 där spridningsavstånd gällande arter i svenska havsområden sammanställts från litteraturen. Information om spridningsavstånd för larver som tillbringar kort tid i pelagialen (t.ex. abborre och gös) är bristfällig, och således är andelen fiskar och evertebrater med korta spridningsavstånd sannolikt högre än vad som framgår av figuren. Idé till figur från Gaines et al. (2007).

Att förstå spridningsmönster hos larver och sporer mellan områden är komplext då spridningen styrs av vattencirkulation (strömmar) samt hur länge och på vilket djup larverna/sporerna befinner sig i den fria vattenmassan, samt tiden på året (Kinlan &

Gaines 2003). Dessutom kan fisklarver aktivt simma mot strömmar i den senare delen av larvutvecklingen och då även påverka spridningen till viss del (Fisher 2005, Leis 2006). Faillettaz et al. (2018) fann att fisklarvers beteende påverkade spridningsmönster mellan skyddade områden (MPAs) i Medelhavet. Larver/sporer som befinner sig nära ytvattnet under flera veckor sprider sig oftast längre än de som håller till på djupare (>20m) vatten och har kortare larvstadium då ytvattenströmmar oftare är snabbare än strömmar på större djup. Ett längre larvstadium leder också till större spridningsavstånd. Sjöstjärne- och torskclarver är exempel på organismer som sprider sig långt i ytvattnet medan musslor och snäckor är exempel på organismer som främst befinner sig under språngskiktet och därför har en mer begränsad spridning (Moksnes et al. 2014b).



Figur 4. Den vanliga sjöstjärnan är en art som rör sig korta sträckor med aktiv migration, men däremot kan sprida sig över långa avstånd under det pelagiska larvstadiet, som varar ungefär tre månader.

Tabell 1. Sammanställning av litteraturuppgifter om utbredning, lektyp och habitat användning för arter i svenska kust- och havsområden där även mått på geografiska spridningsavstånd finns tillgängliga. Se Tabell 2 för spridningsavstånd. B = Bottniska viken, Ö = Östersjön, V = Västerhavet, Ku = kustnära/littoral, Be = bentisk (>20m djup), Pelagisk (utsjö), A = adult, J = juvenil, L = lek. Habitat förkortningar: B = botten, G = grund, D = djup, M = mjuk, H = hård, V = med vegetation, VF = vegetationsfri, P = pelagisk (ska kompletteras med referenser).

Namn	Art	Utbredning			Zon			Lektyp			A habitat	J habitat	L habitat	L djup (m)
		B	Ö	V	Ku	Be	Pe	D	P					
Abborre	<i>Perca fluviatilis</i>	1	1	1			1			BG	MBGV	MBGV	0-5	
Bakborstig rovmask	<i>Hediste diversicolor</i>		1	1	1			1		MBDVF	MBDVF	MBDVF	-	
Berggylta	<i>Labrus bergylta</i>			1	1			1		HBG	HBG	HBGVF	0-30	
Blåmussla	<i>Mytilus edulis</i>	1	1	1	1				1	HBGVF	HBGVF	HBGVF	0-10	
Blåstång	<i>Fucus vesiculosus</i>		1	1	1					HBGV	HBGV	HBGV	0-10	
Brax	<i>Abramis brama</i>	1	1		1			1		MBG	MBGV	MBGV	0-1,5	
Dvärgbandtång	<i>Zostera noltii</i>				1	1				MBGV	MBGV	MBGV	-	
Europeisk hummer	<i>Homarus gammarus</i>				1	1			1	HBDVF	HBDVF	HBDVF	<40	
Europeiskt ostron	<i>Ostrea edulis</i>				1	1			1	HBGVF	HBGVF	HBGVF	2-10	
Gädda	<i>Esox lucius</i>	1	1	1	1			1		BG	MBGV	MBGV	0-6	
Gärs	<i>Gymnocephalus cernuus</i>	1	1		1	1		1		MBG	-	HBGV	3-6	
Gös	<i>Sander lucioperca</i>	1	1		1			1		BG	MBGV	MBGVF	1-6	
Härnating	<i>Ruppia maritima</i>		1	1	1					MBGV	MBGV	MBGV	-	
Hästmussla	<i>Modiolus modiolus</i>				1	1			1	HBDVF	HBDVF	MBDVF	20-50	
Id	<i>Leuciscus idus</i>	1	1		1			1		BG	MBGV	MBGV	0-6	
Knöltång	<i>Ascophyllum nodosum</i>				1	1				HBGV	HBGV	HBGV	0-2	
Krabbtaska	<i>Cancer pagurus</i>				1	1		1		BGVF	BGVF	BGVF	10-40	
Kummel	<i>Merluccius merluccius</i>				1		1		1	P	P	P	100-1000	
Lake	<i>Lota lota</i>	1	1	1	1				1	HBG	HBG	HBGVF	0,5-3	
Lax	<i>Salmo salar</i>	1	1	1	1		1	1		P	HBGVF	HBGVF	0,3-3	
Makrill	<i>Scomber scombrus</i>	1	1	1			1	1	1	P	P	P	0-20	
Mindre havsnål	<i>Nerophis ophidion</i>					1				MBGV	MBGV	MBGV	2-5	
Piggvar	<i>Scophthalmus maximus</i>		1	1	1	1		1		BG	MBGVF	MBGVF	0-20	
Rödspätta	<i>Pleuronectes platessa</i>		1	1	1	1			1	MBGVF	MBGVF	MBGVF	20-90	
Sandstubb	<i>Pomatoschistus minutus</i>	1	1	1	1			1		BG	BG	MBGVF	0-3	
Sik (havslekande)	<i>Coregonus maraena</i>	1	1	1	1			1		BG	HBGVF	HBGVF	0-15	
Sik (älvlekande)	<i>Coregonus maraena</i>	1	1	1	1	1		1		BG	HBGVF	HBGVF	0-5	
Sill	<i>Clupea harengus</i>	1	1	1	1		1	1		P	P	HBGV	0-40	
Skarpsill	<i>Sprattus sprattus</i>	1	1	1			1	1		P	P	P	0-40	
Skrubbskädda	<i>Platichthys flesus</i>	1	1	1	1			1		BG	MBGVF	MBDVF	0-100	
Skruvning	<i>Ruppia spiralis</i>		1	1	1					MBGV	MBGV	MBGV	-	
Skärsnulta	<i>Symphodus melops</i>				1	1		1		HBG	HBG	HBGV	0-30	
Slät havstulpan	<i>Amphibalanus improvisus</i>	1	1	1	1			1		HBGVF	HBGVF	HBGVF	-	
Smaltång	<i>Fucus radicans</i>				1	1				HBGV	HBGV	HBGV	-	
Stensimpa	<i>Cottus gobio</i>	1	1		1			1		HBGVF	HBGVF	HBGVF	0-6	
Storfjällig skoläst	<i>Coryphaenoides rupestris</i>				1		1	1		P	P	P	400-1000	
Storspigg	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	1	1	1	1		1	1		P	BGV	HBGV	0-6	
Strandkrabba	<i>Carcinus maenas</i>				1	1		1		BG	HBG	HBG	0-30	
Större ringbuk	<i>Liparis liparis</i>	1	1	1		1		1		BD	BD	HBDVF	5-300	
Svart smörbult	<i>Gobius niger</i>	1	1	1	1			1		BG	BG	HBGVF	0-75	
Sågtång	<i>Fucus serratus</i>				1	1				HBGV	HBGV	HBGV	0-10	
Tandsjöpung	<i>Ascidia mentula</i>				1	1		1		HBDVF	HBDVF	HBDVF	5-150	
Tejstefisk	<i>Pholis gunnellus</i>	1	1	1	1			1		HBG	HBG	HBGVF	2-6	
Torsk	<i>Gadus morhua</i>	1	1	1	1	1		1		P	MBGV	P	10-270	
Trubbig strandsnäcka	<i>Littorina fabalis</i>				1	1		1		HBG	HBGVF	HBGVF	0-5	
Tunga	<i>Solea solea</i>				1	1		1		MBGVF	MBGVF	MBGVF	<30	
Tånglake	<i>Zoarces viviparus</i>	1	1	1	1					HBG	HBG	HBGV	2-20	
Vanlig strandsnäcka	<i>Littorina littorea</i>				1	1		1		HBG	HBGVF	HBGVF	0-15	
Vivipar strandsnäcka	<i>Littorina saxatilis</i>				1	1		1		HBG	HBGVF	HBGVF	0-1	
Ål	<i>Anguilla anguilla</i>	1	1	1	1		1			-	BG	-	-	
Ålgräs (bandtång)	<i>Zostera marina</i>				1	1				MBGV	MBGV	MBGV	0-6	
Ögonkorall	<i>Lophelia pertusa</i>				1	1				MBDVF	MBDVF	MBDVF	80-500	
Öring	<i>Salmo trutta</i>	1	1	1	1		1	1		P	HBGVF	HBGVF	0,3-1	
Öronmanet	<i>Aurelia aurita</i>				1	1	1			P	P	P	-	
Östersjö skrubbskädd	<i>Platichthys solemdali</i>	1	1	1	1			1		BG	MBGVF	MBGVF	0-100	
	<i>Pygospio elegans</i>	1	1	1						MBDVF	MBDVF	MBDVF	-	

## 5 Genetisk konnektivitet

Genetisk konnektivitet har definierats som ”den grad med vilken genflöde påverkar evolutionära processer inom subpopulationer” (Lowe & Allendorf 2010). För att genetisk konnektivitet ska uppnås mellan olika områden krävs alltså att individer sprids mellan populationer *och även* bidrar genetiskt till nästa generation, det vill säga framgångsrik förökning.

Genetiska markörer kan användas för att studera konnektivitet på framför allt två sätt. I den vanligaste typen av studie uppskattas populationsstruktur och utbredning inom ett definierat område, eller inom en arts utbredningsområde. Detta inkluderar oftast även mått på genetiska skillnader mellan populationer. Ett annat sätt att använda sig av genetiska markörer är att identifiera ursprung hos enskilda individer, inklusive föräldraskapsanalys, och på det sättet direkt uppskatta migration mellan olika områden (Botsford et al. 2009, Gagnaire et al. 2015).

Differentiering mellan populationer påverkas framför allt av tre processer: selektion, genetisk drift och migration. Genetisk selektion innebär att de genetiska varianter som är bättre anpassade till den lokala miljön över tid kommer att dominera i en population. Genom genetisk drift blir isolerade populationer med tiden mer och mer olika varandra genom slumpmässiga förändringar i allelfrekvenser (genvarianter) (Charlesworth 2009). Den genetiska driften är större i små populationer än i stora. Medan selektion och genetisk drift ökar de genetiska skillnaderna mellan populationer över tid, så utjämnar migration skillnaderna genom att genetiskt material utbyts mellan populationer. Små och isolerade populationer kan därmed snabbt utveckla stora genetiska skillnader. Exempel på detta från svenska kustområden är t.ex. gös och sötvattenlekande gädda (Dannewitz et al. 2010, Sunde et al. 2018). Stora populationer utan migrationsbarriärer kan däremot vara mycket lika varandra genetiskt sett. Detta är ofta fallet hos många marina arter, som ofta uppvisar små genetiska skillnader över relativt stora geografiska avstånd. Därför kan det vara svårt att identifiera diskreta populationer i marina miljöer (Waples & Gaggiotti



2006). Små genetiska skillnader mellan olika stickprov kan tyda på att konnektiviteten mellan populationerna är hög, men det kan också betyda att proverna är tagna från en och samma stora population (Jenkins & Stevens 2018). Ett exempel är sill, där olika populationer skiljer sig mycket lite från varandra vilket delvis beror på mycket stora populationsstorlekar, där den genetiska driften är liten (Bekkevold et al. 2015a).

Populationsstruktur, migration och genetisk drift studeras framför allt med neutrala genetiska markörer. Om man även använder selekterade markörer blir populationsstrukturen ofta mer uttalad, eftersom enskilda populationer kan vara anpassade till lokala miljöer. Från svenska vatten finns exempel på detta från storspigg och sill. Båda är marina arter med stora populationer som kan företa långa migrationer (DeFaveri et al. 2012, Clausen et al. 2015), där genetiska skillnader i neutrala markörer har varit mycket små. Inkorporering av selekterade markörer har dock visat en tydligare populationsstruktur (Lamichhaney et al. 2012, DeFaveri et al. 2013).

Genetisk populationsutbredning speglar det maximala spridningsavståndet för organismer, förutsatt att reproduktion eller etablering även sker efter spridningstillfället. Då genetisk populationsstruktur jämförs med andra spridningsmått kan arter delas in i tre grova grupper. Arter där den genetiska populationsutbredningen är:

1. större än spridningsmått
2. ungefär densamma som spridningsmått
3. mindre än spridningsmått

Bland arter där den genetiska populationsutbredningen är större än spridningsmått ingår makrofyter, evertebrater och vissa kustlevande fiskar. Dessa arter har ett stationärt levnadssätt, men det finns möjlighet för enstaka individer att sprida sig längre. För makrofyter sker denna spridning framför allt genom spridning av fragment och lösryckta plantor (Pereyra et al. 2013). Evertebrater sprids ofta under ett pelagiskt larvstadium (Kinlan & Gaines 2003). För kustlevande fiskar som gädda och piggar finns även möjligheten att enstaka individer migrerar över stora sträckor (Laikre et al. 2005, Florin & Franzén 2010, Wennerström et al. 2016). Denna typ av sällsynta migrationer spelar mindre roll för ekologisk konnektivitet och populationsdynamik, men kan ha stort genomslag på genetiken.

I den andra kategorin, arter där den genetiska populationsutbredningen är ungefär densamma som andra spridningsmått, ingår många marina arter såsom torsk, sill,

skarpsill och storspigg. Dessa arter har stora populationer och få barriärer för migration och därmed stora möjligheter till migration och genflöde mellan populationer, vilket även återspeglas i genetiken där skillnaden mellan populationer är liten.

Det finns även arter där den genetiska populationsutbredningen är mindre än migrationsavstånden. Till dessa hör lax och öring, vilka har ett starkt homing-beteende under leken som leder till unika populationer i enskilda älvar, eller till och med flera populationer per älv (Koljonen et al. 2002, Vasemägi et al. 2005). Med homing-beteende menas att individer återvänder till den plats där de själva föddes för att leka. Detta kan ske mer än en gång under deras livstid. Under födosöksperioder kan dessa arter dock migrera hundratals kilometer.

Tabell 2. Sammanställning av litteraturuppgifter om geografiska spridningsavstånd för arter i svenska kust- och havsområden, i form av hemområden (aktiva migrationer), spridning av fragment/larver/frön och genetisk populationsutbredning. Referenser till spridningsmått finns i bilaga 2.

Namn	Art	Adult rörelsemönster	Fragment spridning		Larv/frö spridning	Population
		Typiska	Typiska	Max		
Abborre	<i>Perca fluviatilis</i>	10km	-	-	0,1-2km	2-100 km
Bakborstig rovmask	<i>Hediste diversicolor</i>	-	-	-	few meters	-
Berggylta	<i>Labrus bergylta</i>	100m	-	-	-	-
Blåmussla	<i>Mytilus edulis</i>	stationär	-	-	10-50km	300-600 km
Blåstång	<i>Fucus vesiculosus</i>	stationär	10m-1km	250km	1-2m	10m-500km
Brax	<i>Abramis brama</i>	några km	-	-	-	-
Dvärgbandtång	<i>Zostera noltii</i>	stationär	-	-	-	65-150
Europeisk hummer	<i>Homarus gammarus</i>	<250m	-	-	-	>400 km
Europeiskt ostron	<i>Ostrea edulis</i>	stationär	-	-	88km	-
Gädda	<i>Esox lucius</i>	3km	-	-	-	100-400 km
Gärs	<i>Gymnocephalus cernuus</i>	<15km	-	-	-	-
Gös	<i>Sander lucioperca</i>	10km	-	-	-	50-200 km
Härnating	<i>Ruppia maritima</i>	stationär	-	-	-	4m-20 km
Hästmussla	<i>Modiolus modiolus</i>	stationär	-	-	10km	-
Id	<i>Leuciscus idus</i>	-	-	-	-	-
Knöltång	<i>Ascophyllum nodosum</i>	stationär	-	-	>5m	-
Krabbtaska	<i>Cancer pagurus</i>	<1km	-	-	-	>1300 km
Kummel	<i>Merluccius merluccius</i>	-	-	-	-	700 km
Lake	<i>Lota lota</i>	20km	-	-	-	-
Lax	<i>Salmo salar</i>	100-1000km	-	-	-	100-200 km
Makrill	<i>Scomber scombrus</i>	500km	-	-	-	-
Mindre havsnål	<i>Nerophis ophidion</i>	-	-	-	160km	-
Piggvar	<i>Scophthalmus maximus</i>	10-30km	-	-	200km	400-1000 km
Rödspätta	<i>Pleuronectes platessa</i>	300-500km	-	-	-	200 km
Sandstubb	<i>Pomatoschistus minutus</i>	-	-	-	160km	700 km
Sik (havslekande)	<i>Coregonus maraena</i>	20-40km	-	-	-	100 km
Sik (älvlekande)	<i>Coregonus maraena</i>	300-500km	-	-	-	-
Sill	<i>Clupea harengus</i>	150km	-	-	-	400-1000 km
Skarpsill	<i>Sprattus sprattus</i>	-	-	-	-	150-400 km
Skrubbskädda	<i>Platichthys flesus</i>	30-200km	-	-	300km	400-600 km
Skruvnating	<i>Ruppia spiralis</i>	stationär	5-20km	179km	-	20 km
Skårsnultra	<i>Symphodus melops</i>	-	-	-	-	250-700km
Slät havstulpan	<i>Amphibalanus improvisus</i>	stationär	-	-	160km	-
Smaltång	<i>Fucus radicans</i>	stationär	10m-1km	>100km	1-2m	550km
Stensimpa	<i>Cottus gobio</i>	-	-	-	160km	-
Storfjällig skoläst	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	-	-	-	-	100km
Storspigg	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Flera 100km	-	-	-	200-1000 km
Strandkrabba	<i>Carcinus maenas</i>	-	-	-	148-160km	-
Större ringbuk	<i>Liparis liparis</i>	-	-	-	55km	-
Svart smörbult	<i>Gobius niger</i>	-	-	-	160km	-
Sågtång	<i>Fucus serratus</i>	stationär	-	-	1-2m	2km
Tandsjöpfung	<i>Ascidia mentula</i>	stationär	-	-	1,5km	-
Tejstefisk	<i>Pholis gunnellus</i>	-	-	-	84km	-
Torsk	<i>Gadus morhua</i>	100-800km	-	-	600km	200-400 km
Trubbig strandsnäcka	<i>Littorina fabalis</i>	2m	-	-	-	-
Tunga	<i>Solea solea</i>	150km	-	-	-	350-400 km
Tånglake	<i>Zoarces viviparus</i>	-	-	-	-	50-500 km
Vanlig strandsnäcka	<i>Littorina littorea</i>	-	-	-	300km	-
Vivipar strandsnäcka	<i>Littorina saxatilis</i>	2m	-	-	-	1-2km
Ål	<i>Anguilla anguilla</i>	>5000km	-	-	-	>1000 km
Ålgräs (bandtång)	<i>Zostera marina</i>	stationär	10-100km	150-200km	5m	300km
Ögonkorall	<i>Lophelia pertusa</i>	-	-	-	40km	< 35 km
Öring	<i>Salmo trutta</i>	100-300km	-	-	-	100-200 km
Öronmanet	<i>Aurelia aurita</i>	-	-	-	40km	-
Östersjö skrubbskädda	<i>Platichthys solemdali</i>	30-200km	-	-	-	300-400 km
	<i>Pygospio elegans</i>	-	-	-	87km	-

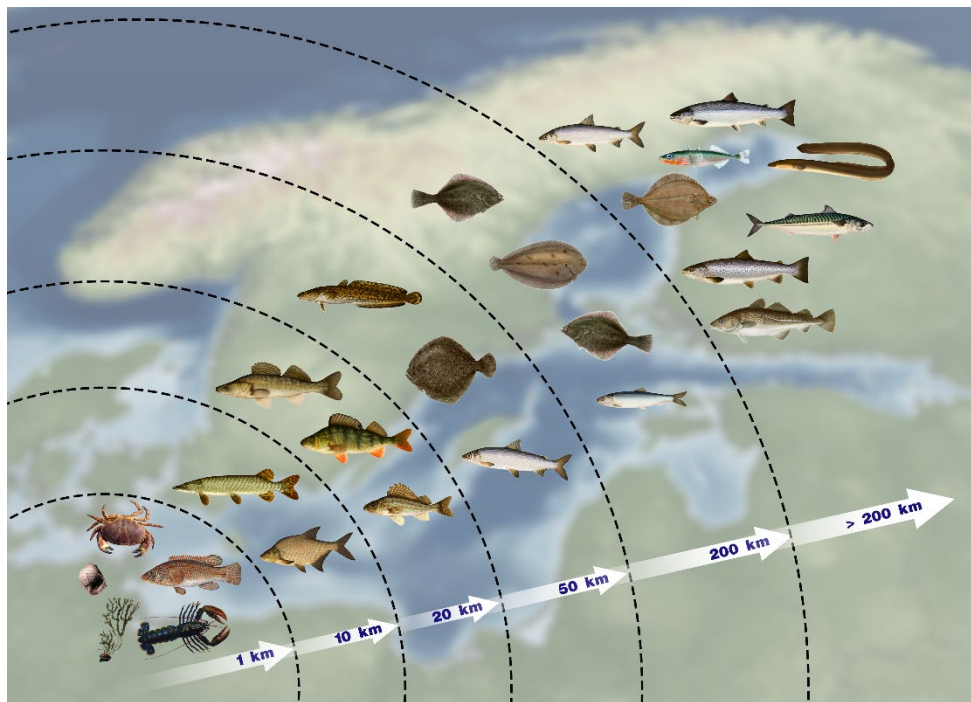
## 6 Olika spridningsmönster ställer olika krav på nätverken av skyddade områden

Att upprätta skyddade områden har blivit en vanlig metod för att skydda den biologiska mångfalden och viktiga ekosystemtjänster världen över. Detta görs idag främst som naturreservat, Natura 2000-områden eller nationalparker i svenska kust- och havsområden. Många av dessa sammanfaller med HELCOM och OSPAR MPAs (se faktaruta). Skyddade områden har ofta upprättats utan att ta hänsyn till ekologisk konnektivitet och det finns ett behov av att utvärdera hur ekologiskt fungerande (ekologiskt koherent) det existerande nätverket av skyddade områden är, för att utvärdera behovet av att stärka nätverket. Det har blivit vanligare att uppmärksamma behovet av konnektivitet inom förvaltningen, framför allt inom arbetet med områdesskydd och grön infrastruktur, men ofta saknas tillräckligt med information om arters utbredning, habitatkrav och spridningsmönster för att kunna utvärdera denna viktiga funktion hos havslandskap och nätverk av skyddade områden.

Carr et al. (2017) påpekade att det är ännu viktigare att inkludera konnektivitet i planeringen av akvatiska skyddade områden än i terrestra områden. Anledningen är att många akvatiska organismer har ett pelagiskt ägg- och larvstadium som tillbringar lång tid i den fria vattenmassan, samtidigt som vattnet som medium har en större förmåga att med starka strömmarna sprida dessa larver och sporer långa sträckor.

När man ska bestämma antal, storlek och placering av skyddade områden är det viktigt att ta hänsyn till olika livsstadier samt olika typer av spridningsmönster, aktiva som passiva, hos berörda organismer (Félix-Hackradt et al. 2018). Ett skyddat område måste då antingen vara större än organismernas spridningsavstånd för att en tillräcklig andel av organismerna ska hålla sig kvar inom området och bidra till en livskraftig population, eller bestå av ett nätverk av skyddade områden med ett av-

stånd som motsvarar organismernas spridning för att de ska kunna bidra till populationen i närliggande skyddade områden (Carr et al. 2017). Samtidigt är det viktigt att alla de habitattyper som en art behöver under sin livscykel (lek, uppväxt och födosök) ingår för att ett nätverk av skyddade områden ska vara ekologiskt koherent. Man behöver ta hänsyn till konnektivitet både inom och mellan skyddade områden. Konnektivitet inom ett område är viktigt för de arter som sprider sig korta avstånd och finns i fragmenterade habitat. Konnektivitet mellan områden är istället viktigt för att säkra spridning och genetiskt utbyte över större områden (Andersson et al. 2008).



Figur 5. Arter har olika stora hemområden (eng. home ranges; områden inom vilka individer rör sig genom aktiv migration) och har därför olika krav på storlek och placering av skyddade områden. Ett skyddat område behöver oftast vara större än artens hemområde för att skydda adulta livsstadier. I figuren illustreras storleken för hemområden för arter i svenska havsområden. Idé till figuren kommer från Green et al. (2014). Nationalnyckelns illustrationer används med tillstånd från ArtDatabanken, SLU.

Olika miljövariabler såsom salthalt, temperatur, syrgashalt och strömmar behöver också beaktas då dessa kan fungera som spridningsbarriärer. T.ex. föreslås norra delarna av Gotlandsdjupet, med sitt syrefattiga vatten, fungera som en öst-väst barriär för vuxen skrubbskädda som inte klarar av att passera dessa ogynnsamma områden (Aro 1989, Florin & Höglund 2008). I Östersjön behöver torsk och skrubbskädda syrerika och salta vatten för att ägg och larver ska kunna överleva och är då

begränsade att leka i isolerade djuphavsbassänger med salt, syrerikt vatten såsom Bornholmsdjupet eller de södra delarna av Gotlandsdjupet. Även långa sträckor med djupt vatten kan fungera som barriärer för kustnära arter (t.ex. abborre) som är relativt stationära och har kort larvspridning (Olsson et al. 2011).

Strömmar hjälper till att sprida pelagiska ägg och larver långa sträckor men lokala strömvirvlar (eng. eddies) kan även göra att de fastnar inom ett begränsat område, såsom en vik eller fjord, och då hindras att spridas långa sträckor, även om de tillbringar flera veckor i pelagialen (Cowen et al. 2000). Lokala miljöförhållanden är därför lika viktiga att ta hänsyn till som storskaliga oceanografiska strömmar och väderförhållanden. Resultat från otolitkemi och genetiska studier visar att pelagiska larver kan ha mer begränsad spridning än man tidigare trott, ofta inom 10-100 km (Palumbi 2004, Cowen et al. 2006). På västkusten fann man att hummerlarver befann sig på runt 16 meters djup, strax under haloklinen, och att dessa inte spreds särskilt långt då strömmarna under haloklinen höll kvar larver i området (Øresland & Ulmestrand 2013). Ytvattensströmmarna däremot, spred hummerlarverna långa sträckor. Larver kan delvis reglera sin spridning då de kan simma uppåt eller neråt i vattenmassan och på så sätt välja vilka strömmar de ska transporteras med (Moksnes et al. 2014a).

Om arter är av söt- eller saltvattensursprung kan påverka hur stationära de är och var de befinner sig. Även detta är viktigt att tänka på då proportionerna av marina och limniska arter varierar mellan havsbassänger. I Bottenviken dominerar t.ex. söt- vattens- och anadroma arter med låg larvspridning, medan ju närmare Nordsjön man kommer desto fler saltvattensarter är representerade, ofta med pelagiska larver och en större spridningsförmåga.

## 7 Påverkan av klimatförändringar och annan mänsklig störning på ekologisk konnektivitet

Nätverket av skyddade områden ska helst kunna motstå globala och lokala störningar såsom klimatförändringar och annan form av mänsklig påverkan, som kan påverka livsbetingelserna för populationer inom enskilda skyddade områden. Det blir då ännu viktigare att ta hänsyn till konnektivitet inom nätverket i planeringen, då spridningen av organismer mellan områden hjälper till med både återhämtning och fortlevnaden av arter (Balbar & Metaxas 2019). Å andra sidan kan även spridning och utbredning av organismer i havslandskapet påverkas negativt av klimatförändringar, genom att miljöfaktorer som temperatur, salthalt och strömmar förändras (Bruno et al. 2018). En förändrad spridning mellan skyddade områden kan i sin tur minska nätverkets motståndskraft mot miljöförändringar. Vid planeringen av nya skyddade områden är det därför viktigt att ta hänsyn till påverkan på konnektiviteten, så att de skyddade områdena kan placeras på platser där de stärker sammanlänkningen av nätverket och ökar nätverkets motståndskraft mot framtida förändringar.

Klimatförändringar påverkar redan idag miljön i svenska kust- och havsområden, bland annat genom ökande temperaturer, kortare isperiod och ökande utbredning av syrefria bottenar. Dessa förändringar påverkar arters utbredning, lekbeteende, och habitatnyttjande och kan ha både positiva och negativa effekter (Härmä et al. 2008, Olsson et al. 2012a). T.ex. förflyttas utbredningen av torskfisk norrut på en global skala med ökade havstemperaturer (Werner et al. 2016) medan blåstång minskar sin utbredning i Östersjön till följd av minskad salthalt och ökad försurning (Jonsson et al. 2018). Den minskade salthalten är en effekt av högre temperaturer som ökar mängden nederbörd och avrinningen från land. Konsekvenserna blir att sötvattensgradienten förflyttas söderut i Östersjön och att utbredning av syrefattiga bottenar ökar (Wake 2012). Arter av sötvattensursprung kan gynnas av ökad nederbörd och

minskad salthalt, då lek- och uppväxtområden blir fler i kustnära områden (Härmä et al. 2008). De kortare vintrarna och högre vattentemperaturerna ökar samtidigt tillväxten hos de arter som är anpassade till varmt vatten, exempelvis abborre (se faktablad från fiskövervakningen, <https://www.slu.se/institutioner/akvatiska-resurser/miljoanalys/datainsamling/provfisken/provfiske-vid-kusten/provfiske-faktablad/>), medan kallvattenanpassade arter som sik kan missgynnas genom att leken misslyckas (Veneranta et al. 2013). Å andra sidan kommer lek- och uppväxtområden torka ut snabbare då det ökade vattenflödet sker tidigare på säsongen (Larsson et al. 2015). Förutom minskad salthalt, kan ökningen av syrefattiga bottnar i Östersjön ha stora effekter på saltvattensarter som skrubbskädda och torsk som är beroende av salta, syrerika bottnar för att deras ägg och larver ska överleva (Orio et al. 2017, Orio et al. 2019).

Snickars et al. (2015) fann att mängden fisk i Östersjön minskade i grunda områden och ökade i djupare områden (6-20m) med högre temperaturer. Mängden fisk minskade dock igen i ännu djupare vatten, troligtvis till följd av förändrad produktivitet och minskad mängd fiskmat. Då arter i Östersjön lever nära sina toleransgränser gällande salthalt kommer de flesta arter påverkas på ett eller annat sätt och med både positiva och negativa konsekvenser. Vissa arter kanske till och med kommer att försvinna helt. Detta gäller även Västerhavet där man i Kattegatt har funnit att bentiska arters utbredning har påverkats negativt till följd av klimatförändringar och ökade temperaturer (Göransson 2017). Detta gäller framförallt nordliga arter (t.ex. dvärgsjögurka *Labidoplax buskii*) som har minskat i antal och utbredning medan sydliga arter (t.ex. metkrokssjögurka *Leptopentacta elongata*) istället har ökat i antal och utbredning. En del av skillnaderna kan förklaras av olika spridningsförmågor hos arter från de olika grupperna där nordliga arter generellt har kortare spridning än de sydliga arterna där pelagiska larver dominerar. De nordliga arterna har då svårare att återkolonisera områden där en minskning av antalet individer har skett. Med ökade temperaturer sker även en ökning av algblomningar, dels som flytande algmattor på ytan och dels som påväxtalger på stora habitatbildande makrofyter som ålgräs och tång (Cossellu & Nordberg 2010). Dessa områden anses som viktiga uppväxtområden för framförallt fisk och påverkas negativt av fintrådiga påväxtalger som skuggar och ”kväver” dessa växter (Rönnbäck et al. 2007). Lösdrivande fintrådiga alger kan även lägga sig som stora mattor på sandbottnar och begränsa utbredningen av viktiga uppväxtområden för plattfisk (Pihl et al. 2005). Ifall sådana nyckelhabitat slås ut kan konnektiviteten för arter som är beroende av dessa livsmiljöer minska, med negativa effekter för populationen som följd. Det är därför viktigt att kartlägga utbredningen av dessa livsmiljöer för att ta hänsyn till dem i kustzonsplanering och handläggning av vattenverksamhets- och strandskyddsärenden.



Andra mänskliga störningar såsom bygget av bryggor och båttrafik kan också påverka viktiga uppväxtområden negativt (Macura et al. 2019). I Östersjön har man visat att grunda skyddade vikar med många bryggor och tät båttrafik har 40-80% lägre växtlighet än motsvarande vikar med bara ett fåtal bryggor (Hansen et al. 2018). Även artsammansättningen av växter verkar påverkas och känsliga arter försvinner. Dessa grunda skyddade vikar är ekologiskt viktiga som barnkammare för många fiskarter och ganska sällsynta miljöer ur ett havsperspektiv (Snickars et al. 2010). Studier har visat att ökad mängd bottenvegetation ökar antalet yngel av gädda, abborre och mörtfiskar och i kustområden där det generellt är ont om lek- och uppväxtmiljöer kan bestånden av vuxen fisk minska (Sundblad & Bergström 2014, Hansen et al. 2018). Även på västkusten har man sett att bryggor har en negativ effekt på ålgräsängar (Eriander et al. 2017), även dessa viktiga uppväxtområden för fisk (Staveley et al. 2016, Perry et al. 2018).

Mänskliga byggen, som vindkraftverk, broar och bryggor, kan dock även ha en viss positiv effekt på hårbottenlevande evertibrater och alger och organismer associerade med dessa (Andersson & Öhman 2010). Dessa byggen tillför habitat i form av hård struktur där musslor, ostron, nässeldjur och alger kan fästa och bilda så kallade artificiella rev. Dessa artificiella rev lockar till sig större fiskar som äter av de smådjur som lever i dessa samhällen. Dessa nya habitat kan dessutom fungera som ”stepping stones” där organismer kan spridas mellan andra naturliga områden med hjälp av de nya habitaterna (Dannheim et al. 2019). Sammantaget är dock den negativa effekten av fysisk exploatering längs kuster betydligt större än den positiva. Dessutom kan även invasiva arter gynnas av ökad möjlighet till spridning och artificiella rev främjar därmed även dessa organismer.

## 8 Utformningen av motståndskraftiga nätverk av skyddade områden

Skyddade områden kan användas dels för att stärka resiliensen, dvs. förmågan att motstå olika störningar, och dels för att stärka möjligheten för anpassning till förändringar i miljön, exempelvis till följd av klimatförändringar. Det finns ett antal punkter att tänka på vid utformningen av skyddade områden, både gällande enskilda sådana och nätverk av skyddade områden (Carr et al. 2017):

1. *Storleken* – Om förmågan till återhämtning är tätt kopplad till storleken på populationen av en art kommer ett större skyddat område vara bättre.
2. *Mängden djupzoner* – Skyddade områden som täcker både grunda och djupa områden kan fortfarande skydda organismer som förflyttar sig mellan djup, antingen med ålder eller med att ytvattnet blir varmare pga. klimatförändringar.
3. *Habitaten* – Detsamma gäller habitat. Om det skyddade området eller nätverket av skyddade områden inkluderar alla de habitat som nyttjas av olika livsstadier för målarterna blir skyddet mer effektivt. Det ska även vara tillräckligt korta avstånd mellan habitaterna så att spridning kan ske mellan områden. Då utbredningen av arter förväntas påverkas av klimatförändringar är det viktigt att även inkludera flera skyddade områden av samma naturtyp för att minimera att arter hamnar utan skydd.
4. *Placeringen* – Det är lämpligt att placera skyddade områden strategiskt och inkludera klimatrefugier, områden där arter är mindre påverkade av effekterna av klimatförändringar (Hammar & Mattson 2017). Då strömmar och väderförhållanden förväntas ändras kan modelleringsstudier hjälpa till att se hur dessa förändringar kommer att påverka spridning av ägg, larver och sporer och underlätta valet av placering av skyddade områden.

Skyddade områden är ofta planerade utifrån nationella intressen, lagar och regler, vilket gör att områdenas placering i ett större nätverk av skyddade områden inte alltid förankrats med andra nationer (McLeod et al. 2008). Det är därför viktigt att man beaktar nätverket som helhet i analyser, i synnerhet för arter som sprider sig längre sträckor. Detta gäller framförallt marina arter som ofta både migrerar långa sträckor och har pelagiska larvstadier. Östersjön skiljer sig från Västerhavet då många arter är av sötvattensursprung och har generellt lägre spridning. I kustområden, både i Östersjön och Västerhavet, kan nationella analyser av konnektivitet vara tillräckliga, eftersom många kustarter saknar larvstadium och har begränsad spridning (och därmed har störst behov av ett väl sammanhängande nätverk av skyddade områden), vilket gör att de främst har möjlighet att sprida sig mellan svenska skyddade områden. För arter med större spridning är det dock viktigt med regionalt samarbete och samarbete inom HELCOM- och OSPAR nätverken.

Utöver områdesskydd, är kunskapen om ekologisk konnektivitet central även i arbetet med grön infrastruktur, som utgör en bas för havsplaneringen. Grön infrastruktur definieras som ”Ett sammanhängande nätverk av strukturer i landskapet och brukande av desamma som säkerställer en långsiktig överlevnad av livsmiljöer och arter genom att spridningsmöjligheter säkerställs och på så sätt vidmakthåller ekosystemens förmåga att leverera viktiga ekosystemtjänster”, vilket visar att kunskap om konnektivitet är grundläggande för den marina gröna infrastrukturen. Det har i dessa sammanhang påpekats att kunskapsbasen för konnektivitetsanalyser är svag och att det finns tydliga utvecklingsbehov för att analysera och förstärka den marina gröna infrastrukturen (Screiber & Haglund 2013, Hogfors 2015). Ett ramverk för att identifiera marina naturvärden samt livskraftiga och ekologisk representativa nätverk (Mosaic – metoder för spatiell, adaptiv och integrativ ekosystembaserad naturvärdesbedömning) har tagits fram av Havs- och vattenmyndigheten. Ramverket ska fungera som ett verktyg för att belysa den marina gröna infrastrukturen samt bidra till olika former av rumslig förvaltning, primärt områdesskydd och fysisk planering i kust- och havsområden.

### **Faktaruta:**

Sverige har genom internationella konventioner åtagit sig att skydda värdefulla kust- och havsmiljöer. Detta görs dels genom skyddade områden (eng. Marine Protected Areas, MPAs) där svenska havsområden ingår i gemensamma nätverk av skyddade områden och skyddas med stöd av svensk lagstiftning (OSPAR- och HELCOM MPAs) samt genom Natura 2000-områden, naturreservat och nationalparker.

### **Marint områdesskydd**

*Nationalparker* har det starkaste skyddet ett naturområde kan ha och kraven för att ett område ska klassas som nationalpark är betydligt högre än för ett naturreservat. All mark inom nationalparker i Sverige ägs av staten, till skillnad från naturreservat där markägare även kan äga marken. Det är länsstyrelsen i det berörda området som tillsammans med Naturvårdsverket planerar och tar fram beslutsunderlag när en ny nationalpark inrättas. Av Sveriges 29 nationalparker omfattar 7 marina miljöer men endast en nationalpark, Kosterhavets nationalpark, är en renodlad marina nationalpark. Övriga 6 områden är: Gotska Sandön, Haparanda skärgård, Skuleskogen, Gotska Sandön, Stenshuvud, Blå Jungfrun samt Ångsö. *Naturreservat* är den vanligaste formen av skydd för värdefulla naturområden och i Sverige kan både kommuner och länsstyrelser ta beslut om ett område ska klassas som naturreservat efter samråd med Naturvårdsverket och Havs- och vattenmyndigheten. Det finns 80 marina naturreservat i dagsläget. För att ett skyddat område ska definieras som en marin nationalpark eller marint naturreservat så ska ett antal kriterier uppfyllas: 1) skyddet ska ha marint syfte, 2) de marina värdena ska beskrivas så fullständigt som möjligt, 3) föreskrifter och bevarandeåtgärder som säkrar att områdets marina bevarandevärden skyddas ska finnas, 4) marin skötsel/bevarandeplan ska upprättas och 5) uppföljningen som anpassas till de marina bevarandemålen ska utföras. *Natura 2000-områden* beslutas av regeringen, vanligen utgående från förslag från länsstyrelserna. Det finns cirka 4100 Natura 2000-områden i Sverige och en del av dessa är sedan tidigare skyddade som naturreservat eller nationalparker. Varje land inom EU har fått i uppdrag att välja ut områden med naturtyper och arter som anses vara särskilt värdefulla att bevara. Alla Natura 2000-områden har egna planer för bevarande och ska i detalj beskriva vad som ska skyddas. Verksamheter som kan påverka miljön i dessa områden tillståndsprövas enligt miljöbalken.

### **Skydd inom regionala konventioner**

*OSPAR MPAs* finns i Nordostatlanten medan *HELCOM MPAs* finns i Östersjön och överlappar med Natura 2000-områden, naturreservat och nationalparker. Dessa regleras av OSPAR- respektive HELCOM-kommissionen. Områden i Kattegatt ingår i båda nätverken. Nätverken samordnas med EU:s habitat- och fågeldirektiv och dessa direktiv är EU-lagar som skyddar naturtyper och arter. Havs- och vattenmyndigheten ansvarar för att ta fram förslag på lämpliga områden medan Länsstyrelserna ansvarar för skydd och förvaltning av dem, med stöd av miljöbalkens regler. Det finns 176 HELCOM MPAs som täcker en yta på 54 266 km<sup>2</sup>, vilket motsvarar 11,8 % (2018) av havsytan. De första HELCOM MPAs infördes 1994. Det finns sammanlagt 455 OSPAR MPAs innanför avtalsländernas territorialhav och ekonomiska zoner där OSPAR MPAs skyddar 19,1 % av territorialhav, men bara 2,7 % innanför den ekonomiska zonen. Utanför den ekonomiska zonen finns ytterligare 10 OSPAR MPAs som täcker 8,9 % av havsytan.

## 9 Ekologisk koherens av skyddade områden i svenska kust- och havsområden

Ekologiskt koherenta nätverk av skyddade områden innebär att de skyddade områdena bidrar till att upprätthålla ekologiska funktioner samt livskraftiga populationer i den region nätverket omfattar och ingår i Aichi målet om ekologiskt representativt, funktionellt och sammanhängande nätverk av skyddade områden. Detta möjliggörs genom att områdena är sammanlänkade så att organismer kan spridas framgångsrikt, antingen aktivt eller passivt, mellan områden och genom att de innehar viktiga habitat för organismernas fortlevnad. Det finns ingen vedertagen definition på denna term, men fyra typer av kriterier finns för att beskriva ett ekologiskt koherent nätverk (Piekäinen & Korpinen 2007, Ardron 2008, Johnson et al. 2014) Dessa kriterier är gemensamma både för HELCOM och OSPAR kommissionerna som inkluderar många av Östersjöns respektive Västerhavets skyddade områden. Ett ekologisk koherent nätverk ska vara:

1. *Adekvat* – skyddade områdena ska vara av lämplig storlek, form, kvalitet och finnas på lämpliga ställen
2. *Representativt* – både arter och habitat samt olika processer (landskaps- och ekologiska) ska vara representerade
3. *Replikerat* – replikering av habitat och arter ska finnas för att buffra mot hot
4. *Sammanlänkat* – områdena ska ligga tillräckligt nära varandra för att organismer ska kunna spridas mellan dem.

Det är framförallt i det sista kriteriet som ekologisk konnektivitet är representerat men det genomsyrar egentligen alla kriterier då information om konnektivitet behövs för att avgöra lämplig storlek och form på ett skyddat område (*Adekvat*), arter och alla habitat som arterna nyttjar under olika livsstadier och under olika migrationer (lek-, födosöks-, och säsong-) ska vara representerade (*Representativt*) och finnas i tillräckligt många områden (*Replikerat*).

Sammanlagt finns 14 studier som på något sätt utvärderat ekologisk koherens av skyddade områden i svenska kust- och havsområden, 10 i Östersjön och 4 i Västerhavet. De första två studierna gjordes 2007 i Östersjön inom EU-projektet BALANCE (Bergström et al. 2007, Piekäinen & Korpinen 2007) medan en första utvärdering i Västerhavet gjordes först 2013 av Johnson et al. (2013) på uppdrag av OSPAR. Resultaten finns

Tabell 3. Sammanställning av studier som utvärderat ekologisk koherens i svenska kust- och havsområden, uppdelat på Östersjön och Västerhavet.

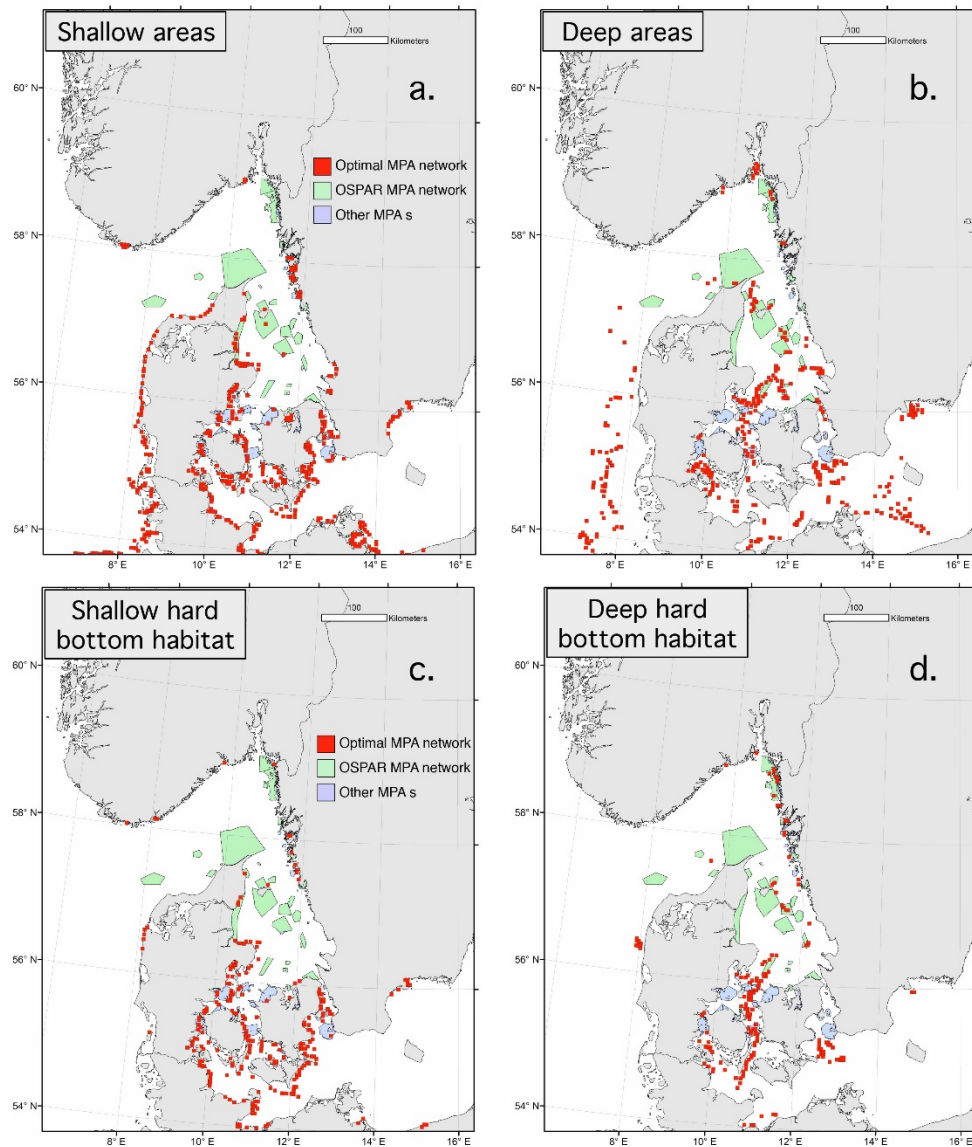
Geografiskt område	År	Organism	Arter	Typ av konnektivitet	Referens	Publikation	Resultat
Östersjön	2007	Makrofyter/Evertebrater/Fisk	5 typorganismer	Larvspridning + uppväxtområden	Piekäinen & Korpinen (2007)	Rapport	Delvis koherent
Östersjön	2007	Fisk	Sill	Lekområden + uppväxtområden	Bergström et al. (2007)	Rapport	Delvis koherent
Östersjön	2010	Makrofyter/Evertebrater/Fisk	5 typorganismer	Larvspridning + uppväxtområden	HELCOM (2010)	Rapport	Delvis koherent
Östersjön	2011	Fisk	Gädda, Aborre, Gös, Mört	Uppväxtområden	Sundblad et al. (2011)	Artikel	Inte koherent
Östersjön	2012	Evertebrater/Fisk	Flera	Larvspridning	Corell et al. (2012)	Artikel	Inte koherent
Östersjön	2012	Evertebrater	Blåmussla	Larvspridning	Nilsson Jacobi et al. (2012)	Artikel	Inte koherent
Östersjön	2015	-	-	Larvspridning	Wolters et al. (2015)	Rapport	Inte koherent
Östersjön	2017	Makrofyter/Evertebrater/Fisk	5 typorganismer	Larvspridning + uppväxtområden	HELCOM (2016)	Rapport	Inte koherent
Östersjön	2018	Makrofyter/Evertebrater/Fisk	Flera	Utbredning (alla livsstadier)	Virtanen et al. (2018)	Artikel	Inte koherent
Östersjön	2019	Evertebrater/Fisk	Flera	Larvspridning	Jonsson et al. (opubl.)	Manus	Inte koherent
Västerhavet	2013/2014	Makrofyter/Evertebrater/Fisk	Flera	Larv/frö spridning + migration	Johnson et al. (2013, 2014)	Rapport+Artikel	Inte koherent
Västerhavet	2014	Evertebrater/Fisk	45 fisk + 80 evertebratarter	Larvspridning	Moksnes et al. (2014)	Rapport	Inte koherent
Västerhavet	2015	Evertebrater/Fisk	Flera	Larvspridning	Moksnes et al. (2015)	Rapport	Inte koherent
Västerhavet	2016	Evertebrater/Fisk	Flera	Larvspridning	Jonsson et al. (2016)	Artikel	Inte koherent

publicerade i antingen vetenskapliga artiklar och/eller rapporter och de flesta studierna fann att nätverket av skyddade områden inte var ekologiskt fungerande (Tabell 3). I vissa fall uppfyllde nätverket något av de fyra kriterierna men långt ifrån alla. Generellt är det huvudsakligen det fjärde kriteriet som utvärderats, alltså hur väl sammanlänkat nätverket är. Fokus har varit på larvspridning, som undersökts med hjälp av hydrodynamiska modeller. Tre studier i Västerhavet (Moksnes et al. 2014b, Moksnes et al. 2015, Jonsson et al. 2016b) och tre studier i Östersjön (Corell et al. 2012, Nilsson Jacobi et al. 2012, Jonsson et al. opubl.) har utvärderat nätverket av skyddade områden på detta sätt. Uppgifter från planktonprovtagningar på olika djup har sammanställts för att identifiera simdjup, pelagisk period (hur länge de är i fria vattenmassan), och rekryteringssäsong hos en mängd organismer för att inkludera i modellerna. Larvspridning har sedan simulerats genom att släppa virtuella larver med olika simbeteenden från områden motsvarande arternas ungefärliga utbredningsområden. Dessa modeller ger en bra bild av hur långt och vart olika larver kan spridas. Dock har de hydrodynamiska modellerna en grov rumslig upplösning och tar därmed inte hänsyn till de lokala och variabla strömförhållanden man har exempelvis i skärgårdsområden. Detta kan överskatta spridningen av larver. Modellerna tar inte heller hänsyn till skillnader i habitat mellan olika områden, helt enkelt för att heltäckande habitatkartor för Östersjön och Västerhavet saknats.

Resultaten från dessa studier visar att nätverket av skyddade Natura 2000-områden (Corell et al. 2012, Nilsson Jacobi et al. 2012) och HELCOM MPAs (Jonsson et al. opubl.) inte är koherent i Östersjön och att nätverket är svagt framförallt längs Sveriges ostkust och Finlands västkust. De svenska skyddade områdena är dessutom generellt för små för att larver producerade där faktiskt ska kunna hålla sig inom områdena och upprätthålla livskraftiga populationer (Jonsson et al. opubl.). Analysen gällande storlek bygger på att det enbart är larver som blir kvar inom områdena som kommer att bidra till populationen, och att en relativt hög proportion av larvproduktionen behöver bli kvar för att upprätthålla populationen.

I Västerhavet var nätverket inte heller ekologisk koherent. Man fann att OSPAR MPAs i södra Kattegatt och danska Bälten är viktigast för konnektiviteten längs hela kusten eftersom vattenströmmarna går i huvudsak norrut i det yttligare vattnet (Fig. 6; Moksnes et al. 2014b, Jonsson et al. 2016b). OSPAR MPA-nätverket är dock inte så bra designat i Kattegatt och Skagerrak då områdena är för små och felplacerade för att upprätthålla konnektiviteten på ett bra sätt. Man poängterar dock att utvärderingarna inte är så tillförlitliga i skärgårdsområden till följd av att de hydrodynamiska modellerna är grova.

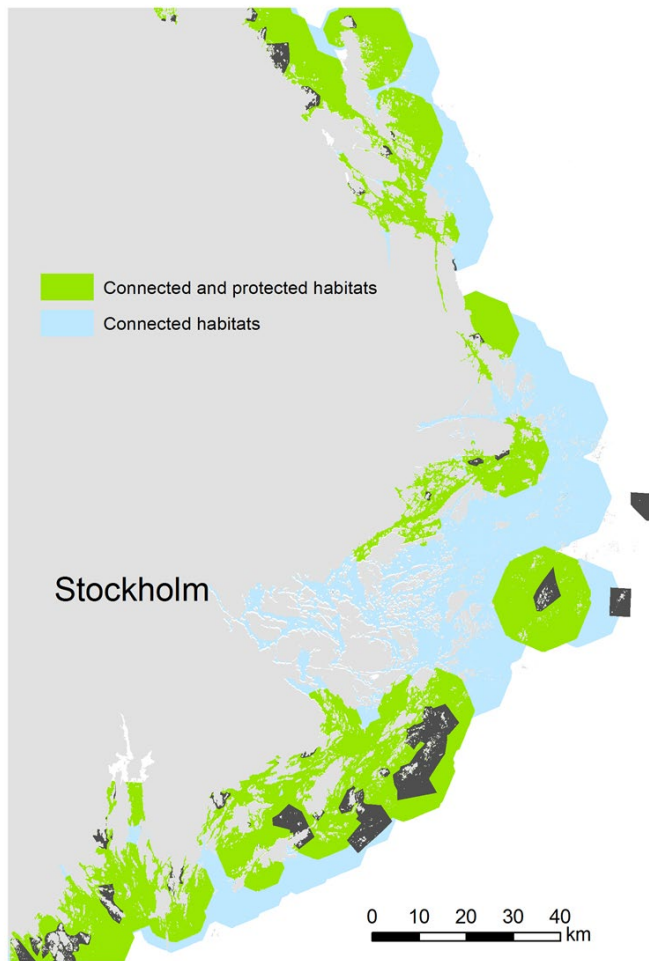




*Figur 6.* Resultat från larvmodeller där optimala nätverk av skyddade områden (rött) visas för organismsamhällen i 4 olika habitat a) grunda områden (alla habitat), b) djupa områden (alla habitat), c) grund hårbotten, och d) djup hårbotten. Nätverket av OSPAR MPAs (grönt) och andra skyddade områden (Blått) är också illustrerade. Total area av det optimala nätverket motsvarar total area för nätverket av befintliga OSPAR MPAs och andra skyddade områden. Bild från Moksnes et al. (2014)

Nätverken har också utvärderats genom studier baserade på fasta spridningsavstånd och bentiska habitatkartor. I Västerhavet har detta enbart gjorts i en studie (Johnson et al. 2013), medan det i Östersjön har gjorts inom projektet BALANCE och inom HELCOM. I Östersjön har 25 och/eller 50 km använts som fasta mått och bara på ett fåtal arter, oftast 5 typorganismer (blåstång, gaffeltång, östersjömussla, tånggråsugga, piggvar) har ingått (Piekäinen & Korpinen 2007, HELCOM 2010, Wolters et al. 2015, HELCOM 2016). Man studerade då hur väl sammanlänkat nätverket var (konnektiviteten) genom att se hur många länkar det fanns mellan skyddade områden baserade på dessa fasta mått (25 och/eller 50 km) och för artspecifika mått för de 5 typorganismerna (1-100 km beroende på art). Dessa studier utvärderade även de andra 3 kriterierna genom att titta på hur storleksfördelningen såg ut för de enskilda skyddade områdena (*Adekvat*), hur stor del av dessa habitat var skyddade (*Representativt*) och hur många områden på minst 24 ha som fanns av varje habitat (*Replikerat*). I Västerhavet användes 50 och 80 km som fasta mått (Johnson et al. 2014) och de andra kriterierna var utvärderade på liknande sätt som i Östersjön. Studierna visade att nätverket av skyddade områden bara delvis var ekologiskt fungerande (Tabell 3).

Ett liknande tillvägagångssätt, fast baserat på artspecifik information om habitatutbredning och aktiva migrationer tillämpades i en studie av Natura 2000-nätverket och kustfisk (gädda, abborre, gös och mört) i skärgårdsregionen från Stockholms skärgård till Åland och Skärgårdshavet i Finland (Sundblad et al. 2011). Här undersöktes koherensen, framför allt representativitet, definierat som andel av fiskhabitat som skyddades av nätverket, och konnektivitet. Konnektiviteten utvärderades dels för habitat som helhet och dels för de habitat som var skyddade. Analysen visade att både representativiteten och konnektiviteten var svaga, och den kartbaseerade analysen identifierade områden där nätverket behöver förstärkas (Fig. 7). Metoden lämpar sig för utvärdering av koherens i komplexa kustmiljöer där habitattillgången är mycket ojämnt fördelad och där många arter sprider sig främst genom aktiv migration, samtidigt som de hydrodynamiska modellerna i dagsläget saknar tillräcklig rumslig upplösning för att ge bra resultat.



*Figur 7.* Analys av konnektivitet för Natura 2000-nätverket av skyddade marina områden i Stockholms skärgård med avseende på kustfiskars reproduktionsområde. De gröna områdena visar de delar av skärgården där reproduktionsområden är skyddade och tillräckligt nära varandra för att möjliggöra migration av fisken mellan områdena. De ljusblå områdena visar område där reproduktionsområden är sammanlänkade, men där skydd av miljöerna genom naturreservat eller Natura 2000-områden saknas. De mörkgrå områdena visar skyddade områden. Bilden är anpassad från Sundblad et al. (2011).

En studie på strömming har också gjorts längs finska kusten för att utvärdera representativiteten, där andelen lekströmming jämfördes med Natura 2000-nätverket (Bergström et al. 2007). Man fann att representativiteten av nätverket var bra i Bottnaviken där 40-50 % av lekströmming ingick i Natura 2000-nätverket men att den var otillräcklig i Finska viken. Nyligen gjordes även en omfattande utvärdering längs finska kusten där utbredningskartor användes för de vanligast förekommande organismerna, nyckel- och habitatbildande arter (bl. a. ålnate, blåstång, ålgräs och

blåmusslor) samt hotade och rödlistade arter och habitat (Virtanen et al. 2018). Även utbredningskartor på uppväxtområden för fisk, som var baserade på modeller från Kallasvuo et al. (2016), ingick. De fann att bara 27 % av de ekologiskt viktigaste områdena var skyddade men att detta kunde dubblas genom att utöka nätverket med så lite som 1 % av väl utvalda områden.

Utöver osäkerheterna kring arternas spridningsmönster och utbredning, utgör en svaghet i samtliga analyser att man inte tagit hänsyn till vilken typ av hot de skyddade områdena i praktiken kan motverka. Analyserna har utgått från att organismer och habitat inom områdena är starkt skyddade. I praktiken kan dock skyddet i många fall vara svagt. Exempelvis regleras fisket endast när det anses som en nödvändig bevarandeåtgärd, vilket i sin tur är kopplat till formulering av bevarandemål och syfte för det skyddade området. Detta medför att fiske är starkt reglerat enbart inom vissa skyddade områden, vilket innebär att man kan få påverkan både genom uttaget av fisk, genom bifångster och genom bottenpåverkan från redskapen (Hammersland & Hjerpe Olausson 2011). Det har samtidigt visat sig att skyddade områden i kustzonen kan innebära ett svagt skydd mot exploatering, exempelvis i form av bryggor, i känsliga livsmiljöer. Eriander et al. (2017) fann att fler undantag gjordes i redan exploaterade områden jämfört med oexploaterade, även om dessa utgjorde Natura 2000 områden. En flytande brygga som täckte 455m<sup>2</sup> blev t.ex. beviljad med motiveringen att den nya bryggan var placerad i ett redan exploaterat område som då tappat i naturvärde. Det är därför viktigt att vid utvärderingar av ekologisk koherens inte enbart fokusera på var de skyddade områdena placerats, utan även vilka hot som områdena i praktiken skyddar emot och vilken typ av skydd som finns (naturreservat, nationalpark, Natura 2000, HELCOM eller OSPAR MPA, strandskydd, biotopskydd).

## 10 Befintlig kunskap samt kunskapsbehov gällande ekologisk konnektivitet i svenska kust- och havsområden

Kunskapen om hur långt organismer sprider sig, både genom aktiv migration och passiv larvspridning, är begränsad. Det är framförallt hos kommersiellt viktiga arter (hummer, torsk, skrubbskädda, piggvar, sill, skarpsill, lax, öring, sik, abborre, gädda och gös) som man gjort märkningsstudier och kunnat få ett mått på hur långt dessa arter aktivt vandrar (Aro 2002, Saulamo & Neuman 2002). Flest märkningsstudier finns på lax, men dessa jämför främst återfångster i älvarna för att bedöma överlevnad hos vild och odlad lax och relativt lite information finns om deras vandringar i den fria vattenmassan (Drenner et al. 2012). I Östersjön gjordes de första märkningsstudierna redan i början på 1900-talet, strax efter att Internationella Havsforskningsrådet hade bildats (Aro 2002). De äldre märkningsstudierna gjordes med ”mark-recapture” metoden, där fisken fångades, märktes med ett id-nummer och sedan släpptes tillbaka. Baserat på återfångstrapporter från fiskare kan man sedan spåra hur långt den rört sig. Numera finns det moderna elektroniska märken som loggar både temperatur, djup och andra viktiga miljövariabler eller akustiska märken (telemetry) där en signal sänds ut och tas upp av mottagare som placerats i ett område där fisken rör sig.

Utöver hummer har de flesta märkningsstudier gjorts på fisk. Det råder således stor brist på information om aktiva migrationer hos evertebrater. För fisk saknas dessutom information om spridningsmått för mindre, icke-kommersiella arter, även om de ofta kan vara viktiga arter för ekosystemens funktion.

Information om passiva spridningsmått har främst kommit från modelleringsstudier. Då det är svårt att följa mikroskopiskt små larvers väg via komplexa strömmar, ofta över stora områden, har olika modellverktyg använts för att studera larvspridning och identifiera områden som är viktiga för konnektiviteten. Detta har gjorts i både

Östersjön och Västerhavet, och områden som är av stort intresse att skydda har identifierats (Corell et al. 2012, Moksnes et al. 2015, Jonsson et al. 2016b, Jonsson et al. opubl.). Modelleringsstudier har även gjorts enskilt för sill, torsk och skrubbskädda i Västerhavet och Östersjön för att identifiera vart ägg och larver sprids samt utbredningen av uppväxtområden (Hinrichsen et al. 2012a, Hinrichsen et al. 2012b, Florin et al. 2013, Hinrichsen et al. 2017a, Hinrichsen et al. 2017b). I Västerhavet har man även studerat spridning av hummerlarver genom ljusfällor och visat att spridningen kan vara begränsad i de områden där strömvirvlar håller kvar larverna i ett visst område (Øresland & Ulmestrand 2013). Dessa typer av modelleringsstudier kan användas för att 1) få ett mått på hur stora skyddade områden kan behöva vara för att upprätthålla goda bestånd för arter med passiv spridning, 2) identifiera vilka områden som är viktiga för att bidra med larver till specifika skyddade områden, 3) identifiera optimala nätverk av MPAs, 4) identifiera optimala utvidgningar av befintliga nätverk, och 5) identifiera spridningsbarriärer och därmed lämpliga förvaltningsenheter.

Studier baserade på migrationsavstånd kan istället fungera för arter med aktiv migration och begränsad larvspridning. Detta gäller framförallt kustnära arter och arter av sötvattensursprung, som är förhållandevis stationära men även en del marina evertebrater och fiskar. En begränsad sådan studie har gjorts för abborre, gädda, gös och mört för en del av Östersjön (Sundblad et al. 2011) och skulle kunna appliceras i större skala när man har tillgång till habitatinformation för större områden och fler organismgrupper. Metoden lämpar sig framför allt för utvärdering av koherens i komplexa kustmiljöer där habitattillgången är mycket ojämnt fördelad och där många arter sprider sig främst genom aktiv migration, samtidigt som de hydrodynamiska modellerna i dagsläget saknar tillräcklig rumslig upplösning för att ge bra resultat. Habitatinformation angående möjliga spridningskorridorer vore också önskvärt att inkludera. För tillfället saknas sådana studier för både väst- och ostkusten.

Mängden genetiska studier som återspeglar organismers spridning är också begränsade. Få studier angav specifika mått och i många fall fick vi göra egna mätningar i kartverktyg baserade på publicerad information. Genetiska studier, som visar på den genetiska variationen mellan populationer, ger ett mått på hur långt organismer sprider sig, men fokuserar på de individer som rör sig allra längst eftersom det behövs ett mycket litet genetiskt flöde för att sudda ut genetiska skillnader. Märkningsstudier där man fokuserar på typiska spridningsavstånd återspeglar i stället de skalor som är väsentliga för populationsdynamiken och kan därmed vara mer relevanta med avseende på studier av ekologisk koherens och upprätthållande av livskraftiga populationer.

Att kombinera genetik med några av de andra metoderna, t.ex. märkning eller modellering, kan ge en bättre bild och hjälpa till att få ett helhetsgrepp. Dock finns det få sådana studier från svenska kust- och havsområden. Bland de få är Östergren et al. (2012) som kombinerade genetik och telemetri för att följa lekvandring hos öring och Larsson et al. (2015) som kombinerade genetik med otolitkemi för att följa vandringsmönster hos gädda i Östersjön. Otolitkemi är en metod som använts för att t.ex. härleda var en organism har vuxit upp då vattenkemin skiljer sig åt mellan olika salthalter och olika kustområden. Fiskotoliter (hörselstenar) har dagliga tillväxtringar, likt årsringar på träd, och kan analyseras för innehåll av olika stabila isotoper som matchar det vatten de vuxit upp i. Det har t.ex. använts för just öring och lax för att identifiera vilka älvar de kommer ifrån (Drenner et al. 2012, Taal et al. 2018), och på samma sätt för att identifiera vattendrag för sötvattenlekande gädda (Engstedt et al. 2014). För vissa arter, som öring, lax och gädda kan det vara en nackdel att enbart använda genetiska studier då man hos dessa gör utsättningar, ibland från odlingar, från samma population men i olika områden. Olikheter i den genetiska uppsättningen återspeglar då inte naturliga rörelsemönster. Ett fåtal studier där genetik kombinerats med larvspridningsmodeller har gjorts i Nordsjön och Västerhavet på torsk (Jonsson et al. 2016a, Barth et al. 2017) och ålgräs (Jahnke et al. 2018). Man fann bl. a. att ålgräs kunde spridas längre sträckor än man trott (>100) genom drivande blomskott och på så sätt bidra till den genetiska diversiteten i Västerhavet (Jahnke et al. 2018).

För arter som inte påverkats av utsättningar kan genetiska metoder användas för att direkt uppskatta migration. Med hjälp av högupplösta genetiska markörer kan individers populationstillhörighet identifieras med stor säkerhet. SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms) associerade med gener utsatta för selektion har använts för att identifiera beståndstillhörighet hos kommersiellt fiskade arter. Till exempel kan det fastställas med stor säkerhet om en individ härstammar från det östra eller västra torskbeståndet i Östersjön (Nielsen et al. 2012). Dessa metoder har bland annat använts för att identifiera beståndstillhörighet hos kommersiellt fiskade arter (Nielsen et al. 2012). Hittills har det dock bara undantagsvis använts för att studera konnektivitet mellan MPAs, eller mellan MPAs och icke-skyddade områden, trots att det är ett lovande forskningsfält (Jenkins & Stevens 2018). Genom att identifiera var en individ kommer från kan migranter upptäckas. Det är även möjligt att genom föräldraskapsanalys identifiera var en individs föräldrar härstammar från och på så sätt få reda på om migranter även förökar sig i nya miljöer, i svenska kust- och havsområden har till exempel den reproduktiva framgången hos vild respektive odlad lax studerats (Dannewitz et al. 2004). Att använda genetik för att direkt studera konnek-

tivitet kräver dock omfattande provtagning. Om migrationsgraden är låg mellan populationer eller MPAs behöver många individer provtas för att fånga upp möjliga migranter. Likaså kräver föräldraskapsanalys att stora delar av föräldrapopulationen provtas. Men det finns även fördelar med att använda genetiska metoder för att uppskatta migration. Genetiska markörer bärs inom varje individ som en naturlig identifiering som kan fungera på samma sätt som ett fysiskt märke vid klassiska märkningsstudier, med fördelen att stora märkningsprojekt inte behöver företas.

Sammanfattningsvis finns behov av fler studier för att ta fram spridningsmått för enskilda arter, särskilt evertebrater och icke-kommersiella fiskar. Studierna kan med fördel kombinera olika metoder (märkning, otolitkemi, genetik, modellering) för att få en bredare kunskap om både typiska avstånd som påverkar populationsdynamiken och maxavstånd som påverkar den genetiska avgränsningen av populationer. Det finns även ett behov av heltäckande artutbredningskartor, som kan användas för att göra rumsligt högupplösta analyser av konnektivitet, både genom larvspridningsmodeller och genom analyser av aktiv migration. De senaste åren har det gjorts omfattande studier av larvspridning på en övergripande nivå för både Västerhavet och Östersjön (Berglund et al. 2012, Corell et al. 2012, Moksnes et al. 2014b, Jonsson et al. 2016b, Hinrichsen et al. 2017a, Jonsson et al. opubl.), men det finns ett behov av analyser även gällande arter som främst sprider sig genom aktiv migration, dvs. framför allt kustlevande evertebrater och fiskar. Detta gäller för både väst- och ostkusten. I framtiden, när mer detaljerade larvspridningsmodeller finns tillgängliga, kan även mer högupplösta analyser för arter med larvspridning tas fram. Den här typen av analyser kan användas för att identifiera områden som är centrala för populationer ur ett konnektivitetsperspektiv. Denna kartbaserade information är viktig för arbetet med grön infrastruktur, för fysisk planering av verksamheter och för att rikta områdesskydd och habitatrestaureringsåtgärder till prioriterade områden.



## Referenslista

- Andersson MH, Öhman MC (2010) Fish and sessile assemblages associated with wind-turbine constructions in the Baltic Sea. *Marine and Freshwater Research* 61:642-650
- Andersson Å, Korpinen S, Liman A-S, Nilsson P, Piekäinen H, Huggins A (2008) Ecological coherence and principles for MPA assessment, selection and design. BALANCE Technical Summary Report PART 3/4
- Ardron JA (2008) Three initial OSPAR tests of ecological coherence: heuristics in a data-limited situation. *ICES Journal of Marine Science* 65:1527-1533
- Aro E (1989) A review of fish migration patterns in the Baltic. *Rapp P-v Réun Cons int Explor Mer*:72-96
- Aro E (2002) Fish migration studies in the Baltic Sea - a historical view. *ICES Marine Science Symposia* 215:361-370
- Balbar AC, Metaxas A (2019) The current application of ecological connectivity in the design of marine protected areas. *Global Ecology and Conservation* 17:e00569
- Barth JMI, Berg PR, Jonsson PR, Bonanomi S, Corell H, Hemmer-Hansen J, Jakobsen KS, Johannesson K, Jorde PE, Knutsen H, Moksnes P-O, Star B, Stenseth NC, Svedäng H, Jentoft S, André C (2017) Genome architecture enables local adaptation of Atlantic cod despite high connectivity. *Molecular Ecology* 26:4452-4466
- Bekkevold D, Helyar SJ, Limborg MT, Nielsen EE, Hemmer-Hansen J, Clausen LAW, Carvalho GR, Consortium F (2015a) Gene-associated markers can assign origin in a weakly structured fish, Atlantic herring. *ICES Journal of Marine Science* 72:1790-1801
- Bekkevold D, Jacobsen L, Hemmer-Hansen J, Berg S, Skov C (2015b) From regionally predictable to locally complex population structure in a freshwater top predator: river systems are not always the unit of connectivity in Northern Pike *Esox lucius*. *Ecology of Freshwater Fish* 24:305-316
- Berg F, Slotte A, Johannessen A, Kvamme C, Clausen LW, Nash RDM (2017) Comparative biology and population mixing among local, coastal and offshore Atlantic herring (*Clupea harengus*) in the North Sea, Skagerrak, Kattegat and western Baltic. *PLOS ONE* 12:e0187374
- Berglund M, Nilsson Jacobi M, Jonsson PR (2012) Optimal selection of marine protected areas based on connectivity and habitat quality. *Ecological Modelling* 240:105-112
- Bergström L, Korpinen S, Bergström U, Andersson Å (2007) Essential fish habitats and fish migration patterns in the Northern Baltic Sea. *Balance Interim Report no 29*
- Bergström L, Tatarenkov A, Johannesson K, Jönsson RB, Kautsky L (2005) Genetic and morphological identification of *Fucus radicans* sp. Nov. (Fucales, Phaeophyceae) in the brackish Baltic Sea. *Journal of Phycology* 41:1025-1038
- Boedeltje G, Spanings T, Flik G, Pollux BJA, Sibbing FA, Verberk WCEP (2015) Effects of seed traits on the potential for seed dispersal by fish with contrasting modes of feeding. *Freshwater Biology* 60:944-959
- Botsford LW, White JW, Coffroth MA, Paris CB, Planes S, Shearer TL, Thorrold SR, Jones GP (2009) Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas: matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs* 28:327-337

- Bruno JF, Bates AE, Cacciapaglia C, Pike EP, Amstrup SC, van Hooidonk R, Henson SA, Aronson RB (2018) Climate change threatens the world's marine protected areas. *Nature Climate Change* 8:499-503
- Candolin U, Voigt H-R (2003) Size-dependent selection on arrival times in sticklebacks: why small males arrive first. *Evolution* 57:862-871
- Carr MH, Robinson SP, Wahle C, Davis G, Kroll S, Murray S, Schumacker EJ, Williams M (2017) The central importance of ecological spatial connectivity to effective coastal marine protected areas and to meeting the challenges of climate change in the marine environment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 27:6-29
- Charlesworth B (2009) Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature Reviews Genetics* 10:195
- Clausen LAW, Stæhr K-J, Rindorf A, Mosegaard H (2015) Effect of spatial differences in growth on distribution of seasonally co-occurring herring *Clupea harengus* stocks. *Journal of Fish Biology* 86:228-247
- Corell H, Moksnes PO, 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
- Cossellu M, Nordberg K (2010) Recent environmental changes and filamentous algal mats in shallow bays on the Swedish west coast — A result of climate change? *Journal of Sea Research* 63:202-212
- Cowen RK, Lwiza KMM, Sponaugle S, Paris CB, Olson DB (2000) Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* 287:857-859
- Cowen RK, Paris CB, Srinivasan A (2006) Scaling of connectivity in marine populations. *Science* 311:522-527
- Dannewitz J, Petersson E, Dahl J, Prestegard T, Löf A-C, Järvi T (2004) Reproductive success of hatchery-produced and wild-born brown trout in an experimental stream. *Journal of Applied Ecology* 41:355-364
- Dannewitz J, Prestegard T, Palm S (2010) Långsiktigt hållbar gösförvaltning. *Finfo* 2010:3
- Dannheim J, De Mesel I, Vanaverbeke J, Degraer S, Derweduwen J, Gill AB, Hutchison ZL, Jackson AC, Martin G, Rostin L, Reubens J, Wilding TA, Wilhelmsson D, Bergström L, Birchenough SNR, Brzana R, Janas U, Boon AR, Coolen JWP, Raoux A, Dauvin J-C (2019) Benthic effects of offshore renewables: identification of knowledge gaps and urgently needed research. *ICES J Mar Sci* doi: 10.1093/icesjms/fsz018
- DeFaveri J, Shikano T, Ghani NIA, Merilä J (2012) Contrasting population structures in two sympatric fishes in the Baltic Sea basin. *Marine Biology* 159:1659-1672
- DeFaveri J, Shikano T, Shimada Y, Merilä J (2013) High degree of genetic differentiation in marine three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Molecular Ecology* 22:4811-4828
- Drenner SM, Clark TD, Whitney CK, Martins EG, Cooke SJ, Hinch SG (2012) A synthesis of tagging studies examining the behaviour and survival of anadromous salmonids in marine environments. *PLOS ONE* 7:e31311
- Einfeldt AL, Doucet JR, Addison JA (2014) Phylogeography and cryptic introduction of the ragworm *Hediste diversicolor* (Annelida, Nereididae) in the Northwest Atlantic. *Invertebrate Biology* 133:232-241
- Engstedt O, Engkvist R, Larsson P (2014) Elemental fingerprinting in otoliths reveals natal homing of anadromous Baltic Sea pike (*Esox lucius* L.). *Ecology of Freshwater Fish* 23:313-321
- Eriander L, Laas K, Bergström P, Gipperth L, Moksnes P-O (2017) The effects of small-scale coastal development on the eelgrass (*Zostera marina* L.) distribution along the Swedish west coast – Ecological impact and legal challenges. *Ocean & Coastal Management* 148:182-194
- Faillietaz R, Paris CB, Irisson J-O (2018) Larval fish swimming behavior alters dispersal patterns from Marine Protected Areas in the North-Western Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science* 5:97
- Félix-Hackradt FC, Hackradt CW, Treviño-Otón J, Pérez-Ruzafa Á, García-Charton JA (2018) Effect of marine protected areas on distinct fish life-history stages. *Marine Environmental Research* <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.06.012>
- Fisher R (2005) Swimming speeds of larval coral reef fishes: impacts on self-recruitment and dispersal. *Marine Ecology Progress Series* 285:223-232

- Florin A-B, Franzén F (2010) Spawning site fidelity in Baltic Sea turbot (*Psetta maxima*). Fisheries Research 102:207-213
- Florin AB, Bergström U, Ustups D, Lundström K, Jonsson PR (2013) Effects of a large northern European no-take zone on flatfish populations. Journal of Fish Biology 83:939-962
- Florin AB, Höglund J (2008) Population structure of flounder (*Platichthys flesus*) in the Baltic Sea: differences among demersal and pelagic spawners. Heredity 101:27-38
- Gagnaire P-A, Broquet T, Aurelle D, Viard F, Souissi A, Bonhomme F, Arnaud-Haond S, Bierne N (2015) Using neutral, selected, and hitchhiker loci to assess connectivity of marine populations in the genomic era. Evolutionary Applications 8:769-786
- Gaines SD, Gaylord B, Gerber LR, Hastings A, Kinlan B (2007) Connecting places: the ecological consequences of dispersal in the sea. Oceanography 20:90-99
- Green AL, Fernandes L, Almany G, Abesamis R, McLeod E, Aliño PM, White AT, Salm R, Tanzer J, Pressey RL (2014) Designing marine reserves for fisheries management, biodiversity conservation, and climate change adaptation. Coastal Management 42:143-159
- Göransson P (2017) Changes of benthic fauna in the Kattegat – An indication of climate change at mid-latitudes? Estuarine, Coastal and Shelf Science 194:276-285
- Hammar J, Mattson M (2017) Möjliga klimatrefugier i Östersjön baserat på två olika scenarier - Kunskapsunderlag för havsplanering. Havs- och vattenmyndighetens rapport 2017:37.
- Hammersland J, Hjerpe Olausson Je (2011) Reglering av fiske i skyddade havsområden. Naturvårdsverkets rapport 6416.
- Hansen JP, Sundblad G, Bergström U, Austin ÅN, Donadi S, Eriksson BK, Eklöf JS (2018) Recreational boating degrades vegetation important for fish recruitment. Ambio 48:539–551
- HELCOM (2010) Towards an ecologically coherent network of well-manged Marine Protected Areas - Implementation report on the status and ecological coherence of the HELCOM BSPA network: Executive summary. Balt. Sea Environ. Proc. No. 124A.
- HELCOM (2016) Ecological coherence assessment of the Marine Protected Area network in the Baltic. Balt. Sea Environ. Proc. No. 148.
- HELCOM (2018) State of the Baltic Sea – Second HELCOM holistic assessment 2011-2016. Report. Available at: [www.helcom.fi/baltic-sea-trends/holistic-assessments/state-of-the-baltic-sea-2018/reports-and-materials/](http://www.helcom.fi/baltic-sea-trends/holistic-assessments/state-of-the-baltic-sea-2018/reports-and-materials/).
- Hinrichsen H-H, Kühn W, Peck MA, Voss R (2012a) The impact of physical and biological factors on the drift and spatial distribution of larval sprat: A comparison of the Baltic and North Seas. Progress in Oceanography 107:47-60
- Hinrichsen H-H, Petereit C, Nissling A, Wallin I, Ustups D, Florin A-B, Handling editor: Claire P (2017a) Survival and dispersal variability of pelagic eggs and yolk-sac larvae of central and eastern baltic flounder (*Platichthys flesus*): application of biophysical models. ICES Journal of Marine Science 74:41-55
- Hinrichsen HH, Hüsey K, Huwer B (2012b) Spatio-temporal variability in western Baltic cod early life stage survival mediated by egg buoyancy, hydrography and hydrodynamics. ICES Journal of Marine Science 69:1744-1752
- Hinrichsen HH, von Dewitz B, Lehmann A, Bergström U, Hüsey K (2017b) Spatio-temporal dynamics of cod nursery areas in the Baltic Sea. Progress in Oceanography 155:28-40
- Hogfors H (2015) Marin grön infrastruktur – naturvärdesbedömning, nyckelfaktorer och påverkansfaktorer. AquaBiota Report 2015:06. 34 sid
- Härmä M, Lappalainen A, Urho L (2008) Reproduction areas of roach (*Rutilus rutilus*) in the northern Baltic Sea: potential effects of climate change. Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences 65:2678-2688
- Jahnke M, Jonsson PR, Moksnes PO, Loo LO, Nilsson JM, Olsen JL (2018) Seascape genetics and biophysical connectivity modelling support conservation of the seagrass *Zostera marina* in the Skagerrak–Kattegat region of the eastern North Sea. Evolutionary Applications 11:645-661
- Jenkins TL, Stevens JR (2018) Assessing connectivity between MPAs: Selecting taxa and translating genetic data to inform policy. Marine Policy 94:165-173
- Johnson D, Ardron J, Billett D, Hooper T, Mullier T (2013) An assessment of the ecological coherence of the OSPAR network of marine protected areas in 2012. OSPAR Report

- Johnson D, Ardron J, Billett D, Hooper T, Mullier T, Chaniotis P, Ponge B, Corcoran E (2014) When is a marine protected area network ecologically coherent? A case study from the North-east Atlantic. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24:44-58
- Jonsson PR, Corell H, André C, Svedäng H, Moksnes P-O (2016a) Recent decline in cod stocks in the North Sea–Skagerrak–Kattegat shifts the sources of larval supply. *Fisheries Oceanography* 25:210-228
- Jonsson PR, Kotta J, Andersson HC, Herkül K, Virtanen E, Sandman AN, Johannesson K (2018) High climate velocity and population fragmentation may constrain climate-driven range shift of the key habitat former *Fucus vesiculosus*. *Diversity and Distributions* 24:892-905
- Jonsson PR, Moksnes PO, Corell H, Bonsdorff E, Nilsson Jacobi M (opubl.) Ecological coherence of Marine Protected Areas: new tools applied to the Baltic Sea network. Submitted to *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*
- Jonsson PR, Nilsson JM, Moksnes PO (2016b) How to select networks of marine protected areas for multiple species with different dispersal strategies. *Diversity and Distributions* 22:161-173
- Jørgensen HBH, Hansen MM, Bekkevold D, Ruzzante DE, Loeschcke V (2005) Marine landscapes and population genetic structure of herring (*Clupea harengus* L.) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology* 14:3219-3234
- Kallasvuo M, Vanhatalo J, Veneranta L (2016) Modeling the spatial distribution of larval fish abundance provides essential information for management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74:636-649
- Kinlan BP, Gaines SD (2003) Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: a community perspective. *Ecology* 84:2007-2020
- Koljonen M-L, Tähtinen J, Säisä M, Koskiniemi J (2002) Maintenance of genetic diversity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) by captive breeding programmes and the geographic distribution of microsatellite variation. *Aquaculture* 212:69-92
- Källström B, Nyqvist A, Åberg P, Bodin M, André C (2008) Seed rafting as a dispersal strategy for eelgrass (*Zostera marina*). *Aquatic Botany* 88:148-153
- Laikre L, Miller LM, Palmé A, Palm S, Kapuscinski AR, Thoreson G, Ryman N (2005) Spatial genetic structure of northern pike (*Esox lucius*) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology* 14:1955-1964
- Lamichhaney S, Barrio AM, Rafati N, Sundström G, Rubin C-J, Gilbert ER, Berglund J, Wetterbom A, Laikre L, Webster MT, Grabherr M, Ryman N, Andersson L (2012) Population-scale sequencing reveals genetic differentiation due to local adaptation in Atlantic herring. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:19345-19350
- Larsson P, Tibblin P, Koch-Schmidt P, Engstedt O, Nilsson J, Nordahl O, Forsman A (2015) Ecology, evolution, and management strategies of northern pike populations in the Baltic Sea. *Ambio* 44:451-461
- Leeuwen CHAv, Lovas-Kiss Á, Ovegård M, Green AJ (2017) Great cormorants reveal overlooked secondary dispersal of plants and invertebrates by piscivorous waterbirds. *Biology Letters* 13:20170406
- Leis JM (2006) Are larvae of demersal fishes plankton or nekton? *Advances in Marine Biology* 51:57-141
- Limborg MT, Pedersen JS, Hemmer-Hansen J, Tomkiewicz J, Bekkevold D (2009) Genetic population structure of European sprat *Sprattus sprattus*: differentiation across a steep environmental gradient in a small pelagic fish. *Marine Ecology Progress Series* 379:213-224
- Lowe WH, Allendorf FW (2010) What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology* 19:3038-3051
- Macura B, Byström P, Airoldi L, Eriksson BK, Rudstam L, Støttrup JG (2019) Impact of structural habitat modifications in coastal temperate systems on fish recruitment: a systematic review. *Environmental Evidence* 8:14
- McLeod E, Salm R, Green A, Almany J (2008) Designing marine protected area networks to address the impacts of climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:362-370
- Moksnes P-O, Corell H, Tryman K, Hordoir R, Jonsson PR (2014a) Larval behavior and dispersal mechanisms in shore crab larvae (*Carcinus maenas*): Local adaptations to different tidal environments? *Limnology and Oceanography* 59:588-602

- Moksnes PO, Jonsson PR, Nilsson Jacobi M, Vikström K (2014b) Larval connectivity and ecological coherence of marine protected areas (MPAs) in the Kattegat-Skagerrak region. Swedish Institute for the Marine Environment. Report.
- Moksnes PO, Nilsson Jacobi M, Jonsson P (2015) Identifying new areas adding larval connectivity to existing networks of MPAs. Swedish Agency for Marine and Water Management Report 2015:24.
- Momigliano P, Denys GPJ, Jokinen H, Merilä J (2018) *Platichthys solemdali* sp. nov. (Actinopterygii, Pleuronectiformes): A new flounder species from the Baltic Sea. *Frontiers in Marine Science* 5:225
- Nielsen EE, Cariani A, Aoidh EM, Maes GE, Milano I, Ogden R, Taylor M, Hemmer-Hansen J, Babbucci M, Bargelloni L, Bekkevold D, Diopere E, Grenfell L, Helyar S, Limborg MT, Martinsohn JT, McEwing R, Panitz F, Patarnello T, Tinti F, Van Houdt JKJ, Volckaert FAM, Waples RS, FishPopTrace c, Albin JEJ, Vieites Baptista JM, Barmintsev V, Bautista JM, Bendixen C, Bergé J-P, Blohm D, Cardazzo B, Diez A, Espiñeira M, Geffen AJ, Gonzalez E, González-Lavín N, Guarniero I, Jérôme M, Kochzius M, Krey G, Mouchel O, Negrisolo E, Piccinetti C, Puyet A, Rastorguev S, Smith JP, Trentini M, Verrez-Bagnis V, Volkov A, Zanzi A, Carvalho GR (2012) Gene-associated markers provide tools for tackling illegal fishing and false eco-certification. *Nature Communications* 3:851
- Nielsen EE, Hansen MM, Ruzzante DE, Meldrup D, Grønkjær P (2003) Evidence of a hybrid-zone in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Baltic and the Danish Belt Sea revealed by individual admixture analysis. *Molecular Ecology* 12:1497-1508
- Nielsen EE, Nielsen PH, Meldrup D, Hansen MM (2004) Genetic population structure of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) supports the presence of multiple hybrid zones for marine fishes in the transition zone between the Baltic Sea and the North Sea. *Molecular Ecology* 13:585-595
- Nilsson Jacobi M, André C, Döös K, Jonsson PR (2012) Identification of subpopulations from connectivity matrices. *Ecography* 35:1-13
- Nissling A, Nyberg S, Petereit C (2017) Egg buoyancy of flounder, *Platichthys flesus*, in the Baltic Sea - adaptation to salinity and implications for egg survival. *Fisheries Research* 191:179-189
- Nissling A, Thorsen A, da Silva FFG (2015) Fecundity regulation in relation to habitat utilisation of two sympatric flounder (*Platichthys flesus*) populations in the brackish water Baltic Sea. *Journal of Sea Research* 95:188-195
- Olsson J, Bergström L, Gårdmark A (2012a) Abiotic drivers of coastal fish community change during four decades in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 69:961-970
- Olsson J, Florin A-B, Mo K, Aho T, Ryman N (2012b) Genetic structure of whitefish (*Coregonus maraena*) in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 97:104-113
- Olsson J, Mo K, Florin AB, Aho T, Ryman N (2011) Genetic population structure of perch *Perca fluviatilis* along the Swedish coast of the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology* 79:122-137
- Orio A, Bergström U, Casini M, Erlandsson M, Eschbaum R, Hüsey K, Lehmann A, Ložys L, Ustup D, Florin A-B (2017) Characterizing and predicting the distribution of Baltic Sea flounder (*Platichthys flesus*) during the spawning season. *Journal of Sea Research* 126:46-55
- Orio A, Bergström U, Florin A-B, Lehmann A, Šics I, Casini M (2019) Spatial contraction of demersal fish populations in a large marine ecosystem. *Journal of Biogeography* 46:633-645
- Palumbi SR (2004) Marine reserves and ocean neighborhoods: the spatial scale of marine populations and their management. *Annual Review of Environment and Resources* 29:31-68
- Pereyra RT, Huenchunir C, Johansson D, Forslund H, Kautsky L, Jonsson PR, Johannesson K (2013) Parallel speciation or long-distance dispersal? Lessons from seaweeds (*Fucus*) in the Baltic Sea. *Journal of Evolutionary Biology* 26:1727-1737
- Perry D, Staveley TAB, Gullström M (2018) Habitat connectivity of fish in temperate shallow-water seascapes. *Frontiers in Marine Science* 4:440
- Piekäinen, Korpinen S (2007) Towards ecological coherence of the MPA network in the Baltic Sea. Balance Interim Report No 25
- Pihl L, Modin J, Wennhage H (2005) Relating plaice (*Pleuronectes platessa*) recruitment to deteriorating habitat quality: effects of macroalgal blooms in coastal nursery grounds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:1184-1193

- Rothäusler E, Corell H, Jormalainen V (2015) Abundance and dispersal trajectories of floating *Fucus vesiculosus* in the Northern Baltic Sea. *Limnology and Oceanography* 60:2173-2184
- Rönnbäck P, Kautsky N, Pihl L, Troell M, Söderqvist T, Wennhage H (2007) Ecosystem goods and services from Swedish coastal habitats: identification, valuation, and implications of ecosystem shifts. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 36:534-544
- Saulamo K, Neuman E (2002) Local management of Baltic fish stocks - significance of migrations. *Fiskeriverket, Finfo* 2002:9, 1-18
- Sreiber H, Haglund A (2013) Metoder för bedömning av naturvärden i marina områden - En förstudie på uppdrag från Havs- och vattenmyndigheten.
- Seitz RD, Wennhage H, Bergström U, Lipcius RN, Ysebaert T (2014) Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 71:648-665
- Snickars M, Sundblad G, Sandström A, Ljunggren L, Bergström U, Johansson G, Mattila J (2010) Habitat selectivity of substrate-spawning fish: modelling requirements for the Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Marine Ecology Progress Series* 398:235-243
- Snickars M, Weigel B, Bonsdorff E (2015) Impact of eutrophication and climate change on fish and zoobenthos in coastal waters of the Baltic Sea. *Marine Biology* 162:141-151
- Staveley TAB, Perry D, Lindborg R, Gullström M (2016) Seascape structure and complexity influence temperate seagrass fish assemblage composition. *Ecography*:40: 936-946
- Sundblad G, Bergström U (2014) Shoreline development and degradation of coastal fish reproduction habitats. *Ambio* 43:1020-1028
- Sundblad G, Bergström U, Sandström A (2011) Ecological coherence of marine protected area networks: a spatial assessment using species distribution models. *Journal of Applied Ecology* 48:112-120
- Sunde J, Tamario C, Tibblin P, Larsson P, Forsman A (2018) Variation in salinity tolerance between and within anadromous subpopulations of pike (*Esox lucius*). *Scientific Reports* 8:22
- Taal I, Rohtla M, Saks L, Kesler M, Jürgens K, Svirgden R, Matetski L, Verliin A, Paiste P, Vetemaa M (2018) Parr dispersal between streams via a marine environment: A novel mechanism behind straying for anadromous brown trout? *Ecology of Freshwater Fish* 27:209-215
- Tatarenkov A, Bergström L, Jonsson RB, Serrao EA, Kautsky L, Johannesson K (2005) Intriguing asexual life in marginal populations of the brown seaweed *Fucus vesiculosus*. *Molecular Ecology* 14:647-651
- Thorson G (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews* 25:1-45
- Tibblin P, Forsman A, Borger T, Larsson P (2016) Causes and consequences of repeatability, flexibility and individual fine-tuning of migratory timing in pike. *Journal of Animal Ecology* 85:136-145
- Tibblin P, Koch-Schmidt P, Larsson P, Stenroth P (2012) Effects of salinity on growth and mortality of migratory and resident forms of Eurasian perch in the Baltic Sea. *Ecology of Freshwater Fish* 21:200-206
- Ulrich C, Hemmer-Hansen J, Boje J, Christensen A, Hüsey K, Sun H, Clausen LW (2017) Variability and connectivity of plaice populations from the Eastern North Sea to the Baltic Sea, part II. Biological evidence of population mixing. *Journal of Sea Research* 120:13-23
- Ungfors A, Hallbäck H, Nilsson PG (2007) Movement of adult edible crab (*Cancer pagurus* L.) at the Swedish West Coast by mark-recapture and acoustic tracking. *Fisheries Research* 84:345-357
- Wake B (2012) Climate and Baltic Sea nutrients. *Nature Climate Change* 2:394
- Waples RS, Gaggiotti O (2006) What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology*:1419-1439
- Vasemägi A, Gross R, Paaver T, Koljonen ML, Nilsson J (2005) Extensive immigration from compensatory hatchery releases into wild Atlantic salmon population in the Baltic sea: spatio-temporal analysis over 18 years. *Heredity* 95:76
- Veneranta L, Hudd R, Vanhatalo J (2013) Reproduction areas of sea-spawning coregonids reflect the environment in shallow coastal waters. *Marine Ecology Progress Series* 477:231-250
- Wennerström L, Olsson J, Ryman N, Laikre L (2016) Temporally stable, weak genetic structuring in brackish water northern pike (*Esox lucius*) in the Baltic Sea indicates a contrasting

- divergence pattern relative to freshwater populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74:562-571
- Werner KM, Staby A, Geffen AJ (2016) Temporal and spatial patterns of reproductive indices of European hake (*Merluccius merluccius*) in the northern North Sea and Norwegian coastal areas. *Fisheries Research* 183:200-209
- Virtanen EA, Viitasalo M, Lappalainen J, Moilanen A (2018) Evaluation, gap analysis, and potential expansion of the Finnish marine protected area network. *Frontiers in Marine Science* 5
- Wolters H, Galparsoro I, Castro R, Korpinen S, Nurmi M, Tsangaris C, Reizopoulou S, van der Meulen M, Schipper C, Roeleveld G, Uriarte A, Uyarra MC (2015) Proposal for an assessment method of the ecological coherence of networks of marine protected areas in Europe. Report 1208917-000-ZKS-0018, 123pp. DOI: 10.13140/RG.2.1.2382.8969
- Øresland V, Ulmestrand M (2013) European lobster subpopulations from limited adult movements and larval retention. *ICES Journal of Marine Science* 70:532-539
- Östergren J, Nilsson J, Lundqvist H (2012) Linking genetic assignment tests with telemetry enhances understanding of spawning migration and homing in sea trout *Salmo trutta* L. *Hydrobiologia* 691:123-134

## Tack

Stort tack till Mårten Erlandsson för hjälp med illustrationer och Per Jonsson och Per Moksnes för information om larvspridning. Tack även till Leonard Sandin för granskning av rapporten.



## Bilaga 1

**Metoder:** Kombinationer av ord i sökningar på Web of Science: (dec 2018)

Connectivity\* coherence\* marine protected area\*  
Connectivity\* coherence\* marine reserve\*  
Connectivity\* coherence\* marine spatial planning\*  
Connectivity\* coherence\* Baltic Sea\*  
Connectivity\* coherence\* Swedish west coast\*  
Connectivity\* coherence\* Skagerrak\*  
Connectivity\* coherence\* Kattegat\*  
Ecological coherence\* marine protected area\*  
Ecological coherence\* marine reserve\*  
Ecological coherence\* marine spatial planning\*  
Ecological coherence\* Baltic Sea\*  
Ecological coherence\* Swedish west coast\*  
Ecological coherence\* Skagerrak\*  
Ecological coherence\* Kattegat\*  
Connectivity\* Baltic Sea\*  
Connectivity\* Swedish west coast\*  
Connectivity\* Skagerrak\*  
Connectivity\* Kattegat\*  
Dispersal\* Baltic Sea\*  
Dispersal\* Swedish west coast\*  
Dispersal\* Skagerrak\*  
Dispersal\* Kattegat\*  
Fish migration\* Baltic Sea\*  
Fish migration\* Swedish west coast\*  
Fish migration\* Skagerrak\*  
Fish migration\* Kattegat\*  
Home range\* fish\* Baltic Sea\*  
Home range\* fish\* Swedish west coast\*  
Home range\* fish\* Skagerrak\*  
Home range\* fish\* Kattegat\*  
Tagging\* Baltic Sea\*  
Tagging\* Swedish west coast\*  
Tagging\* Skagerrak\*  
Tagging\* Kattegat\*  
Nursery\* Baltic Sea\*  
Nursery\* Swedish west coast\*  
Nursery\* Skagerrak\*  
Nursery\* Kattegat\*  
Spawning migration\* Baltic Sea\*  
Spawning migration\* Swedish west coast\*  
Spawning migration\* Skagerrak\*

Spawning migration\* Kattegat\*  
Fish\* Swedish west coast\*  
Marine green infrastructure\*  
green infrastructure\* Connectivity\* aquatic\*  
green-blue infrastructure\*  
green infrastructure\* connectivity\* Europe\*

### **Sökningar på Google**

ekologisk konnektivitet östersjön  
ekologisk konnektivitet Kattegatt Skagerrak  
rapporter fiskmärkning Östersjön  
rapporter fiskmärkning Kattegatt Skagerrak  
rapporter fiskmigration Östersjön  
rapporter fiskmigration Kattegatt Skagerrak  
rapporter fiskvandring Östersjön  
rapporter fiskvandring Kattegatt Skagerrak  
rapporter spridningsbiologi Östersjön  
rapporter spridningsbiologi Kattegatt Skagerrak  
Märkningsprojekt  
wbgast salmon trout tagging

**Sökningar på rapporter och artiklar inom nedan projekt/hemsidor** (använt ord-  
den: konnektivitet, fiskmigration, fiskvandring, fiskmärkning, märkningstudier,  
spridningsbiologi ekologisk koherens eller motsvarande på engelska):

HELCOM

BALANCE

PANACHE

SMART SEA

ECONET

Havs- och vattenmyndigheten

Sportfiskarna

Havet.nu

## Bilaga 2

Referenser till alla mått i tabell 2.

Namn	Art	Referenser till alla mått
Abborre	<i>Perca fluviatilis</i>	(Karås 1996, Järv 2000, Bergström et al. 2007, Bergek & Björklund 2009, Olsson et al. 2011)
Bakborstig rovmask	<i>Hediste diversicolor</i>	(Einfeldt et al. 2014)
Berggylta	<i>Labrus bergylta</i>	(Villegas-Ríos et al. 2013) - från Spanien
Blåmussla	<i>Mytilus edulis</i>	(Gilg & Hilbish 2003, Corell et al. 2012, Larsson et al. 2016, Strelkov et al. 2017, Stuckas et al. 2017)
Blåstång	<i>Fucus vesiculosus</i>	(Coyer et al. 2003, Tatarenkov et al. 2007, Pereyra et al. 2013, Rothäusler et al. 2015, Jonsson et al. 2018)
Brax	<i>Abramis brama</i>	(Aro 1989)
Dvärgbandtång	<i>Zostera noltii</i>	(Chust et al. 2013) - från Spanien
Europeisk hummer	<i>Homarus gammarus</i>	(Moland et al. 2011a, Moland et al. 2011b, Huserbråten et al. 2013, Moland et al. 2013a, Moland et al. 2013b, Øresland & Ulmestrand 2013, Thorbjørnsen et al. 2018)
Europeiskt ostron	<i>Ostrea edulis</i>	(Kinlan & Gaines 2003, Johnson et al. 2008)
Gädda	<i>Esox lucius</i>	(Aro 1989, Karås & Lehtonen 1993, Laikre et al. 2005, Bergström et al. 2007, Bekkevold et al. 2015, Larsson et al. 2015, Tibblin et al. 2016, Jacobsen et al. 2017, Wennerström et al. 2017)
Gärs	<i>Gymnocephalus cernuus</i>	(Gutsch & Hoffman 2016)
Gös	<i>Sander lucioperca</i>	(Saulamo & Thoresson 2005, Bergström et al. 2007, Björklund et al. 2007, Säisä et al. 2010, Andersson et al. 2015, Ložys et al. 2017)
Havsborstmask	<i>Pygospio elegans</i>	(Corell et al. 2012)
Hårnating	<i>Ruppia maritima</i>	(Triest & Sierens 2015, Triest et al. 2018)
Hästmussla	<i>Modiolus modiolus</i>	(Johnson et al. 2008), www.marlin.ac.uk - Från Storbritannien
Id	<i>Leuciscus idus</i>	(Rohtla et al. 2015)
Knöltång	<i>Ascophyllum nodosum</i>	(Coyer et al. 2003), (Dudgeon et al. 2001) - från USA

Krabbtaska	<i>Cancer pagurus</i>	(Karlsson & Christiansen 1996, Ungfors et al. 2007, Ungfors et al. 2009)
Kummel	<i>Merluccius merluccius</i>	(Westgaard et al. 2017)
Lake	<i>Lota lota</i>	(Aro 1989)
Lax	<i>Salmo salar</i>	(Jutila et al. 2003, Bergström et al. 2007, Pedersen et al. 2007, Tonteri et al. 2007, Palm et al. 2008, Palmé et al. 2012, Whitlock et al. 2018)
Makrill	<i>Scomber scombrus</i>	(Jansen et al. 2012)
Mindre havsnål	<i>Nerophis ophidion</i>	(Corell et al. 2012)
Piggvar	<i>Scophthalmus maximus</i>	(Nielsen et al. 2004, Florin 2005, Bergström et al. 2007, Florin & Höglund 2007, ICES 2010, Florin et al. 2013)
Rödspätta	<i>Pleuronectes platessa</i>	(Aro 1989, Ulrich et al. 2017)
Sandstubb	<i>Pomatoschistus minutus</i>	(Larmuseau et al. 2010a, Larmuseau et al. 2010b, Corell et al. 2012)
Sik (havslekande)	<i>Coregonus maraena</i>	(Lehtonen & Himberg 1992, Bergström et al. 2007, Olsson et al. 2012)
Sik (älvlekande)	<i>Coregonus maraena</i>	(Aro 1989, Lehtonen & Himberg 1992, Bergström et al. 2007)
Sill	<i>Clupea harengus</i>	(Weber 1975, Saulamo & Neuman 2002, Bekkevold et al. 2005, Jörgensen et al. 2005, Bergström et al. 2007, Gaggiotti et al. 2009, Larsson et al. 2010, Bekkevold et al. 2011, Corander et al. 2013, Teacher et al. 2013, Clausen et al. 2015, Bekkevold et al. 2016)
Skarpsill	<i>Sprattus sprattus</i>	(Limborg et al. 2009)
Skrubbskädda	<i>Platichthys flesus</i>	(Florin 2005, Hemmer-Hansen et al. 2007, Hemmer-Hansen et al. 2007, Florin & Höglund 2008, ICES 2010, Florin et al. 2013, Momigliano et al. 2017, Momigliano et al. 2018)
Skruvnating	<i>Ruppia spiralis</i>	(Triest et al. 2018)
Skärsnultra	<i>Symphodus melops</i>	(Faust et al. 2018)
Slät havstulpan	<i>Amphibalanus improvisus</i>	(Corell et al. 2012)
Smaltång	<i>Fucus radicans</i>	(Coyer et al. 2003, Jonsson et al. 2018)
Stensimpa	<i>Cottus gobio</i>	(Corell et al. 2012)
Storfjällig skoläst	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	(Delaval et al. 2018)
Storspigg	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	(DeFaveri et al. 2012, DeFaveri et al. 2013a, DeFaveri et al. 2013b, Guo et al. 2015)
Strandkrabba	<i>Carcinus maenas</i>	(Moksnes et al. 2014a, Moksnes et al. 2014b)

Större ringbuk	<i>Liparis liparis</i>	(Corell et al. 2012)
Svart smörbult	<i>Gobius niger</i>	(Corell et al. 2012)
Sågtång	<i>Fucus serratus</i>	(Coyer et al. 2003)
Tandsjöpfung	<i>Ascidia mentula</i>	(Havenhand 1991)
Tejstefisk	<i>Pholis gunnellus</i>	(Corell et al. 2012)
Torsk	<i>Gadus morhua</i>	(Saulamo & Neuman 2002, Knutsen et al. 2003, Nielsen et al. 2003, Nielsen et al. 2005, Bergström et al. 2007, Jorde et al. 2007, Øresland & André 2008, Kijewska et al. 2011, Knutsen et al. 2011, Stroganov et al. 2013, André et al. 2016, Barth et al. 2017, Spies et al. 2018)
Trubbig strandsnäcka	<i>Littorina fabalis</i>	(Erlandsson et al. 1998)
Tunga	<i>Solea solea</i>	(Symonds & Rogers 1995) - från England (Cuveliers et al. 2012)
Tånglake	<i>Zoarces viviparus</i>	(Bergek et al. 2012, Kinitz et al. 2013)
Vanlig strandsnäcka	<i>Littorina littorea</i>	(Johannesson 1988)
Vivipar strandsnäcka	<i>Littorina saxatilis</i>	(Janson 1983, Johannesson & Johannesson 1995, Erlandsson et al. 1998, Panova et al. 2006)
Ål	<i>Anguilla anguilla</i>	(Dannewitz et al. 2005, Bergström et al. 2007)
Ålgräs (bandtång)	<i>Zostera marina</i>	(Reusch 2002, Källström et al. 2008, Jahnke et al. 2018, Triest et al. 2018), (Orth et al. 1994) - från USA
Ögonkorall	<i>Lophelia pertusa</i>	(Dahl et al. 2012, Moksnes et al. 2014b)
Öring	<i>Salmo trutta</i>	(Kallio-Nyberg et al. 2002, Bergström et al. 2007, Degerman et al. 2012, Östergren & Nilsson 2012, Östergren et al. 2012, Jonsson & Jonsson 2014, Kallio-Nyberg et al. 2017)
Öronmanet	<i>Aurelia aurita</i>	(Moksnes et al. 2014b)
Östersjö skrubbskädda	<i>Platichthys solemdali</i>	(Momigliano et al. 2017, Momigliano et al. 2018)

## Referenser

- Andersson M, Degerman E, Persson J, Ragnarsson-Stabo H (2015) Movements, recapture rate and length increment of tagged pikeperch (*Sander lucioperca*) – a basis for management in large lakes. *Fisheries Management and Ecology* 22:450-457
- André C, Svedäng H, Knutsen H, Dahle G, Jonsson P, Ring A-K, Sköld M, Jorde PE (2016) Population structure in Atlantic cod in the eastern North Sea-Skagerrak-Kattegat: early life stage dispersal and adult migration. *BMC Research Notes* 9:63
- Aro E (1989) A review of fish migration patterns in the Baltic. *Rapp P-v Réun Cons int Explor Mer*:72-96
- Barth JMI, Berg PR, Jonsson PR, Bonanomi S, Corell H, Hemmer-Hansen J, Jakobsen KS, Johannesson K, Jorde PE, Knutsen H, Moksnes P-O, Star B, Stenseth NC, Svedäng H, Jentoft S, André C (2017) Genome architecture enables local adaptation of Atlantic cod despite high connectivity. *Molecular Ecology* 26:4452-4466
- Bekkevold D, André C, Dahlgren TG, Clausen LAW, Torstensen E, Mosegaard H, Carvalho GR, Christensen TB, Norlinder E, Ruzzante DE (2005) Environmental correlates of population differentiation in Atlantic herring. *Evolution* 59:2656-2668
- Bekkevold D, Clausen LAW, Mariani S, André C, Hatfield EMC, Torstensen E, Ryman N, Carvalho GR, Ruzzante DE (2011) Genetic mixed-stock analysis of Atlantic herring populations in a mixed feeding area. *Marine Ecology Progress Series* 442:187-199
- Bekkevold D, Gross R, Arula T, Helyar SJ, Ojaveer H (2016) Outlier Loci Detect Intraspecific Biodiversity amongst Spring and Autumn Spawning Herring across Local Scales. *PLOS ONE* 11:e0148499
- Bekkevold D, Jacobsen L, Hemmer-Hansen J, Berg S, Skov C (2015) From regionally predictable to locally complex population structure in a freshwater top predator: river systems are not always the unit of connectivity in Northern Pike *Esox lucius*. *Ecology of Freshwater Fish* 24:305-316
- Bergek S, Björklund M (2009) Genetic and morphological divergence reveals local subdivision of perch (*Perca fluviatilis* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 96:746-758
- Bergek S, Franzén F, Quack M, Hochkirch A, Kinitz T, Prestegaard T, Appelberg M (2012) Panmixia in *Zoarces viviparus*: implications for environmental monitoring studies. *Journal of Fish Biology* 80:2302-2316
- Bergström L, Korpinen S, Bergström U, Andersson Å (2007) Essential fish habitats and fish migration patterns in the Northern Baltic Sea. Balance Interim Report no 29
- Björklund M, Aho T, Larsson LC (2007) Genetic differentiation in pikeperch (*Sander lucioperca*): the relative importance of gene flow, drift and common history. *Journal of Fish Biology* 71:264-278
- Chust G, Albaina A, Aranburu A, Borja Á, Diekmann OE, Estonba A, Franco J, Garmendia JM, Irujo M, Muxika I, Rendo F, Rodríguez JG, Ruiz-Larriaga O, Serrão EA, Valle M (2013) Connectivity, neutral theories and the assessment of species vulnerability to global change in temperate estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 131:52-63
- Clausen LAW, Stæhr K-J, Rindorf A, Mosegaard H (2015) Effect of spatial differences in growth on distribution of seasonally co-occurring herring *Clupea harengus* stocks. *Journal of Fish Biology* 86:228-247
- Corander J, Majander KK, Cheng L, Merilä J (2013) High degree of cryptic population differentiation in the Baltic Sea herring *Clupea harengus*. *Molecular Ecology* 22:2931-2940
- Corell H, Moksnes PO, 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
- Coyer JA, Peters AF, Stam WT, Olsen JL (2003) Post-ice age recolonization and differentiation of *Fucus serratus* L. (Phaeophyceae; Fucales) populations in Northern Europe. *Molecular Ecology* 12:1817-1829
- Cuveliers EL, Larmuseau MHD, Hellemans B, Verherstraeten SLNA, Volckaert FAM, Maes GE (2012) Multi-marker estimate of genetic connectivity of sole (*Solea solea*) in the North-East Atlantic Ocean. *Marine Biology* 159:1239-1253

- Dahl MP, Pereyra RT, Lundälv T, André C (2012) Fine-scale spatial genetic structure and clonal distribution of the cold-water coral *Lophelia pertusa*. *Coral Reefs* 31:1135-1148
- Dannewitz J, Maes GE, Johansson L, Wickström H, Volckaert FAM, Järvi T (2005) Panmixia in the European eel: a matter of time.. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:1129-1137
- DeFaveri J, Jonsson PR, Merilä J (2013a) Heterogeneous genomic differentiation in marine threespine sticklebacks: adaptation along an environmental gradient. *Evolution* 67:2530-2546
- DeFaveri J, Shikano T, Ghani NIA, Merilä J (2012) Contrasting population structures in two sympatric fishes in the Baltic Sea basin. *Marine Biology* 159:1659-1672
- DeFaveri J, Shikano T, Shimada Y, Merilä J (2013b) High degree of genetic differentiation in marine three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Molecular Ecology* 22:4811-4828
- Degerman E, Leonardsson K, Lundqvist H (2012) Coastal migrations, temporary use of neighbouring rivers, and growth of sea trout (*Salmo trutta*) from nine northern Baltic Sea rivers. *ICES Journal of Marine Science* 69:971-980
- Delaval A, Dahle G, Knutsen H, Devine J, Salvanes AGV (2018) Norwegian fjords contain sub-populations of roundnose grenadier *Coryphaenoides rupestris*, a deep-water fish. *Marine Ecology Progress Series* 586:181-192
- Dudgeon S, Kübler JE, Wright WA, Vadas Sr RL, Petraitis PS (2001) Natural variability in zygote dispersal of *Ascophyllum nodosum* at small spatial scales. *Functional Ecology* 15:595-604
- Einfeldt AL, Doucet JR, Addison JA (2014) Phylogeography and cryptic introduction of the ragworm *Hediste diversicolor* (Annelida, Nereididae) in the Northwest Atlantic. *Invertebrate Biology* 133:232-241
- Erlandsson J, Rolán-Alvarez E, Johannesson K (1998) Migratory differences between ecotypes of the snail *Littorina saxatilis* on Galician rocky shores. *Evolutionary Ecology* 12:913-924
- Faust E, Halvorsen Kim T, Andersen P, Knutsen H, André C (2018) Cleaner fish escape salmon farms and hybridize with local wrasse populations. *Royal Society Open Science* 5:171752
- Florin A-B, Höglund J (2007) Absence of population structure of turbot (*Psetta maxima*) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology* 16:115-126
- Florin AB (2005) Flatfishes in the Baltic Sea - a review of biology and fishery with a focus on Swedish conditions. Rapport Fiskeriverket, Finfo 2005:14
- Florin AB, Bergström U, Ustups D, Lundström K, Jonsson PR (2013) Effects of a large northern European no-take zone on flatfish populations. *Journal of Fish Biology* 83:939-962
- Florin AB, Höglund J (2008) Population structure of flounder (*Platichthys flesus*) in the Baltic Sea: differences among demersal and pelagic spawners. *Heredity* 101:27-38
- Gaggiotti OE, Bekkevold D, Jørgensen HBH, Foll M, Carvalho GR, Andre C, Ruzzante DE (2009) Disentangling the effects of evolutionary, demographic and environmental factors influencing genetic structure of natural populations: Atlantic herring as a case study. *Evolution* 63:2939-2951
- Gilg MR, Hilbish TJ (2003) The geography of marine larval dispersal: coupling genetics with fine-scale physical oceanography. *Ecology* 84:2989-2998
- Guo B, DeFaveri J, Sotelo G, Nair A, Merilä J (2015) Population genomic evidence for adaptive differentiation in Baltic Sea three-spined sticklebacks. *BMC Biology* 13:19
- Gutsch M, Hoffman J (2016) A review of Ruffe (*Gymnocephalus cernua*) life history in its native versus non-native range. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 26:213-233
- Havenhand JN (1991) Fertilisation and the potential for dispersal of gametes and larvae in the Solitary Ascidian *Ascidia Mentula* Müller. *Ophelia* 33:01-15
- Hemmer-Hansen J, Nielsen EE, Frydenberg J, Loeschcke V (2007) Adaptive divergence in a high gene flow environment: Hsc70 variation in the European flounder (*Platichthys flesus* L.). *Heredity* 99:592-600
- Hemmer-Hansen J, Nielsen EE, Gronkjaer P, Loeschcke V (2007) Evolutionary mechanisms shaping the genetic population structure of marine fishes; lessons from the European flounder (*Platichthys flesus* L.). *Molecular Ecology* 16:3104-3118
- Huserbråten MBO, Moland E, Knutsen H, Olsen EM, André C, Stenseth NC (2013) Conservation, spillover and gene flow within a network of Northern European marine protected areas. *PLOS ONE* 8:e73388
- ICES (2010) Report of the ICES/HELCOM Workshop on Flatfish in the Baltic Sea (WKFLABA), 8 - 11 November 2010, Öregrund, Sweden. ICES CM 2010/ACOM:68. 85pp.

- Jacobsen L, Bekkevold D, Berg S, Jepsen N, Koed A, Aarestrup K, Baktoft H, Skov C (2017) Pike (*Esox lucius* L.) on the edge: consistent individual movement patterns in transitional waters of the western Baltic. *Hydrobiologia* 784:143-154
- Jahnke M, Jonsson PR, Moksnes PO, Loo LO, Nilsson JM, Olsen JL (2018) Seascape genetics and biophysical connectivity modelling support conservation of the seagrass *Zostera marina* in the Skagerrak–Kattegat region of the eastern North Sea. *Evolutionary Applications* 11:645-661
- Jansen T, Campbell A, Kelly C, Hátún H, Payne MR (2012) Migration and fisheries of north east Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in autumn and winter. *PLOS ONE* 7:e51541
- Janson K (1983) Selection and migration in two distinct phenotypes of *Littorina saxatilis* in Sweden. *Oecologia* 59:58-61
- Johannesson K (1988) The paradox of Rockall: why is a brooding gastropod (*Littorina saxatilis*) more widespread than one having a planktonic larval dispersal stage (*L. littorea*)? *Marine Biology* 99:507-513
- Johannesson K, Johannesson B (1995) Dispersal and population expansion in a direct developing marine snail (*Littorina saxatilis*) following a severe population bottleneck. *Hydrobiologia* 309:173-180
- Johnson MP, Crowe TP, McAllen R, Allcock AL (2008) Characterizing the marine Natura 2000 network for the Atlantic region. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18:86-97
- Jonsson B, Jonsson N (2014) Naturally and hatchery produced European trout *Salmo trutta*: do their marine survival and dispersal differ? *Journal of Coastal Conservation* 18:79-87
- Jonsson PR, Kotta J, Andersson HC, Herkül K, Virtanen E, Sandman AN, Johannesson K (2018) High climate velocity and population fragmentation may constrain climate-driven range shift of the key habitat former *Fucus vesiculosus*. *Diversity and Distributions* 24:892-905
- Jorde PE, Knutsen H, Espeland SH, Stenseth NC (2007) Spatial scale of genetic structuring in coastal cod *Gadus morhua* and geographic extent of local populations. *Marine Ecology Progress Series* 343:229-237
- Juttila E, Jokikokko E, Kallio-Nyberg I, Saloniemi I, Pasanen P (2003) Differences in sea migration between wild and reared Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 60:333-343
- Järv L (2000) Migrations of the perch (*Perca fluviatilis* L.) in the coastal waters of Western Estonia. *Proc Estonian Acad Sci Biol Ecol* 49:270-276
- Jørgensen HBH, Hansen MM, Bekkevold D, Ruzzante DE, Loeschcke V (2005) Marine landscapes and population genetic structure of herring (*Clupea harengus* L.) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology* 14:3219-3234
- Kallio-Nyberg I, Saura A, Ahlfors P (2002) Sea migration pattern of two sea trout (*Salmo trutta*) stocks released into the Gulf of Finland. *Ann Zool Fennici* 39:221-235
- Kallio-Nyberg I, Veneranta L, Saloniemi I, Juttila E, Pakarinen T (2017) Spatial distribution of migratory *Salmo trutta* in the northern Baltic Sea. *Boreal Environmental Research* 22:431-444
- Karlsson K, Christiansen MF (1996) Occurrence and population composition of the edible crab (*Cancer pagurus*) on rocky shores of an islet on the South Coast of Norway. *Sarsia* 81:307-314
- Karås P (1996) Basic abiotic conditions for production of perch (*Perca fluviatilis* L.) young-of-the-year in the Gulf of Bothnia. *Annales Zoologici Fennici* 33:371-381
- Karås P, Lehtonen H (1993) Patterns of movement and migration in pike (*Esox lucius* L.) in the Baltic Sea. *Nordic J Freshw Res*:72-79
- Kijewska A, Wicaszek B, Kijewski T (2011) Analysis of population and taxonomical structure of Atlantic cod *Gadus morhua* (Actinopterygii: Gadiformes: Gadidae) from the Baltic Sea with use of microsatellite DNA. *Acta Ichthyol Piscat* 41:307-314
- Kinitz T, Quack M, Paulus M, Veith M, Bergesk S, Strand J, Tuvikene A, Soirinsuo A, Hochkirch A (2013) Strong isolation-by-distance in the absence of genetic population structure in the eelpout (*Zoarces viviparus*, Linnaeus 1758). *Ecological Indicators* 27:116-122
- Kinlan BP, Gaines SD (2003) Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: a community perspective. *Ecology* 84:2007-2020



- Knutsen H, Jorde PE, André C, Stenseth NC (2003) Fine-scaled geographical population structuring in a highly mobile marine species: the Atlantic cod. *Molecular Ecology* 12:385-394
- Knutsen H, Olsen EM, Jorde PE, Espeland SH, André C, Stenseth NC (2011) Are low but statistically significant levels of genetic differentiation in marine fishes 'biologically meaningful'? A case study of coastal Atlantic cod. *Molecular Ecology* 20:768-783
- Källström B, Nyqvist A, Åberg P, Bodin M, André C (2008) Seed rafting as a dispersal strategy for eelgrass (*Zostera marina*). *Aquatic Botany* 88:148-153
- Laikre L, Miller LM, Palmé A, Palm S, Kapuscinski AR, Thoresson G, Ryman N (2005) Spatial genetic structure of northern pike (*Esox lucius*) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology* 14:1955-1964
- Larmuseau MHD, Raeymaekers JAM, Hellemsans B, Van Houdt JKJ, Volckaert FAM (2010a) Mitonuclear discordance in the degree of population differentiation in a marine goby. *Heredity* 105:532
- Larmuseau MHD, Vancampenhout K, Raeymaekers JAM, Van Houdt JKJ, Volckaert FAM (2010b) Differential modes of selection on the rhodopsin gene in coastal Baltic and North Sea populations of the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Molecular Ecology* 19:2256-2268
- Larsson AI, Granhag LM, Jonsson PR (2016) Instantaneous flow structures and opportunities for larval settlement: barnacle larvae swim to settle. *PLOS ONE* 11:e0158957
- Larsson LC, Laikre L, André C, Dahlgren TG, Ryman N (2010) Temporally stable genetic structure of heavily exploited Atlantic herring (*Clupea harengus*) in Swedish waters. *Heredity* 104:40
- Larsson P, Tibblin P, Koch-Schmidt P, Engstedt O, Nilsson J, Nordahl O, Forsman A (2015) Ecology, evolution, and management strategies of northern pike populations in the Baltic Sea. *Ambio* 44:451-461
- Lehtonen H, Himberg M (1992) Baltic Sea migration patterns of anadromous, *Coregonus Lavaretus* (L) S. Str., and sea-spawning European whitefish, C.L. Widegreni Malmgren. *Pol Arch Hydrobiol* 39:463-472
- Limborg MT, Pedersen JS, Hemmer-Hansen J, Tomkiewicz J, Bekkevold D (2009) Genetic population structure of European sprat *Sprattus sprattus*: differentiation across a steep environmental gradient in a small pelagic fish. *Marine Ecology Progress Series* 379:213-224
- Ložys L, Shiao J-C, Iizuka Y, Minde A, Pūtys Ž, Jakubavičiūtė E, Dainys J, Gorfine H, Tzeng W-N (2017) Habitat use and migratory behaviour of pikeperch *Sander lucioperca* in Lithuanian and Latvian waters as inferred from otolith Sr:Ca ratios. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 198:43-52
- Moksnes P-O, Corell H, Tryman K, Hordoir R, Jonsson PR (2014a) Larval behavior and dispersal mechanisms in shore crab larvae (*Carcinus maenas*): Local adaptations to different tidal environments? *Limnology and Oceanography* 59:588-602
- Moksnes PO, Jonsson PR, Nilsson Jacobi M, Vikström K (2014b) Larval connectivity and ecological coherence of marine protected areas (MPAs) in the Kattegat-Skagerrak region. Swedish Institute for the Marine Environment. Report.
- Moland E, Moland Olsen E, Knutsen H, Knutsen JA, Enersen SE, André C, Stenseth NC (2011a) Activity patterns of wild European lobster *Homarus gammarus* in coastal marine reserves: implications for future reserve design. *Marine Ecology Progress Series* 429:197-207
- Moland E, Olsen EM, Andvord K, Knutsen JA, Stenseth NC (2011b) Home range of European lobster (*Homarus gammarus*) in a marine reserve: implications for future reserve design. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68:1197-1210
- Moland E, Olsen EM, Knutsen H, Garrigou P, Espeland SH, Kleiven AR, André C, Knutsen JA (2013a) Lobster and cod benefit from small-scale northern marine protected areas: inference from an empirical before-after control-impact study. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:1754
- Moland E, Ulmestrand M, Olsen EM, Stenseth NC (2013b) Long-term decrease in sex-specific natural mortality of European lobster within a marine protected area. *Marine Ecology Progress Series* 491:153-164
- Momigliano P, Denys GPJ, Jokinen H, Merilä J (2018) *Platichthys solemdali* sp. nov. (Actinopterygii, Pleuronectiformes): A new flounder species from the Baltic Sea. *Frontiers in Marine Science* 5:225

- Momigliano P, Jokinen H, Fraimout A, Florin A-B, Norkko A, Merilä J (2017) Extraordinarily rapid speciation in a marine fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:6074-6079
- Nielsen E, Støttrup JG, Heilmann J, MacKenzie BR (2004) The spawning of plaice *Pleuronectes platessa* in the Kattegat. *Journal of Sea Research* 51:219-228
- Nielsen EE, Grønkjær P, Meldrup D, Paulsen H (2005) Retention of juveniles within a hybrid zone between North Sea and Baltic Sea Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:2219-2225
- Nielsen EE, Hansen MM, Ruzzante DE, Meldrup D, Grønkjær P (2003) Evidence of a hybrid-zone in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Baltic and the Danish Belt Sea revealed by individual admixture analysis. *Molecular Ecology* 12:1497-1508
- Olsson J, Florin A-B, Mo K, Aho T, Ryman N (2012) Genetic structure of whitefish (*Coregonus maraena*) in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 97:104-113
- Olsson J, Mo K, Florin AB, Aho T, Ryman N (2011) Genetic population structure of perch *Perca fluviatilis* along the Swedish coast of the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology* 79:122-137
- Orth RJ, Luckenbach M, Moore KA (1994) Seed dispersal in a marine macrophyte: implications for colonization and restoration. *Ecology* 75:1927-1939
- Palm S, Dannewitz J, Järvi T, Koljonen M-L, Prestegard T, Olsén KH (2008) No indications of Atlantic salmon (*Salmo salar*) shoaling with kin in the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65:1738-1748
- Palmé A, Wennerström L, Guban P, Ryman N, Laikre L (2012) Compromising Baltic salmon genetic diversity - conservation genetic risks associated with compensatory releases of salmon in the Baltic Sea Havs- och vattenmyndighetens rapport 2012:18
- Panova M, Hollander J, Johannesson K (2006) Site-specific genetic divergence in parallel hybrid zones suggests nonallopatic evolution of reproductive barriers. *Molecular Ecology* 15:4021-4031
- Pedersen S, Rasmussen G, Nielsen EE, Karlsson L, Nyberg P (2007) Straying of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from delayed and coastal releases in the Baltic Sea, with special focus on the Swedish west coast. *Fisheries Management and Ecology* 14:21-32
- Pereyra RT, Huenchunir C, Johansson D, Forslund H, Kautsky L, Jonsson PR, Johannesson K (2013) Parallel speciation or long-distance dispersal? Lessons from seaweeds (*Fucus*) in the Baltic Sea. *Journal of Evolutionary Biology* 26:1727-1737
- Reusch TBH (2002) Microsatellites reveal high population connectivity in eelgrass (*Zostera marina*) in two contrasting coastal areas. *Limnology and Oceanography* 47:78-85
- Rohtla M, Svrigsdén R, Taal I, Saks L, Eschbaum R, Vetemaa M (2015) Life-history characteristics of the *Leuciscus idus* in the Eastern Baltic Sea. *Fisheries Management and Ecology* 22:239-248
- Rothäusler E, Corell H, Jormalainen V (2015) Abundance and dispersal trajectories of floating *Fucus vesiculosus* in the Northern Baltic Sea. *Limnology and Oceanography* 60:2173-2184
- Saulamo K, Neuman E (2002) Local management of Baltic fish stocks - significance of migrations. *Fiskeriverket, Finfo* 2002:9, 1-18
- Saulamo K, Thoresson G (2005) Management of pikeperch migrating over management areas in a Baltic Archipelago area. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 34:120-124
- Spies I, Hauser L, Jorde PE, Knutsen H, Punt AE, Rogers LA, Stenseth NC (2018) Inferring genetic connectivity in real populations, exemplified by coastal and oceanic Atlantic cod. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115:4945-4950
- Strelkov P, Katolikova M, Väinölä R (2017) Temporal change of the Baltic Sea–North Sea blue mussel hybrid zone over two decades. *Marine Biology* 164:214
- Stroganov AN, Bleil M, Oeberst R, Winkler H, Semenova AV (2013) On differentiation of cod (*Gadus morhua* L.) groups in Baltic Sea. *Russian Journal of Genetics* 49:937-944
- Stuckas H, Knöbel L, Schade H, Breusing C, Hinrichsen HH, Bartel M, Langguth K, Melzner F (2017) Combining hydrodynamic modelling with genetics: can passive larval drift shape the genetic structure of Baltic *Mytilus* populations? *Molecular Ecology* 26:2765-2782
- Symonds DJ, Rogers SI (1995) The influence of spawning and nursery grounds on the distribution of sole *Solea solea* (L.) in the Irish Sea, Bristol Channel and adjacent areas. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190:243-261
- Säisä M, Salminen M, Koljonen M-L, Ruuhijärvi J (2010) Coastal and freshwater pikeperch (*Sander lucioperca*) populations differ genetically in the Baltic Sea basin. *Hereditas* 147:205-214

- Tatarenkov A, Jönsson RB, Kautsky L, Johannesson K (2007) Genetic structure in populations of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) over spatial scales from 10 m to 800 km. *Journal of Phycology* 43:675-685
- Teacher AG, André C, Jonsson PR, Merilä J (2013) Oceanographic connectivity and environmental correlates of genetic structuring in Atlantic herring in the Baltic Sea. *Evolutionary Applications* 6:549-567
- Thorbjørnsen SH, Moland E, Huserbråten MBO, Knutsen JA, Knutsen H, Olsen EM (2018) Replicated marine protected areas (MPAs) support movement of larger, but not more, European lobsters to neighbouring fished areas. *Marine Ecology Progress Series* 595:123-133
- Tibblin P, Forsman A, Borger T, Larsson P (2016) Causes and consequences of repeatability, flexibility and individual fine-tuning of migratory timing in pike. *Journal of Animal Ecology* 85:136-145
- Tonteri A, Veselov AJ, Titov S, Lumme J, Primmer CR (2007) The effect of migratory behaviour on genetic diversity and population divergence: a comparison of anadromous and freshwater Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* 70:381-398
- Triest L, Sierens T (2015) Strong bottlenecks, inbreeding and multiple hybridization of threatened European *Ruppia maritima* populations. *Aquatic Botany* 125:31-43
- Triest L, Sierens T, Menemenlis D, Van der Stocken T (2018) Inferring connectivity range in submerged aquatic populations (*Ruppia* L.) along European coastal lagoons from genetic imprint and simulated dispersal trajectories. *Frontiers in Plant Science* 9:806
- Ulrich C, Hemmer-Hansen J, Boje J, Christensen A, Hüseyin K, Sun H, Clausen LW (2017) Variability and connectivity of plaice populations from the Eastern North Sea to the Baltic Sea, part II. Biological evidence of population mixing. *Journal of Sea Research* 120:13-23
- Ungfors A, Hallbäck H, Nilsson PG (2007) Movement of adult edible crab (*Cancer pagurus* L.) at the Swedish West Coast by mark-recapture and acoustic tracking. *Fisheries Research* 84:345-357
- Ungfors A, McKeown NJ, Shaw PW, André C (2009) Lack of spatial genetic variation in the edible crab (*Cancer pagurus*) in the Kattegat–Skagerrak area. *ICES Journal of Marine Science* 66:462-469
- Weber W (1975) A tagging experiment on spring-spawning herring of the Kiel Bay. *Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission fuer Meeresforschung* 24:184-188
- Wennerström L, Jansson E, Laikre L (2017) Baltic Sea genetic biodiversity: current knowledge relating to conservation management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 1-22
- Westgaard J-I, Staby A, Aanestad Godiksen J, Geffen AJ, Svensson A, Charrier G, Svedäng H, André C (2017) Large and fine scale population structure in European hake (*Merluccius merluccius*) in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 74:1300-1310
- Whitlock R, Mäntyniemi S, Palm S, Koljonen M-L, Dannewitz J, Östergren J (2018) Integrating genetic analysis of mixed populations with a spatially explicit population dynamics model. *Methods in Ecology and Evolution* 9:1017-1035
- Villegas-Ríos D, Alós J, March D, Palmer M, Mucientes G, Saborido-Rey F (2013) Home range and diel behavior of the ballan wrasse, *Labrus bergylta*, determined by acoustic telemetry. *Journal of Sea Research* 80:61-71
- Øresland V, André C (2008) Larval group differentiation in Atlantic cod (*Gadus morhua*) inside and outside the Gullmar Fjord. *Fisheries Research* 90:9-16
- Øresland V, Ulmestrand M (2013) European lobster subpopulations from limited adult movements and larval retention. *ICES Journal of Marine Science* 70:532-539
- Östergren J, Nilsson J (2012) Importance of life-history and landscape characteristics for genetic structure and genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish* 21:119-133
- Östergren J, Nilsson J, Lundqvist H (2012) Linking genetic assignment tests with telemetry enhances understanding of spawning migration and homing in sea trout *Salmo trutta* L. *Hydrobiologia* 691:123-134

